Écologie comportementale des requins bouledogue (Carcharhinus leucas) sur les côtes de La Réunion : application à un modèle de gestion du " risque requin "

Antonin Blaison

▶ **To cite this version:**

Antonin Blaison. Écologie comportementale des requins bouledogue (Carcharhinus leucas) sur les côtes de La Réunion : application à un modèle de gestion du " risque requin ". Biodiversité et Ecologie. Université de la Réunion, 2017. Français. NNT : 2017LARE0009 . tel-01626586

HAL Id: tel-01626586
https://theses.hal.science/tel-01626586

Submitted on 31 Oct 2017

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.

Université de La Réunion
ED Sciences, Technologies, Santé
UMR 9220 Entropie

IRD La Réunion
UMR 212

Programme CHARC

La Région Réunion

THÈSE

Pour l'obtention du grade de

Docteur en écologie comportementale

Ecologie comportementale des requins bouledogue (*Carcharhinus leucas*) sur les côtes de La Réunion.

Application à un modèle de gestion du « risque requin ».

Thèse présentée par

Antonin BLAISON

Soutenue le 29 juin 2017 devant un jury composé de :

- Catherine Aliaume, Professeur, Université Montpellier 2 (Rapporteur)
- Jean-Louis Deneubourg, Professeur, Université libre de Bruxelles (Rapporteur)
- Pascale Chabanet, Directrice de recherche, IRD (Examinatrice)
- Marc Soria, Ingénieur de recherche, IRD (Examinateur)
- Sébastien Jaquemet, Professeur, Université de La Réunion (HDR ; Directeur de thèse)
- Francis Marsac, Directeur de recherche, IRD (HDR ; Directeur de thèse)

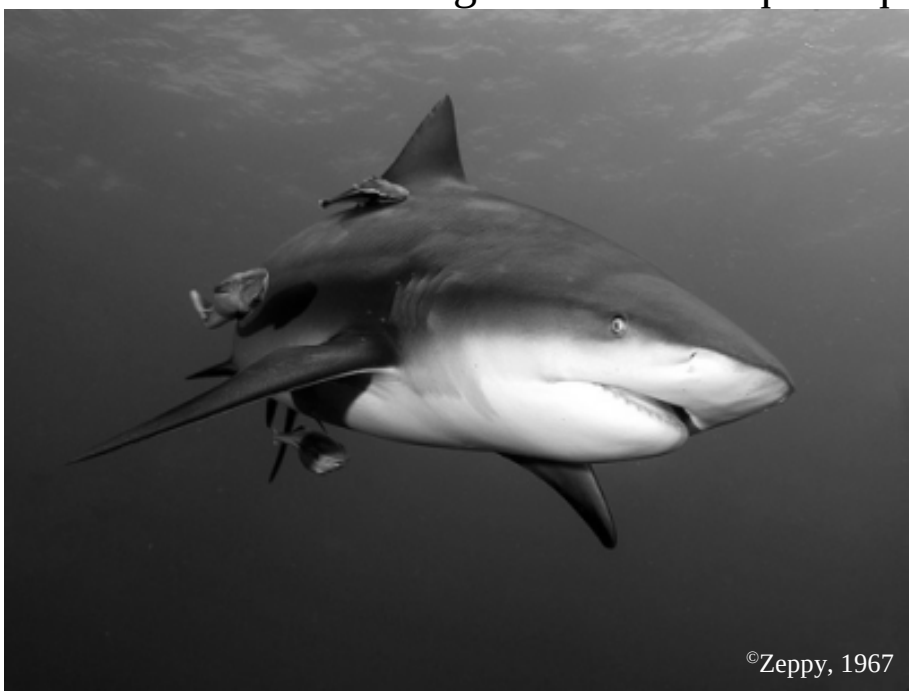
THÈSE

Pour l'obtention du grade de

Docteur en écologie comportementale

Ecologie comportementale des requins bouledogue (*Carcharhinus leucas*) sur les côtes de La Réunion.

Application à un modèle de gestion du « risque requin ».



Thèse présentée par

Antonin BLAISON

Sous la codirection de Francis Marsac et Sébastien Jaquemet

Et l'encadrement de Marc Soria

« Nous devons respecter, avec l'humilité des sages, les limites de la nature et le mystère qu'elles cachent, en reconnaissant qu'il y a quelque chose dans l'ordre du vivant qui dépasse très évidemment toute notre compétence. »

Vaclav Havel

À ceux qui m'on vu naître et grandir,

Aux sœurs de l'orphelinat de Saint-Joseph de Cluny à Pondichery,

À ma famille,

Le requin,

Terrifiant et fascinant,

Il est à la fois synonyme d'horreur, un requiem qui reveille nos peurs les plus enfouis,

Et symbole d'une nature sauvage et spectaculaire, qui nous rappelle la beauté et la richesse de cette nature qu'il faut protéger et préserver…

Bien qu'évoluant dans les océans depuis plusieurs centaines de millions d'années, il reste un mystère que l'Homme peine à perçer.

Cette étude, que vous êtes sur le point de lire, apportera, je l'espère, des éléments pour mieux le comprendre.

AVANT PROPOS

Cette thèse a été réalisée au sein de l'Institutit de Recherche pour le Développement (IRD) à La Réunion, UMR MARine Biodiversity Exploitation and Conservation (**MARBEC**), et de l'Université de La Réunion, UMR Ecologie mariNe TROpicale des océans Pacifique et IndiEn (**ENTROPIE**).
Elle a pu être réalisée grâce à une Allocation Régionale de Recherche de la Région Réunion.
Menée dans le cadre du programme CHARC, sur les Connaissances de l'écologie et de l'HAbitat de deux espèces de Requins Côtiers sur la côte ouest de La Réunion, elle a également bénéfécié des financements du programme par l'Etat, la Région et l'Europe.
Je souhaite donc remercier **l'IRD**, **l'Université de La Réunion**, **La Région Réunion**, **l'Etat français** et **l'Europe** pour m'avoir permis de mener à bien ce grand projet de recherche que constitut une thèse.

Cette thèse a été réalisée dans le cadre particulier du « risque requins » à La Réunion. Elle a pour objectif d'acquérir des connaissances scientifiques sur le comportement des requins sur la côte ouest de La Réunion. Ces nouvelles informations pourront participer à l'amélioration des mesures de gestion du « risque requins ».
Il est, cependant, important de rappeler que si les résultats de cette thèse apportent des éléments nouveaux sur les requins bouledogue à La Réunion, ils ne peuvent, en aucun cas, être utilisés, en l'état, pour décider d'un lieu, d'une saison ou d'un horaire pour la pratique d'un sport nautique ou pour prendre des décisions sur la gestion du « risque requins ». Les résultats doivent être confirmés à une plus grande échelle spatio-temporelle et mis en perceptive par rapport aux objectifs des différentes mesures de gestion envisagées. Je tiens à rappeler que le risque 0 n'existe pas et qu'il est impératif de respecter les consignes de sécurité émises par l'Etat, la Région et les Communes.

Pour finir cet avant-propos, j'aimerais rendre hommage aux victimes des attaques de requin, à leurs familles et à tous ceux qui sont touchés, directement ou indirectement, par le « risque requins » à La Réunion. J'espère que nous trouverons ensemble des solutions pour réduire ce risque pour la vie humaine tout en préservant la biodiversité des écosystèmes réunionnais.

REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier **Marc Soria** qui a été tour à tour, collègue, directeur de programme puis finalement encadrant sur mon projet de thèse. Je te remercie de m'avoir accompagné dans cette grande aventure, qui s'est avérée aussi dure que passionnante. Merci d'avoir su m'encadrer, me conseiller et m'aiguiller tout au long de ces 5 dernières années. Je te remercie également pour toutes ces discussions sur le comportement des requins ou sur le « risque requins ». Nous n'étions pas toujours d'accord mais cela a toujours été très productif. Merci de m'avoir donné la liberté de réaliser ce projet selon mes choix tout en restant à ma disposition pour me donner des conseils précieux. Enfin, je tiens à te remercier pour ton courage et tes qualités humaines qui nous ont permis, malgré les doutes et les remises en question, de mener à bien cette thèse et le programme CHARC.

Je remercie **Sebastien Jaquemet** et **Francis Marsac**, mes co-directeurs de thèse, pour m'avoir permis de réaliser cette thèse et m'avoir fait confiance ces 5 dernières années. Je vous remercie pour vos conseils et votre soutien au cours de ce projet, qui a nécessité votre expertise et votre rigeur pour aboutir. Je tiens également à vous remercier pour toutes les réunions sur ma thèse et plus largement sur la problématique « requins ». Vos avis et remarques m'ont permis d'avancer et de m'ameliorer.

Je tiens, tout particulièrement, à remercier le noyau dur de mon équipe de marquage, **Estelle Crochelet**, **Geoffrey Bertrand** et **Paco Rodriguez**. Un grand merci à vous trois avec qui j'ai passé les meilleurs moments sur le terrain. Merci pour votre courage, votre dévotion, votre enthousiasme, votre joie de vivre… C'est en grande partie grâce à vous si nous avons pu atteindre les objectifs de ce programme et que j'ai pu réaliser ma thèse. Je n'oublierais jamais ces moments sur le bateau… qu'il pleuve, qu'il y ait de la houle, qu'il fasse nuit, jour, chaud ou froid, nous avons bravé les éléments ensembles et réussit à marquer les requins quelles que soient les conditions.

Je tiens également à adresser un grand merci aux pêcheurs qui nous ont accompagnés tout au long de la campagne de marquage, **Thierry Gazzo**, **Christophe Perry**, **Dominique Lozach** et **Jean-François Folio**. Je vous félicite pour votre engagement et votre professionnalisme. C'est également grâce à votre expérience et vos connaissances que l'on a pu réussir cette campagne de marquage. Je vous remercie d'avoir été à l'écoute de nos attentes et de vous êtes adaptés à nos besoins spécifiques. Magré le travail dur et parfois pénible, nous avons su allier nos efforts pour réussir à atteindre les objectifs du programme.

Je souhaite remercier notre équipe « acoustique », **Hélène Magalon**, **Sophie Bureau**, **Lionel Bigot**, **Pascal Cotel**, **Eric Hoarau** et **Michel Guillemard**. Merci à vous pour tout le temps que vous m'avez consacrez, pour toutes ces journées en mer. Je vous salue pour votre enthousiasme, votre bonne humeur mais aussi votre sens de la responsibilité et de la sécurité. J'ai beaucoup appris de vos différentes expériences et j'espère être dévenu un plongeur professionnel aguerri, organisé et conscienscieux.

Je remercie également toutes celles et tous ceux qui nous ont donné un coup de main que se soit pour le marquage des requins ou pour le réseau acoustique : **Emilie, Laurence, Chloé, Lucie, Caroline, Nathalie, Gwenn, Manuella, Pascale, Stephanie, Sylvie, Nicolas, Erwann, Géry, Fanch, Yannick, Gael, Patrick, Bernard, Fabrice, David, Clément, Jérôme, Bruno, Julien, Antoine, Jérôme B. et Alexis**. Votre aide m'a été précieuse. Les petits moments que nous avons partagés ont rendu cette expérience inoubliable.

Je tiens également à remercier les personnes du **CROSS Réunion** qui nous ont permis d'effectuer cette étude dans les meilleures conditions. Vous avez su vous rendre disponible et acceuillants quel que soit le jour ou l'heure de mes appels. Je souhaite particulièrement remercier **Nicolas Le Bianic** avec qui j'ai aimé travailler et échanger sur le risque requin.

Je voudrais remercier toutes les personnes de la préfecture et de la région avec qui j'ai pu travailler au cours de ces 5 dernières années. Je remercie, particulièrement, les anciens Sous-Préfets de Saint Paul, **Thomas Campaux** et **Chantal Ambroise**, pour leur soutien et leur écoute durant les longues réunions sur le « risque requins ». Je remercie également **Fabienne Couapel-Sauret** pour son engagement dans le projet d'évaluation des vigies requins que nous avons mené ensemble. J'ai été très heureux de travailler avec vous tous, ce fut très interessant et très instructif.

Je souhaite remercier toutes les personnes de la Ligue Réunionnaise de Surf et du CRESSM, notamment **Eric Sparton, Ludovic Villedieu, Jean-Marc Charel, Alexis** et **Guy Gazzo**. Je vous remercie de toute l'aide que vous m'avez apporté et des nombreuses heures que nous avons passé sous l'eau à la recherche des requins. J'ai particulièrement apprécié votre ouverture d'esprit et votre écoute malgré nos avis parfois divergents.

Un grand merci à toutes les autres personnes avec qui j'ai eu la chance de collaborer durant cette thèse. Je pense à l'ensemble du personnel de l'IRD, notamment, **Pasacale**, **Florence, Anabelle, Benoit, Frédéric** et **Pascal**. Je remercie également mes anciens collègues doctorants, **Evelyne, Anne, Myriam, Lola, Agathe, Pauline** et **Clément** pour m'avoir supporté, encouragé et soutenue tout au long de ce projet.

Je souhaiterais remercier tous mes amis qui ont du subir mes incessant discours sur les requins, qui m'ont remonté le moral dans les moments difficiles ou m'ont remis les pieds sur terre lorsque je m'enflammais. **Ninnin et Bob, Chloé et Manu, Laurine et Ben, Cindy et Chris, Laurine et Guillaume, Cha Cha et Paco, Jordi et Laeti, Elodie et Paco, Hélène et Coch, Marine et Guigui, Claude, Laura et Rémi, Camille et Omar, Karine et JC, Raf et Jeannot, Mira, Béa, Fanny, Njara, Marion, Amandine, Claire, Marie-Sophie, Hélène, Marie, Jeanne, Delphine, Juliette, Ony, Christelle, Solène, Sylvain, Damien, David, Jérôme, Playmo, Loic, Robin, Paul-Emile, JME, Totoche, Remy, Pierre et Hendrik** … un grand merci à vous tous et je vous promet que j'essayerais d'être plus présent maintenant que cette page de ma vie se tourne.

Un grand merci à **Lucile**, ma compagne, celle qui partage ma vie et qui m'a donné son soutien inconditionnel dans ce projet. Je sais que cela n'a pas été facile tous les jours mais tu as su me soutenir pour que j'arrive au bout de ce projet, tu m'as encouragé dans les moments de doute,

tu as supporté mes longues heures devant l'ordinateur que ce soit le soir jusqu'à 4 heure du matin ou le weekend. Tu as été le rayon de soleil qui m'a permis de tenir et de m'épanouir durant ces deux dernières années de thèse. Merci mon amour.

Je terminerais ces remerciements par les personnes sans qui je ne serais jamais arrivé jusqu'ici et sans qui je n'aurais jamais pu réaliser mon rêve d'étudier les comportements des requins : ma famille. Chers **parents**, vous m'avez transmis votre passion pour la découverte du monde, de la nature et des animaux et vous m'avez fait comprendre l'importance de préserver ces merveilles de notre planète et le rôle que l'on pouvait jouer pour y parvenir. Chers **parents**, chère **sœur** et cher **frère**, je vous remercie du fond du cœur pour m'avoir soutenu dès mon plus jeune âge dans ce projet que beaucoup pensaient irréalisable. C'est grâce à votre amour et votre soutien que j'ai pu me battre et me dépasser pour devenir qui je suis aujourd'hui. Cette thèse, je vous la dédie car elle représente la concrétisation de ce projet fou que j'ai commencé à construire avec vous il y a maintenant plus de 20 ans.

FICHE SIGNALITIQUE

Cette fiche signalétique résume mon implication dans les différentes étapes qui ont été nécessaires à la réalisation de cette thèse. Elle permet également de faire un rapide bilan de la valorisation scientifique des résultats, qui a été faite au cours de ce projet.

Durée de la thèse : 5 ans.

Campagne de marquage : 27 mois, 99 sorties en mer (100%).

Déployement du réseau acoustique : 41 stations d'écoute (100%).

Récolte des données acoustique : 8 campagnes de recolte des données (100%).

Tests de rayon de détection des stations : 16 tests (50%).

Analyses des données : 100%.

Publications scientifiques : 5 dont 2 en 1er auteur.

Communations scientifiques : 7 en tant que 1er auteur

Autre : Etude de l'efficacité du dispositif vigies-requin à La Réunion

RESUME

Entre 2011 et avril 2017, La Réunion a connu 22 attaques de requin, dont 9 mortelles. Cette intensification des Conflits Hommes-Requins (CHR) à La Réunion a donné naissance au programme de recherche, CHARC, dont le but est de mieux comprendre la biologie et l'écologie des requins bouledogue (*Carcharhinus leucas*). C'est dans ce contexte et au sein de ce programme que c'est réalisé ce projet de thèse. Représentant la première étude de ce type sur cette espèce, l'objectif principal de la thèse a été de déterminer les caractéristiques et les particularités de la population observée, de délimiter son habitat et ses micro-habitats, d'en étudier son occupation spatiale et temporelle et de comprendre le rôle de ces micro-habitats dans le cycle de vie de l'espèce. Pour atteindre ces objectifs, l'étude repose sur une campagne de marquage et le suivi acoustique passif des 35 requins bouledogue le long de la côte ouest pendant 18 mois. La quasi-totalité des requins marqués sont des adultes de grande taille, avec un sex-ratio en faveur des femelles. De part ces caractéristiques, cette population de requins bouledogue se distingue de la majorité des autres populations observées à travers le monde. L'occupation spatiale et temporelle des requins n'était pas homogène, avec l'utilisation de zones préférentielles et une forte saisonnalité. On observe également une variabilité individuelle, influencée par la taille et le sexe des individus : les jeunes adultes, des deux sexes, sont essentiellement localisés dans le sud de la zone, au cours de deux pics de présence, un hivernal et un estival. A l'inverse, les grandes femelles sont majoritairement localisées dans le nord de la zone, avec un pic de présence hivernal. Les grands mâles sont peu présents et essentiellement localisés dans le nord et à l'extrémité sud de la zone d'étude au cours de la période creuse de juillet à octobre. Indépendamment du sexe et de la taille des individus, les zones préférentielles sont utilisées comme zone de repos sur l'ensemble des périodes nycthémérale et comme zone de chasse nocturne. Certaines zones préférentielles pourraient également jouer un rôle dans la reproduction. Les zones secondaires représentent principalement des zones de passages entre les zones préférentielles ou des zones de chasse nocturne secondaire. Si l'ensemble de ces résultats devra être confirmé par d'autres études à plus grande échelle spatio-temporelle, il montre toute la complexité du comportement et des déplacements des requins bouledogue dans les eaux réunionnaises. Cette thèse ouvre de nouvelles perspectives d'étude, notamment sur l'influence des facteurs environnementaux dans l'occupation spatio-temporelle des requins ou sur l'existence de phénomènes liés à la reproduction comme la philopatrie et la polyandrie.

Mots clés : requin bouledogue, *Carcharhinus leucas*, La Réunion, télémétrie acoustique, ségrégation sexuelle, taille, comportements, zones préférentielles, saisonnalité, reproduction.

ABSTRACT

A serie of 22 shark attacks occurred at Reunion Island between 2011 and April 2017, causing nine deaths. Following the rise of the Human Shark Conflict (HSC), a research program, CHARC, was launched to better understand the biology and ecology of bullshark (*Carcharhinus leucas*). This thesis was carried out within this program. Representing the first study on this specie at Reunion Island, the main objective was to determine characteristics of the observed population, to define it habitat and its micro-habitats, to study its spatial and temporal occupation and to understand the role of these micro-habitats in the life cycle of the specie. This study is based on a tagging campaign and passive acoustic telemetry of 35 bullsharks along the west coast for 18 months. Almost all tagged sharks are adults, large in size and with a sex ratio in favor of females. Base of these characteristics, this bullshark population differs from the majority of other observed populations throughout the world. The spatial and temporal occupation was not homogeneous, with use of preferential areas and strong seasonality. Individual variability is also observed, influenced by size and sex: young adults, of both sexes, are mainly located in the southern part of the study area, during two peaks of presence, one in winter and one in summer. Conversely, large females are mostly located in the north of study area, with a peak of presence in winter. Large males are rarely present and mostly located at the ends of the north and south of the study area from July to October. Apart from sex and size of individuals, preferential areas are used as resting areas, during all nycthemeral periods and as hunting area at night. Some preferential areas may also play a role in breeding behaviour. The secondary areas are mainly used to move from a preferential area to another or as secondary hunting area at night. If all these results have to be confirmed by larger-scale spatio-temporal studies, it put in light the complexity of bullshark behavior and movements along the coasts of Reunion Island. This thesis gives perspectives for new studies, including studies on environmental factors influence on spatio-temporal occupation of sharks or on phenomena related to reproduction such as philopatry and polyandry.

Keywords: bullshark, *Carcharhinus leucas*, Réunion Island, acoustic telemetry, sexual segregation, size, behaviour, preferential areas, saisonality, reproduction.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE 1

CHAPITRE 1. ECOLOGIE COMPORTEMENTALE DES REQUINS ET LE CAS PARTICULIER DU REQUIN BOULEDOGUE 23

1. Ecologie comportementale des requins 24
- **1.1. Concept d'habitat chez les requins 24**
- **1.2. Les micro-habitats 25**
- **1.3. Les micro-habitats liés à la reproduction 26**
- **1.4. Les interactions intraspécifiques 27**

2. Le requin bouledogue, une espèce encore peu connue 32
- **2.1. Descriptif général 32**
- **2.2. Distribution 34**
- **2.3. Cycle Reproducteur 35**
- **2.4. Patron de mouvement et utilisation de l'habitat 36**
- **2.5. Interactions Homme/requin bouledogue, contexte réunionnais 44**

CHAPITRE 2. SITE D'ETUDE, MATERIELS BIOLOGIQUES ET METHODES. .. 46

1. L'île de La Réunion - Contexte général 48
- **1.1. Caractéristiques géographiques 48**
- **1.2. Le climat 50**
- **1.3. Les requins à La Réunion 53**

2. Contexte spécifique de l'étude 56
- **2.1. Historique 56**
- **2.2. La zone d'étude: caractéristiques géographiques 57**
- **2.3. Activités anthropiques au sein de la zone d'étude 58**

3. La Télémétrie acoustique passive comme méthode d'étude des requins 68
- **3.1. Définition et principe de la télémétrie acoustique 68**
- **3.2. Spécificités du matériel acoustique utilisé dans l'étude des requins bouledogue 70**

4. Protocole expérimental de marquage acoustique des requins bouledogue 70
- **4.1. Généralités 70**
- **4.2. Protocole de marquage 71**
- **4.3. Méthodes de capture 72**
- **4.4. Mode opératoire du marquage acoustique des requins bouledogue 75**

5. Déploiement du réseau de stations d'écoute 81
- **5.1. Méthode d'échantillonnage 81**
- **5.2. Modalités du déploiement des stations d'écoute 82**

5.3 Estimation de la portée des récepteurs Vemco VR2W 87

6. Prétraitements de la base de données acoustiques 94
6.3 Caractérisation de la période de l'étude 94
6.4 Stations d'écoute et requins marqués pris en compte dans l'étude 95
6.5 Stations d'écoute et requins marqués non pris en compte dans l'étude 96
6.6 Création des bases de données acoustiques 97

CHAPITRE 3. TAUX DE CAPTURES ET STRUCTURE DE TAILLE DE LA POPULATION DE REQUINS BOULEDOGUE ETUDIEE. 100

1. Introduction 102

2. Matériels et Méthodes 105
2.1. Effort de pêche 105
2.2. Bilan des captures et des marquages 105
2.3. Bio-morphologie : sexe ratio et taille des individus 106

3. Résultats 107
3.1. L'Effort de pêche 107
3.2. Bilan des captures et des marquages 109
3.3. Bio-morphologie de la population de requins bouledogue et de requins tigre 113

4. Discussion 114

CHAPITRE 4. STRATEGIES D'OCCUPATION SPATIALE ET TEMPORELLE DES REQUINS BOULEDOGUE SUR LES COTES REUNIONNAISES 124

1. Introduction 126

2. Matériels et Méthodes 127
2.1. Rappel des paramètres de l'étude : zone d'étude, stations d'écoute prises en compte, individus étudiés 127
2.2. Analyses descriptives des données acoustiques 131
2.3. Analyses spatiales 131
2.4. Analyses temporelles 134
2.5. Variation temporelle de l'occupation spatiale 135

3. Résultats 136
3.1. Stratégie d'occupation spatiale 136
3.2. Stratégie d'occupation temporelle 161
3.3. Variation temporelle de l'occupation spatiale 169

4. Discussion et conclusion 179

CHAPITRE 5. COMPORTEMENTS INDIVIDUELS DES REQUINS BOULEDOGUE 190

1. Introduction 192

2. Matériels et Méthodes 195
2.1. Définition des paramètres de l'étude : zone d'étude, stations d'écoute prises en compte, individus étudiés 195
2.2. Présence/absence des requins bouledogue dans la zone d'étude 195
2.3. Occupation spatiale par individus : définition et description des « Centres d'Activités Principaux » (CAP) et « secondaires » (CAS) 197
2.4. Occupation temporelle des centres d'activités 200
2.5. Activités au cours du cycle nycthéméral au sein des centres d'activités par individus en fonction des zones géographiques et des périodes temporelles. 202
2.6. Interactions entre individus 203

3. Résultats 204
3.1. Présence/absence des requins bouledogue dans la zone d'étude 204
3.2. Occupation spatiale à l'échelle individuelle : les centres d'activités principaux et secondaires (CAP et CAS) 209
3.3. Occupation temporelle des centres d'activités 215
3.4. Définition des activités par individu en fonction des zones géographiques et des périodes 223
3.5. Interactions entre des individus au sein des Centres d'Activité 233

4. Discussions et conclusions 244

DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION 262

POSTFACE :IMPLICATION DE CES NOUVELLES CONNAISSANCES SUR LES REQUINS BOULEDOGUE DANS LA GESTION DU « RISQUE REQUIN » 286

REFERENCES 292

ANNEXES 316

Introduction générale

Les interactions entre l'Homme et la faune sauvage existent depuis les origines de l'humanité. La nature de ces interactions a beaucoup évolué au cours du temps. Les premiers hominidés remplissaient le plus souvent le rôle de proies (Berger 2006). Au cours de l'évolution, l'Homme est devenu peu à peu un prédateur, en compétition avec les autres grands prédateurs sauvages. Divers processus relevant de la colonisation de nouveaux milieux et de l'accroissement de la population mondiale et des surfaces anthropisées (agricoles et urbaines) ont ensuite contribué à faire évoluer ces interactions. Ces processus existent aujourd'hui sur tous les continents, et ce, indépendamment du niveau de développement des populations locales.

Jusqu'au 20ième siècle, la majorité de la faune sauvage était considérée comme une ressource exploitable par l'Homme, notamment pour l'alimentation. Au 20ième siècle, la révolution agricole et des filières agroalimentaires ont entraîné une forte diminution de l'exploitation de la faune sauvage en tant que denrée alimentaire dans les pays développés. Cette transition d'une agriculture traditionnelle à une agriculture intensive à grande échelle a également eu pour conséquences la détérioration des habitats naturels, l'érosion accrue de la biodiversité associée et l'augmentation du nombre de conflits Homme-Faune sauvage pour l'utilisation de ces habitats et ces ressources (Krebs et al. 1999 ; Stoate et al. 2001 ; Henle et al. 2008). Les interactions entre l'Homme et la faune sauvage sont alors progressivement dominées par de la compétition, notamment pour l'espace.

En 2003, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) définit officiellement les conflits Homme-Faune sauvage (CHF ; « Human Wildlife Conflict » : HWC) et fait de leur résolution une priorité. L'institution considère qu'il y a un CHF dès lors que les besoins et les comportements d'un animal sauvage affectent négativement les activités humaines ou, inversement, quand les activités humaines affectent négativement les besoins de l'animal sauvage (Madden 2004). Les conséquences directes des CHF sur l'Homme se matérialisent souvent par des attaques de l'Homme par des animaux sauvages qui peuvent entraîner des blessures graves voire mortelles. Si les petites espèces, comme les insectes ou les serpents, sont responsables du plus grand nombre de blessures et de décès chez l'homme, les grands carnivores et les grands herbivores sont à l'origine de la majorité des CHF. Au cours du 20ième siècle, plus de 15 000 personnes ont été tuées par des grands carnivores dont 84% par des tigres (*Panthera tigris*), 5% par des léopards (*Panthera pardus*), 4% par des loups gris (*Canis lupus*), 4% par des lions (*Panthera leo*) et 2% par des ours bruns (*Ursus arctos* ; Löe and Röskaft 2004). En Inde, entre 1980 et 2003, plus de 1150 humains sont morts dans le conflit Homme-Eléphant (Choudhury 2004). Au Mozambique, entre 2006 et 2008, 43

personnes ont été tuées par des éléphants (*Loxodonta africana*) ou des hippopotames (*Hippopotamus amphibius* ; Dunham et al. 2010). En Afrique, on estime que plus de 200 personnes sont tuées par des buffles africains (*Syncerus caffer*) chaque année.

Les conséquences indirectes des CHF sur l'Homme sont économiques, matérielles et sociales : destruction de cultures ou de matériel, mort d'animaux d'élevage ou compétition à l'égard d'une ressource ou d'un habitat (Kruse 1991 ; Choudhury 2004 ; Patterson et al. 2004 ; Tsakem et al. 2015). Face aux CHF, les sociétés humaines répondent généralement par des actions immédiates, mais parfois aussi par des actions à plus long terme. La réponse la plus immédiate est l'abattage d'un ou plusieurs individus de l'espèce impliquée, souvent identifiés comme responsables du sinistre. Cette réponse à court terme tient souvent plus de représailles que d'une solution durable. Au Kenya, le nombre de prédateurs tués en « représailles » est ainsi relativement proche du nombre de têtes de bétail tués par les lions, les léopards ou les hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*) (Ogada et al. 2003). La réponse à moyen terme consiste généralement à intensifier et à systématiser les prélèvements avec pour objectif une diminution des effectifs de la population de prédateurs. Un exemple connu est celui qui met en conflit l'Homme et le loup gris en France, qui représente un des plus gros CHF qu'ait connu l'hexagone (Molinier and Molinier-Meyer 1981). Dès le Moyen Age, le loup est impliqué dans des attaques sur le bétail et sur l'Homme. En réponse, des battues sont organisées et des primes sont distribuées à ceux qui tuent des loups. En 1882, ces prélèvements s'intensifient, soutenus par une loi qui demande la destruction du loup en France. L'objectif est atteint en 1940. Ces mesures de réduction de population sont également associées à une modification de l'habitat pour éviter d'autres interactions négatives avec l'animal ou diminuer son territoire (Mladenoff et al. 1997 ; Liu et al. 2001). La disparition d'un prédateur d'un milieu naturel a des impacts contrastés : des effets bénéfiques pour la population humaine, mais à l'opposé, une perte de fonctions écologiques, de biens et de services associés aux prédateurs. Les coûts directs sont souvent difficiles à estimer, mais ils peuvent être supérieurs à ceux mis en œuvre pour «gérer» le conflit (Postel et al 2012).

Dès le début du 20ème siècle, la montée des courants conservationnistes s'accompagne de la mise en place d'un nombre croissant de dispositifs de protection, terrestres et marins (Depraz 2008). Cette conscientisation environnementale de la part des populations aboutit à une nouvelle approche de la gestion du milieu sauvage, qui se traduit par la mise en place des mesures de protection pour les espèces en danger d'extinction ainsi que d'une défaveur sociale pour les mesures de contrôle létales des populations sauvages au profit des non létales. Reprenons l'exemple du loup gris en France pour illustrer cette évolution dans la gestion des

CHF par l'homme. En 1992, le retour naturel du loup en France relance le conflit Homme-Loup. Un Plan d'Action National Loup 2013-2017 est mis en place avec différentes mesures pour permettre aux hommes et aux loups de coexister. Il prévoit le prélèvement de 36 loups maximum à la seule condition que d'importants dommages à l'encontre des élevages aient été constatés, et ce, malgré la mise en place de technique(s) d'effarouchement. Le plan inclut également une indemnisation des éleveurs touchés par des attaques de loups, de la recherche sur le comportement des loups, sur les relations prédateurs/bétails et sur des nouveaux moyens de répulsion. Ce plan s'accompagne d'une campagne de communication sur la place du loup dans l'écosystème, sur les dangers pour l'homme et sur les moyens existants pour minimiser les chances d'interactions avec un loup. Ce CHF a donc évolué d'une simple volonté d'éradiquer l'espèce considérée comme nuisible pour le développement de la société humaine, à une gestion qui intègre des actions létales et non létales, de la recherche, de la communication et de l'éducation auprès de la population.

Ce changement de perception de la faune sauvage crée de nouveaux conflits socio-politiques Homme-Homme ou entre institutions au sein des CHF (Knight 2000). Par exemple, depuis les années 80, dans l'Etat du Wisconsin (USA), la réintroduction et la conservation du loup, du grizzli (*Ursus arctos horribilis*) et du puma (*Puma concolor*) opposent régulièrement une partie de la population, qui supporte ces actions et profite de cet environnement restauré, à une autre partie, généralement des éleveurs qui subissent des pertes sur leurs troupeaux et militent pour un programme de contrôle létal des prédateurs sauvages (William et al. 2002 ; Naughton-Treves et al. 2003). Aujourd'hui, la gestion de cette dimension socio-politique des CHF est considérée comme aussi importante que la partie biologique du conflit. Au regard de tous ces nouveaux enjeux, la résolution des CHF a désormais un double objectif de réduction des menaces de la faune sauvage sur les êtres humains et leurs biens, et de limitation des impacts négatifs sur la conservation de l'espèce et/ou de l'écosystème impliqué.

Treves et al. (2006) décrivent trois étapes qu'ils jugent nécessaires pour résoudre efficacement ces CHF contemporains. Les auteurs se basent sur l'analyse de la gestion des CHF dans différents pays concernant plusieurs espèces de grands prédateurs. Ils insistent notamment sur la nécessité d'une cogestion du conflit à résoudre par une implication commune des communautés locales, des agences gouvernementales et des Organisations Non Gouvernementales (ONG).

La première étape est de collecter des données sur le CHF afin de mieux le définir et le comprendre. Il s'agit de préciser l'échelle spatio-temporelle du conflit et d'étudier les

comportements des individus impliqués (faune sauvage et humains) par le biais de la recherche, d'enquêtes et d'observations. La seconde étape consiste à définir les objectifs de gestion, à formuler une stratégie d'intervention et à recruter les participants. La troisième étape est le suivi des actions mises en place pour évaluer l'efficacité de la stratégie adoptée. La résolution d'un CHF est donc souvent longue et fastidieuse, mais la cogestion se positionne comme une stratégie privilégiée visant à limiter les risques liés à la faune sauvage, sans compromettre la conservation de la biodiversité.

Les Conflits Homme-Requin (CHR)

En milieu marin, bien que les CHF soient peu fréquents, les conflits opposant les requins à l'Homme sont très médiatisés car empreints d'une forte charge psychologique et émotionnelle (effet « dents de la mer »). Ces conflits se matérialisent principalement par les attaques de requins sur l'Homme (non létales et létales) ou sur les embarcations. S'il existe plusieurs définitions à une attaque de requin, nous retiendrons celle qui est la plus souvent utilisée à La Réunion et qui définit une attaque comme une agression provoquée ou non d'un requin sur une personne vivante occasionnant des blessures, pouvant entraîner le décès de la victime, ou des dégâts matériels sur son équipement (planche, kayak, palmes… ; Werbrouck et al. 2014 ; Taglioni and Guiltat 2015).

Historiquement, dans la culture occidentale, les requins ont la réputation de mangeurs d'hommes. Ils sont souvent représentés dans la littérature, le cinéma ou l'art pictural comme dévorant des marins ou des naufragés. Dans *L'histoire entière des poissons* de Rondelet G. (1558), ils sont décrits comme des "animaux goulus qui dévorent des hommes entiers". Dans les récits du naufrage de la frégate de La Méduse en 1816 ou dans le tableau Gulf Stream (1899) de Winslow Homer, les requins apparaissent encerclant les embarcations pour manger les hommes qui tombent à l'eau. Pourtant, jusqu'au 20^{ième} siècle, les attaques de requins sont rares et les requins ne sont pas considérés comme une espèce particulièrement dangereuse pour l'Homme.

C'est en 1945, à la fin de la deuxième guerre mondiale, que le problème des attaques de requins devient d'intérêt public. Les récits des batailles navales relatent souvent la façon dont les naufragés se font attaquer par les requins. Les témoignages les plus connus sont sans doute ceux du naufrage de l'USS Indianapolis en 1945 (Kurzman 2008). Le 30 juillet 1945, le croiseur lourd de l'US Navy est torpillé par un sous-marin japonais au milieu de l'océan Pacifique, faisant plus de 800 naufragés. Ils resteront 4 jours à dériver dans l'océan et seuls

317 survivront. Les récits rapportent que les requins sont arrivés peu de temps après le naufrage, mangeant les morts avant de s'attaquer aux survivants. Bien que la mort des naufragés puisse avoir d'autres origines, comme la noyade ou la déshydratation, la médiatisation des attaques de requins lors des naufrages fait renaître la peur qu'inspirait ce prédateur au cours des siècles précédents. L'US Navy décide alors de financer un programme de recherche pour développer un répulsif anti-requin pour protéger ses marins. Le « Shark Chaser », répulsif chimique composé de nigrosine et d'acétate de cuivre, est très vite utilisé par l'ensemble de l'US Navy. Quelques années plus tard, l'inefficacité constatée de ce répulsif va déclencher une course aux armements dans le développement des répulsifs anti-requins individuels. En 1958, un centre de recherche est créé pour étudier les attaques de requins dans le monde. Aujourd'hui, ce centre s'est développé et l'ensemble des attaques recensées à travers le monde est répertoriée dans l'International Shark Attack Files (ISAF) qui constitue la plus grande base de données sur les CHR. Le conflit Homme-Requin reste cependant très contextuel (principalement lors des naufrages), rare (surtout hors périodes de guerre navale) et touche une infime partie de la population (soldats de la marine voire pêcheurs).

Au milieu du 20^{ième}, la sédentarisation et la croissance démographique dans la majorité des régions côtières à travers le monde (Creel 2003) vont profondément changer le conflit Homme-Requin. Avec l'avènement et la démocratisation du tourisme et un attrait toujours plus marqué pour la mer, les régions côtières urbanisées deviennent une des premières destinations touristiques mondiales (Claval 1998 ; Zaninetti 2006). Cet essor se traduit par une plus forte fréquentation des plages et par le développement des activités balnéaires récréatives (surf, bodyboard, bodysurf, paddleboard, kayak, voile, baignade, apnée, chasse sous-marine, pêche loisir, plongée… pour ne citer que les plus communes ; Hall 2001). Cela implique également la construction des structures supportant le tourisme, notamment des magasins, des restaurants, des hôtels ou encore des marinas, contribuant à faire vivre une économie balnéaire. Ce développement massif des régions côtières a pour conséquence une forte augmentation du nombre de personnes dans et sur l'eau. Désormais, les conflits Homme-Requin concernent non seulement les professionnels du milieu marin mais également les populations locales et les touristes des régions côtières. Entre 1950 et 1999, la moyenne annuelle du nombre d'attaques de requins sur l'homme dans le monde était de 48 attaques par an (+/-17EC ; EC : Ecart Type) dont 5 (+/-3 EC) fatales (toutes activités confondues ; ISAF 2015). Si les attaques de requins ont lieu à travers le monde, les pays les plus touchés historiquement sont les Etats-Unis (Floride, Californie et Hawaï), l'Australie et l'Afrique du

Sud (Caldicott et al. 2001). Trois espèces de requins sont majoritairement impliquées dans les attaques : le requin blanc (*Carcharodon carcharias*), le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) et le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*). Bien que le risque d'une attaque de requin soit très faible, chaque attaque provoque une peur et attise une haine du requin, lesquelles influencent non seulement directement la victime, sa famille et la population locale mais aussi, de manière indirecte, l'économie touristique locale (Gaiser 1976 ; Manire and Grubber 1992 ; Caldicott et al. 2001 ; Hazin et al. 2008). A partir des années 2000, l'augmentation de la moyenne annuelle du nombre d'attaques de requins dans le monde (107 +/-14EC attaques par an dont 7 +/-3EC fatales ; toutes activités confondues ; ISAF 2015) préoccupe de plus en plus les régions concernées. L'explication de cette augmentation reste encore assez floue et peut avoir des origines multiples, comme l'augmentation globale des usagers de la mer qui accroît les risques d'interactions Hommes-Requins, une évolution des pratiques qui augmenterait le risque d'attaques, un rapprochement des requins près des côtes…. Les hypothèses sont nombreuses mais très difficiles à prouver car elles concernent des phénomènes à des échelles spatio-temporelles variables dont les données sont souvent rares ou trop récentes.

Tout comme les CHF impliquant des espèces terrestres, des mesures de contrôle de population ont été mise en place dans différents pays dans le but de réduire la population de grands requins près des côtes et ainsi réduire la probabilité d'une interaction entre un usager (essentiellement les baigneurs) et un requin. A Hawaï, les programmes de contrôle reposent sur des campagnes de pêche aux requins. Entre 1959 et 1976, 4 668 requins ont été tués aux cours de ces campagnes (Wetherbee et al. 1994). Si ces campagnes de pêche ont prouvé leur efficacité à réduire la population de requins dans les eaux hawaïennes, il semblerait qu'elles n'aient eu que très peu d'impact sur le nombre d'attaques de requins dont la moyenne, soit une attaque par an, est restée sensiblement la même avant et pendant les programmes de contrôle. En Australie et en Afrique du Sud, les programmes de contrôle consistent à déployer des filets anti-requins à proximité des plages les plus fréquentées (Dudley 1997). Dans certains cas, des lignes appâtées (« drumlines ») sont utilisées en complément ou à la place des filets. Le suivi du nombre d'attaques dans ces régions a mis en évidence une baisse significative de ces dernières suite aux déploiements des filets (Dudley 1997). Si cette technique semble efficace pour réduire le risque d'attaque, elle a également un fort impact sur la biodiversité marine du fait du nombre important de captures et de leur faible sélectivité sur les espèces capturées. En Afrique du Sud, entre 1960 et 2003, les filets anti-requins et les drumlines ont capturé et tué environ 1 000 requins par an, avec un minimum de 513 en 2002 et un maximum de 2 272 en 1985 (Dudley and Simpfendorfer 2006). Entre 1950 et 1993, les

filets du *New South Wales protective shark meshing program* en Australie ont capturé et tué des dauphins (pas d'identification à l'échelle de l'espèce), des dugongs (*Dugong dugon*), des tortues (principalement des tortues vertes, *Chelonia mydas*), des raies (Rajidae, Dasyatididae, Urolophidae), des requins (notamment le requin-hâ, *Galeorhinus galeus*) et des téléostéens (comme le thon rouge du sud (*Thunnus maccoyii*) ou la sériole chicard (*Seriola lalandi*) ; Krogh and Reid 1996).

Avec l'évolution des mentalités et sous la pression des hautes instances de protection environnementale, les politiques de gestion et de réduction du risque s'accompagnent de volonté de réduction de l'impact négatif de l'homme sur la nature. Si l'objectif principal des programmes de contrôle reste de sécuriser les activités nautiques balnéaires, ils intègrent désormais des impératifs de sauvegarde de la biodiversité, de minimisation des captures de prises accessoires et/ou de maximisation des chances de survie de ces dernières. L'exemple de l'évolution du programme sud-africain de contrôle des requins au KwaZulu-Natal illustre bien ce changement. Cliff and Dudley (2011) résument les mesures prises par le KwaZulu-Natal Shark Board (KZNSB), responsable du programme de contrôle, pour adapter celui-ci aux nouvelles exigences environnementales. Parmi ces mesures, on peut citer la relâche systématique des requins capturés vivants (incluant les espèces considérées comme dangereuses pour l'homme), l'utilisation de filets avec de plus grandes mailles pour diminuer les prises accessoires, la réduction du nombre de filets ou encore leur remplacement par des engins de pêche plus sélectifs comme les drumlines. En Australie, on observe les mêmes changements notamment avec le remplacement des filets par des drumlines (Sumpton et al. 2011). Si les auteurs de ces études s'accordent à dire qu'il faut davantage de données pour estimer l'efficacité de ces nouvelles mesures en termes de compromis entre la sécurité des usagers et la conservation de la biodiversité, les premiers bilans sont positifs avec un taux de capture des prises accessoires en baisse, associé à un taux de survie de ces dernières en hausse.

La révolution la plus marquante réside néanmoins dans l'effort produit pour rechercher des solutions non létales pour les espèces de requins dangereux. Ces nouvelles solutions reposent sur nos connaissances des espèces de requins dont leurs caractéristiques physiques, biologiques et comportementales. Différents types de répulsifs sont alors proposés comme des répulsifs électriques, chimiques, acoustiques ou des barrières physiques et/ou électromagnétiques (Myrberg et al. 1978; Gong and Williams 2006 ; Broad et al. 2010 ; O'Connell et al. 2011). Des actions humaines non létales sont également mises en place à

l'instar des dispositifs de surveillance terrestre, marine et aérienne, ou des actions de communication et des panneaux de prévention sur le risque d'attaque de requins sur les sites identifiés « à risque ». Les tests ou les évaluations de ces nouveaux dispositifs ont mis en évidence deux phénomènes qui limitent l'efficacité l'efficacité des moyens de répulsion et/ou de surveillance : une forte variation des résultats en fonction de l'espèce et une évolution de l'efficacité des moyens de répulsion en fonction des caractéristiques physiques et biologiques des individus observés au sein d'une même espèce. Par exemple, Yano et al. (2000) ont montré que la réaction d'un requin face à un champ électrique est différente selon l'espèce impliquée. Au cours de l'étude, si les requins à pointes noires (*Carcharhinus melanopterus*) avaient de fortes réactions d'évitement face à un champ électrique, les requins tigre n'ont eu aucune réaction face à ce même champ. Une autre étude portant sur l'effet des champs électriques sur les requins blancs en Afrique du Sud a également montré une grande variabilité de l'efficacité selon les situations testées (Huveneers et al. 2013). Sur une proie en mouvement, les requins ont attaqué moins souvent celle équipée d'un répulsif électrique alors que, sur une proie statique, le nombre d'attaques était sensiblement le même, qu'elle soit ou non équipée d'un répulsif. Les auteurs concluent que la réaction des requins face à un champ électrique est très contexte-dépendant et peut varier d'un individu à un autre au sein d'une même espèce ou selon la motivation de l'individu testé. Cette variation d'efficacité se retrouve également dans les programmes de surveillance. En 2004, un programme de surveillance, appelé « Shark Spotters », est mis en place à Cape Town (Afrique du Sud) suite à l'augmentation des attaques de requins blancs (Kock et al. 2012). Il consiste à compléter la surveillance des plages par des « observateurs requins » situés sur des points surélevés (montagnes environnantes) pour prévenir les baigneurs de l'approche d'un requin blanc près des plages. Malgré les limites du programme (erreurs humaines, conditions météorologiques et marines, turbidité de l'eau ; Kock et al. 2012), avec plus de 1700 signalements de requins blancs approchant les plages et aucune attaque lors de la présence des « shark spotters », il est aujourd'hui considéré comme un des systèmes de surveillance les plus efficaces au monde. Pour autant, sa capacité à être exportée est discutable. Du fait des signalements qui résultent d'une configuration combinant la présence d'un requin en surface et la présence d'un observateur sur un point d'observation surélevé, la question de son efficacité pour la surveillance de requins, n'évoluant pas en surface, prête à réflexion. En effet, certaines espèces, comme le requin bouledogue, ne sont pratiquement jamais observées en surface. De même la topographie du fond à La Réunion, comme dans d'autres îles océaniques, est très différente (forte pente) de celle d'un plateau continental comme sur les littoraux sud-africains.

La question reste ouverte et illustre bien la difficulté à trouver une réponse non létale générique et reproductible à travers le monde. A l'heure actuelle, il apparaît donc essentiel de bien connaître les spécificités locales du conflit Homme-Requin avant de mettre en place un programme de gestion standardisé. Comme pour la gestion des CHF terrestres, la première étape de la réflexion doit consister à définir localement les espèces de requins impliquées, leurs caractéristiques biologiques et comportementales mais également les activités humaines touchées par ce conflit et les caractéristiques environnementales du milieu où il se déroule. Ces connaissances sont nécessaires pour adapter les programmes de gestions (létales et non létales) et optimiser leur efficacité en fonction des espèces et des activités humaines impliquées.

Le conflit Homme-Requin à La Réunion

Entre 1980 et 2011, 38 attaques de requins ont été recensées à La Réunion, soit 1,23 attaque par an en moyenne (Squal'Idées, données non publiées). Ces attaques ont été enregistrées sur tout le pourtour de l'île et concernent majoritairement les pratiquants des sports de glisse (essentiellement surfeurs et bodyboardeurs) et les chasseurs sous-marins (Lagabrielle et al. 2012 ; Taglioni and Guiltat 2015). Le requin bouledogue et le requin tigre sont les deux espèces les plus souvent impliquées dans ces événements (Gauthier 2012). Au cours de cette période, le CHR se traduit par le délaissement des spots identifiés comme à risque, ou par des interdictions de baignade temporaire ou permanente par les diverses institutions. Généralement, la récurrence d'attaques de requin sur un même spot concourt à lui forger une réputation, imprégnant plus ou moins durablement les lieux et les esprits des pratiquants. Divers sites sont concernés par ce schéma. L'un des spots de surf les plus réputés du sud de l'île, "la Pointe du Diable" est quasiment déserté par les pratiquants après que 3 attaques de requins aient eu lieu sur ce site (2000, 2004 et 2006). La baie de Saint Paul est également associée à un fort degré de risque suite à des attaques en 1992 et 1996.

Mais c'est l'année 2011 qui va véritablement marquer un tournant dans l'histoire du risque requin à La Réunion. Entre Février et Novembre 2011, 6 attaques de requins dont 2 mortelles ont eu lieu. La troisième attaque de cette série, qui blessa mortellement un bodyboardeur de niveau international à Boucan Canot le 19 septembre 2011, va bouleverser le conflit. En effet, les conditions de l'attaque qui renvoient à l'image des « Dents de la mer » (dans l'après midi, devant des personnes sur la plage et dans l'eau, avec l'implication éventuelle de plusieurs requins), l'effet de série, la popularité de la victime et la grande médiatisation sur l'île et en

métropole vont transformer ce conflit, auparavant mineur, en conflit majeur que l'on nommera, la « crise requin ». Suite à cette attaque, la préfecture a organisé la pêche de 10 requins à Boucan Canot pour prélever le ou les individus responsables de l'attaque. Malgré l'organisation de cette pêche, le conflit ne s'apaise pas et certains usagers de la mer exhortent l'Etat, la Région ou les communes à mettre en place des mesures pour stopper les attaques. Ils mettent en avant le danger pour les pratiquants des activités nautiques mais aussi les impacts économiques, touristiques, sociaux et politiques engendrés par cette série d'attaques (Fabing 2014 ; Jaccoud 2014). Les deux attaques au cours des 2 mois suivants vont renforcer ce conflit. Certains demandent la reprise et l'intensification de la pêche par opposition à d'autres qui préfèrent le développement de moyens non létaux. Cette partie socio-politique du conflit prend alors de plus en plus d'importance. Elle se reflète également dans les hypothèses des causes des attaques. La Réserve Naturelle Marine de La Réunion (RNMR), la ferme aquacole marine de la baie de Saint Paul, les eaux de plus en plus troubles sur les côtes réunionnaises, l'arrêt de la commercialisation des espèces de requins impliqués, l'inconscience des pratiquants… sont autant d'hypothèses qui divisent les usagers mais également les politiques et les touristes. Deux points semblent pourtant faire l'unanimité : l'absence de connaissances sur les requins et leur comportement à La Réunion ainsi que la nécessité de trouver un consensus entre les différents acteurs touchés, pour élaborer un plan de gestion collaboratif de cette crise. Fin 2011, face à ce constat, l'Etat et la Région annoncent la création d'un Comité Réunionnais permanent de Réduction du Risque Requins (C4R) et le cofinancement avec l'Europe d'un programme scientifique visant à pallier l'insuffisance des connaissances scientifiques sur les requins à La Réunion. Le comité a pour objectif d'informer et de discuter sur l'état d'avancement des différentes mesures liées à la réduction du risque requins entre l'Etat, la Région, les scientifiques, les associations et les usagers. Le programme scientifique, appelé Connaissance de l'écologie et de l'Habitat de deux espèces de Requins Côtiers sur la côte ouest de La Réunion (CHARC), porté par l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), a, entre autre objectif de définir les habitats côtiers des requins tigre et bouledogue et leurs distributions spatio-temporelles au sein de ces habitats. Le programme repose sur des études en écologie comportementale et alimentaire, sur la génétique des populations et la récolte de données environnementales pour caractériser les habitats côtiers. L'apport de nouvelles connaissances devait fournir des éléments essentiels pour améliorer et/ou adapter les mesures de gestion du risque requins à La Réunion. C'est dans ce contexte et au sein du programme CHARC que ce projet de thèse a été réalisé.

Problématique

Le comportement de l'animal dans son habitat constitue une des composantes importantes du conflit Homme-Faune sauvage. Dans ce type de conflit, il est donc important de connaître, pour l'espèce impliquée, les caractéristiques de la population présente et de son habitat et comment et pourquoi ce dernier est utilisé dans l'espace et dans le temps. L'ensemble de ces connaissances font partie de l'écologie comportementale de l'espèce.

La recherche en écologie comportementale, ou éco-éthologie, est l'étude des relations évolutives entre le comportement d'un animal et son environnement (Krebs and Davis 1981). En d'autres termes, cette nouvelle branche de l'écologie examine la signification adaptative du comportement des animaux dans leur milieu, ou comment un comportement peut augmenter la survie, la valeur adaptative (« *fitness* ») ou le succès reproducteur (défini par le nombre de descendant survivant jusqu'à l'âge de reproduction) d'un animal. Lors de l'étude de ces comportements, une distinction est faite entre les causes distales et proximales (Tinbergen 1951). Les causes distales sont les mécanismes évolutifs qui ont abouti à l'apparition d'un comportement chez une espèce donnée. Les causes proximales sont les raisons qui conduisent un animal à adopter un comportement particulier dans un contexte spécifique. A travers l'étude du comportement animal, l'écologie comportementale aborde plusieurs grands thèmes : la morphologie de l'animal, l'habitat et son utilisation (spatiale et temporelle), les stratégies de reproduction, les comportements sociaux, les interactions Hommes-Animaux et leurs impacts. Les études scientifiques reposent sur des hypothèses prédictives optimales pour l'efficacité des stratégies comportementales. Elles considèrent que les animaux adoptent des comportements qui sont un compromis optimal (« Trade-off ») entre les besoins essentiels de l'animal nécessaires à sa survie et l'allocation d'énergie vers la reproduction (Stearns 1989). Elles s'apparentent aux stratégies optimales utilisées en économie et basées sur un rapport coûts/bénéfices des comportements (Salvatore and Brooker 1993). Les données sont quantitatives et reposent sur l'occurrence d'un ou plusieurs comportements spécifiques et/ou sur la présence/absence des individus étudiés dans la zone d'étude en lien avec les conditions environnementales de son habitat.

Ainsi, d'une manière très simplifiée, les problématiques abordées par l'écologie comportementale cherchent à comprendre « Qui ? Où ? Quand ? Et Pourquoi ? ».

Qui ? : Les caractéristiques de la population étudiée

En écologie comportementale, les premiers éléments à définir sont les caractéristiques de la population étudiée. En effet, comme le décrivent Krebs et Davies (2009), la première étape

nécessaire à une meilleure compréhension du comportement animal est de définir l'espèce et les caractéristiques biologiques des individus observés. Les deux principales caractéristiques recherchées sont, généralement, le sexe (femelle ou mâle) et le stade de maturité (juvéniles, subadultes et/ou adultes) des individus suivis. Chez les mammifères, la distinction entre les mâles et les femelles est faite grâce à la présence d'organes reproducteurs externes (majoritairement chez les mâles) et/ou au dimorphisme sexuel (taille et/ou poids, couleurs du pelage ; Hedrick and Temeles 1989 ; McPherson and Chenoweth 2012). Par exemple, chez les otaries à fourrure du Cap (*Arctocephalus pusillus pusillus*), les mâles adultes mesurent entre 200 et 230 cm (Longueur totale) pour un poids compris entre 200 et 360 kg, alors que les femelles adultes mesurent entre 120 et 160 cm Lt pour un poids de 40 à 80 kg (Rand 1967). Chez les requins, si l'on observe également un dimorphisme sexuel, il est généralement difficile à distinguer lors d'une observation visuelle. On utilise donc essentiellement la présence/absence des organes reproducteurs externes pour déterminer le sexe des individus.

Le stade de maturité est une caractéristique un peu plus complexe à définir. On distingue généralement trois stades de maturité différents : les juvéniles, les subadultes et les adultes. Les juvéniles regroupent les individus qui viennent de naître et les jeunes de l'année. Les individus sont considérés comme adultes lorsqu'ils sont capables de se reproduire. Le stade subadulte regroupe les individus qui sont entre le stade juvénile et adulte. La distinction de ces différents stades de maturité nécessite des connaissances préalables sur les changements de morphologie ontogénique de l'espèce. Les caractéristiques observées sont, généralement, la taille, le poids, la couleur de la peau, du pelage ou des plumes ainsi que toutes les caractéristiques physiques qui sont propres à un des stades de maturité. Par exemple, chez les guépards, les petits naissent avec une crinière le long de leur dos. Cette crinière commence à disparaître à partir de trois mois pour ne plus exister à l'âge adulte. Les observations couplées de la taille, du poids et de la présence d'une crinière permet ainsi de distinguer les différents stades de maturité chez cette espèce. Chez les requins, la définition du stade de maturité se base essentiellement sur la taille des individus. En effet, chez la majorité des espèces de requins, les individus juvéniles, subadultes et adultes sont très proches du point de vue morphologique. Chez les requins de grande taille, comme les requins bouledogue, les requins tigre ou encore les requins blancs, la différence de taille entre les juvéniles et les adultes est suffisamment importante pour se baser uniquement sur ce critère. Par exemple, chez les requins bouledogue, la taille à la naissance est comprise entre 50 et 80 cm Lt alors que les individus adultes mesurent plus de 220 cm Lt (Branstetter and Stiles 1987 ; Cliff and Dudley 1991 ; Cruz-Martinez et al. 2004). Si distinguer les juvéniles des adultes est relativement

facile, la distinction entre les subadultes et les adultes est plus complexe, notamment si l'on étudie les requins en milieu naturel. On se base alors sur une taille estimée qui sépare les subadultes des adultes, appelée « taille de première maturité ». Cette taille correspond à la longueur totale que le requin atteint lorsqu'il devient capable de se reproduire pour la première fois. Des études préliminaires sur la maturation des organes reproducteurs internes et externes sont nécessaires pour déterminer la taille de première maturité. Dans les études, sur un nombre d'individus donnés, on estime que la taille de première maturité est atteinte lorsque, pour cette dernière, au moins 50% des individus étudiés sont matures. En milieu naturel, lors de la capture d'un requin, la mesure de la taille de l'animal peut être complétée par des observations supplémentaires comme la taille et le taux de calcification des ptérygopodes (organes reproducteurs externes des mâles) et/ou des marques de reproduction.

Pour résumer, la première étape dans la compréhension de l'écologie comportementale d'une population observée est de définir les caractéristiques des individus qui la composent, en termes de sexe et de stade de maturité. A La Réunion, si la présence du requin bouledogue n'est plus à démontrer, nous ne connaissons pas encore les caractéristiques de cette population. Est-ce une population d'adultes, de subadultes ou de juvéniles ? Ou encore est-elle composée des trois stades de maturité ? Les individus sont-ils majoritairement des femelles ? Des mâles ? Ou le sex-ratio est-il équilibré ?

Ainsi, si nous souhaitons mieux connaitre l'écologie comportementale des requins bouledogue dans les eaux réunionnaises, il apparait nécessaire de pouvoir dans un premier temps définir les caractéristiques de cette population.

Où et Quand ? Occupation spatiale et temporelle

En écologie, l'habitat est défini comme le milieu de vie d'une population d'individus, d'une espèce donnée ou d'un groupe d'espèces. Dans son habitat, l'animal est régulièrement confronté à plusieurs alternatives qui diffèrent en matière de coût pour la survie et la reproduction (Danchin et al. 2005). L'ensemble des décisions comportementales prises par l'animal devant ces alternatives définit ses stratégies. Ainsi, au sein des habitats, les espèces se distribuent généralement dans des zones particulières plus ou moins optimales pour chaque espèce. Ces zones, appelées micro-habitat, sont utilisées de manière spécifique par l'individu ou l'espèce et peuvent varier dans le temps et l'espace (Powell 2000). L'habitat et ses composants jouent ainsi un rôle essentiel dans le comportement animal. Avant de s'intéresser à ce rôle, il est important de définir et de délimiter l'habitat et les micro-habitats de l'espèce que l'on étudie. En milieu marin, il est très difficile de délimiter l'habitat d'une espèce pour

plusieurs raisons. L'immensité des océans et l'absence de limite physique rendent extrêmement complexe la délimitation de l'habitat d'une espèce, notamment si celle-ci est connue pour effectuer des grands déplacements à l'échelle d'un voire plusieurs bassins océaniques. De plus, les animaux marins, qui n'ont pas besoin de remonter en surface pour respirer, comme les requins, sont très peu accessibles. Les observations sont généralement de courte durée et restreintes aux lieux d'interactions entre les humains et les individus de cette espèce (lieu de pêche, milieu côtier avec des activités humaines). Ce peu d'observations induit généralement une sous estimation ou une méconnaissance de l'ensemble de l'habitat de l'espèce. S'il existe de nos jours des nouvelles technologies permettant de suivre les mouvements des requins en s'affranchissant des observations visuelles, comme la télémétrie acoustique ou satellite, la délimitation de leur habitat et des micro-habitats représente toujours un challenge. Pour pallier l'ensemble de ces problèmes, beaucoup d'études s'attachent à étudier l'écologie comportementale d'une espèce dans une zone d'étude généralement plus petite que celle couverte par la totalité de l'habitat de l'espèce. L'ensemble de ces études régionales contribuent, ensuite, à améliorer les connaissances de l'habitat de l'espèce à l'échelle des bassins océaniques, voire de la planète. C'est ainsi, que le requin bouledogue a déjà été étudié en Afrique du Sud, en Australie, aux Fidji ou encore aux Etats-Unis (Cliff and Dudley 1991 ; Heupel and Simpfendorfer 2008 ; Brunnschweiler et al. 2010 ; Werry et al. 2014 ; Drymon et al. 2014). Au cours de ces différentes études, il a été mis en évidence une spécificité régionale de l'habitat du requin bouledogue. Par exemple, les individus suivis aux Bahamas étaient beaucoup plus côtiers que ceux observés aux îles Fidji (Brunnschweiler et al. 2010). A La Réunion, l'habitat du requin bouledogue est très peu connu. Nos connaissances se limitent aux observations réalisées par les pêcheurs, les chasseurs sous-marins ou encore les pratiquants des sports nautiques de glisse comme les surfeurs ou les bodyboardeurs. Les lieux d'observation de cette espèce se limitent donc aux zones où il y a des activités humaines. Il est donc légitime de se demander si l'habitat (ou les micro-habitats) du requin bouledogue à La Réunion se limite uniquement aux zones où il a été observé ou s'il utilise une zone plus élargie. Si l'on se réfère aux observations ou aux interactions rapportées par les usagers de la mer, son habitat serait très côtier. Si ce résultat se rapproche de ceux trouvés au Bahamas, il diffère de ceux des Fidji où les requins bouledogue semblent avoir un habitat plus pélagique (Brunnschweiler et al. 2010). A l'heure actuelle, à La Réunion, il n'est pas possible de savoir si les résultats issus des observations reflètent bien l'habitat de l'espèce ou s'il existe un biais lié aux observations qui induirait une sous-estimation de l'utilisation des eaux

réunionnaises par le requin bouledogue. Autant d'interrogations auxquelles il faudra répondre pour mieux comprendre l'écologie comportementale de cette espèce à La Réunion.

Les études précédentes sur le requin bouledogue ont également montré que la présence de cette espèce dans une région donnée pouvait varier dans le temps. Par exemple, une étude sur la présence des requins bouledogue au Mozambique a mis en évidence une variation saisonnière de la présence des individus suivis, avec une plus forte présence durant l'été austral (Daly et al. 2014). Ces variations dans la présence/absence des individus d'une espèce sont le plus souvent liées à leurs activités, comme la chasse ou les phases de repos, à leur cycle de vie, notamment aux périodes de reproduction ou encore à des facteurs environnementaux abiotiques ou biotiques, tels que la température de l'eau ou la disponibilité en nourriture. Connaître les périodes de présence d'une espèce dans une zone permet d'émettre les premières hypothèses sur l'activité des requins au sein de ces zones et donc d'avancer dans la compréhension de l'écologie comportementale de l'espèce.

Pourquoi ? Rôle des micro-habitats dans le cycle de vie de l'espèce

Une des grandes problématiques de l'écologie comportementale des espèces est de comprendre pourquoi une espèce utilise son habitat de manière spécifique. Nous avons vu précédemment qu'il existe généralement, un fractionnement spatial et/ou temporel de l'habitat en zones préférentielles appelées micro-habitats. L'écologie comportementale consiste donc à comprendre le rôle de ces micro-habitats dans le cycle de vie de l'espèce et à expliquer le choix de l'individu d'associer un type d'activité à chaque zone spécifique. Par exemple, il a été mis en évidence que le lynx boréal (*Lynx lynx*) utilisait des zones spécifiques au sein de son habitat pour chasser. Une étude a montré que ces zones représentaient des lieux optimaux pour la chasse à l'affût avec des points d'observations à couvert et une bonne visibilité (Belotti et al. 2013). De même, l'observation des zones de reproduction des guépards dans la réserve du Serengeti (Tanzanie) a montré que les femelles utilisaient des zones spécifiques pour mettre bas. Elles étaient éloignées des zones de présence des hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*) et des lions (*Panthera leo leo*) qui constituent des prédateurs potentiels pour leurs petits (Durant 2000). Cette stratégie permettrait ainsi d'augmenter le succès reproducteur de la mère en augmentant les chances de survie des jeunes.

En milieu marin, les difficultés d'observation *in situ* rendent particulièrement compliquée la mise en évidence de ces micro-habitats et de leur rôle. En effet, si les nouvelles technologies de suivi nous permettent de suivre les déplacements des requins et leur présence/absence dans une zone, le faible nombre, voire l'absence, d'observations visuelles du comportement des

animaux suivis ne permet que de faire des hypothèses sur le rôle de ces zones dans le cycle de vie de l'animal. Ces hypothèses se basent sur les connaissances du comportement de l'espèce, sur les caractéristiques biologiques et physiques des individus, sur les caractéristiques biotiques et abiotiques de la zone, et sur la présence/absence de l'espèce dans le temps et l'espace au sein de la zone d'étude. La définition d'une activité au sein d'une zone ne se base pas sur l'activité en elle-même mais sur ce qu'elle induit pour l'animal et pour le milieu. Par exemple, la définition des zones de chasse des requins bouledogue ne se basera pas sur l'observation visuelle d'un événement de prédation mais sur la présence de proies potentielles, sur la présence/absence des requins au sein de la zone ou encore sur leurs comportements dans la colonne d'eau. L'absence d'observation visuelle demande donc une très bonne connaissance du milieu et du comportement du requin au sein de ce milieu.

Définir et comprendre l'utilisation des micro-habitats, et plus généralement de l'habitat, chez les requins est donc très complexe car les hypothèses sur les activités sont potentiellement nombreuses, variables dans le temps et l'espace et souvent difficiles à valider. A la Réunion, si les caractéristiques du milieu commencent à être bien connues, il n'existe que très peu de données sur l'écologie comportementale des requins bouledogue. A ce titre, les travaux présentés dans cette thèse fournissent une partie des connaissances nécessaires à la formulation des hypothèses sur le rôle potentiel des micro-habitats de l'espèce à La Réunion. Ces premières pistes permettront de définir les futures études nécessaires pour valider ces hypothèses et ainsi mieux comprendre l'écologie comportementale des requins bouledogue.

Objectifs et plan de la thèse

Comme expliqué précédemment, une des premières phases dans la gestion d'un conflit entre l'Homme et la faune sauvage est de collecter des informations afin de mieux caractériser et comprendre ce conflit. La récolte de données sur l'espèce ou les espèces impliquées se fait généralement par le biais d'études scientifiques sur l'état de la population et le comportement des individus. A La Réunion, dans le cadre du conflit Homme-Requin, le programme CHARC représente cette première phase d'acquisition des connaissances. C'est dans ce contexte que se situe ce travail de thèse. L'objectif est de définir l'écologie comportementale des requins bouledogue sur la côte ouest de La Réunion à travers les caractéristiques et le comportement d'une partie de la population observée. Bien que le programme CHARC ait étudié également les requins tigre, notre étude se focalise sur le comportement des requins bouledogue car c'est l'espèce la plus impliquée dans les attaques de ces dernières années (Werbrouck et al. 2014)

et c'est sur cette espèce que nous avons obtenues le plus de données. Dans un premier temps, il s'agira de définir les caractéristiques de la population fréquentant les eaux réunionnaises et de mettre en évidence les singularités possibles par rapport aux autres populations observées à travers le monde. Dans un deuxième temps, nous analyserons l'utilisation de l'habitat côtier de cette espèce à travers ses stratégies d'occupation spatiale et temporelle de la zone d'étude. Dans un troisième temps, nous analyserons le ou les mécanismes explicatifs de cette présence/absence à l'échelle de la population et de l'individu pour émettre des hypothèses sur l'activité des requins au sein de leur habitat. Pour conclure, nous discuterons des résultats des et des futures études possibles pour les compléter. Enfin, dans une postface, nous aurons une réflexion sur l'apport de ces nouvelles connaissances dans le cadre du CHR réunionnais. Ce travail se fonde en majorité sur les résultats d'une campagne de marquage et le suivi télémétrique passif le long des côtes réunionnaises des requins marqués. Les différentes problématiques seront abordées à travers 5 chapitres selon le plan suivant :

Le **chapitre 1** aborde, dans un premier temps, les grands concepts de l'écologie comportementale chez les requins et propose un bilan sur les connaissances disponibles de ces concepts chez les requins bouledogue. Si le requin blanc, le requin tigre ou le requin bouledogue sont des espèces très connues voire emblématiques, il existe très peu de données scientifiques sur leur biologie et leur comportement. Une synthèse bibliographique a fait l'objet d'un rapport en 2012 dans le cadre de la mise en place du programme CHARC (Blaison 2012). Elle est reprise et actualisée en deuxième partie de ce chapitre et constituera la base des réflexions développées dans les discussions des chapitres 3 à 5.

Dans le **chapitre 2**, une première partie présente les caractéristiques générales de La Réunion avant de décrire la zone d'étude et ses particularités. La deuxième partie décrit le protocole de capture et de suivis acoustiques des requins, et le prétraitement nécessaire des données avant les analyses réalisées dans les chapitres suivants. La description du protocole de suivi acoustique permet de mettre en évidence les différents types de données ainsi que leurs limites. Le prétraitement des données définit le cadre spatio-temporel des analyses qui en découlent.

Le **chapitre 3** porte sur les caractéristiques de la population de requins bouledogue à La Réunion. A travers les résultats de la campagne de marquage, nous avons étudié le sex-ratio et la distribution de taille des requins bouledogue marqués. Cette première étude permet de

décrire la population observée dans les eaux réunionnaises et ainsi de préciser les caractéristiques bio-morphologiques des requins impliqués dans le CHR réunionnais. Les résultats font partie de la publication de Blaison et al. (2015).

Dans le **chapitre 4**, nous traitons des stratégies d'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue sur les côtes réunionnaises à l'échelle de la population suivie. L'objectif est de déterminer si la présence des requins bouledogue est homogène et régulière ou hétérogène et ponctuelle dans l'espace et dans le temps. Cette étude permettra notamment de distinguer les zones très fréquentées des zones peu fréquentées par les requins bouledogue et leur évolution dans le temps. L'analyse est réalisée sur l'ensemble des individus puis en distinguant les femelles et les mâles afin de mettre en évidence l'existence éventuelle d'une ségrégation sexuelle. Une partie de ces résultats est présentée dans Blaison et al. (2015). Ces données constituent une information importante pour estimer la probabilité d'interaction Homme-Requin dans l'espace et le temps.

Dans le **chapitre 5**, nous analysons plus en détail le comportement individuel des requins bouledogue suivis. Dans un premier temps, une étude de l'occupation spatiale et temporelle à plus fine échelle cherche à déterminer l'existence d'une variabilité individuelle par rapport aux résultats trouvés dans le chapitre précédent. Nous avons ensuite cherché à caractériser cette variabilité afin de mettre en évidence les mécanismes possibles pouvant l'expliquer. L'étude de la variation individuelle donne une idée du degré de généralisation possible des comportements observés à l'ensemble de la population de requins bouledogue fréquentant les eaux réunionnaises. Dans un deuxième temps, les résultats de cette première analyse sont complétés par une étude des variables de présence sur le cycle nycthéméral afin de formuler des hypothèses sur le rôle des différentes zones dans le cycle de vie des individus (repos, chasse, reproduction, déplacement…). Ces informations sont nécessaires pour déterminer le degré d'importance des eaux réunionnaises pour cette espèce. De plus, elles permettent d'apporter des éléments pour améliorer la gestion des interactions Homme-Requin.

Enfin, la **discussion générale** fait la synthèse des principaux résultats obtenus durant ce travail de thèse et présente les perspectives d'avenir pour compléter ou préciser les nouvelles connaissances obtenues. En postface, reprenant ce bilan, nous discutons de l'implication de ces connaissances dans le cadre de la gestion du « risque requin ». Comprendre ce qu'apporte la recherche et comment interpréter les résultats d'une étude est la dernière phase de l'étape 1

de la gestion des conflits Homme-Faune sauvage. Elle est d'autant plus importante qu'elle permet une transition vers l'étape 2 qui consiste à définir des objectifs de gestion adaptés et optimisés par rapport aux caractéristiques du CHR.

Chapitre 1. Ecologie comportementale des requins et le cas particulier du requin bouledogue

L'écologie comportementale consiste à étudier le comportement d'un animal dans son environnement ainsi que les liens d'influence réciproque qui existent avec celui-ci. Cette discipline aborde plusieurs thèmes comme l'utilisation de l'habitat (zone d'alimentation, de repas ou de reproduction…), les relations biotiques intra- et inter-spécifiques ou encore les comportements sociaux. Nous avons vu précédemment que dans le cadre d'un Conflit Homme-Requin, acquérir ces connaissances représente une des premières étapes vers une meilleure compréhension du conflit en lui-même et par conséquent vers une stratégie de gestion adaptée conciliant la sécurité des Hommes avec un maintien de la vie sauvage et de la biodiversité. Dans ce chapitre, nous nous attacherons à faire tout d'abord le bilan des connaissances sur l'écologie comportementale des requins puis nous nous focaliserons sur le requin bouledogue, espèce au cœur de cette étude.

1. Ecologie comportementale des requins

1.1. Concept d'habitat chez les requins

Les requins sont, a priori, présents dans toutes les mers et les océans du globe, bien qu'aucune observation n'ait encore été faite en Antarctique. L'IUCN classe les 465 espèces de requins connues (liste IUCN-Shark Specialist Group) en espèces côtières et en espèces pélagiques et démersales sans préjuger de l'habitat de ces deux dernières catégories (côtier ou hauturier). Ces trois catégories sont définies en fonction des zones où chaque espèce est la plus fréquemment rencontrée. Les requins côtiers vivent la plupart du temps près des côtes, sur les plateaux continentaux ou en milieu récifal. Parmi les espèces les plus connues de cette catégorie, on peut citer le requin pointe noire (*Carcharhinus melanopterus*), le requin corail (*Triaenodon obesus*), le requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*), le requin nourrice (*Nebrius ferrugineus*), le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*), le requin blanc (*Carcharodon carcharias*) ou encore le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*). Ces espèces partagent souvent leur habitat avec l'Homme ce qui engendre la majorité des interactions Homme-Requin, comme les attaques, la pêche ou le « shark watching » (Woolgar et al. 2001 ; Topelko and Dearden 2005 ; Ferretti et al. 2010). Les requins pélagiques vivent essentiellement en pleine eau (près de la surface ou entre la surface et le fond), au large des côtes et/ou en haute mer. Le requin peau bleue (*Prionace glauca*), le requin mako (*Isurus oxyrinchus*), le requin océanique (*Carcharhinus longimanus*) ou encore le requin taupe

commun (*Lamna nasus*) sont des requins pélagiques communs. La majorité des interactions avec l'Homme se déroule à travers la pêche commerciale ou récréative (Lyle anb Timms 1984 ; Campana et al. 2006 ; Babcock 2008). Les requins démersaux vivent près du fond, à la côte et/ou en haute mer. Parmi les espèces démersales, on peut citer le squale-chagrin commun (*Centrophorus granulosus*), le pailona commun (*Centroscymnus coelolepis*) ou encore le sagre commun (*Etmopterus spinax*). Comme pour certaines espèces pélagiques, les interactions Homme-Requin se résument à la pêche commerciale (Forest 2001 ; Clarke et al. 2002).

Certains requins sont capables d'utiliser plusieurs habitats comme le requin blanc ou le requin tigre qui utilise le milieu côtier et hauturier (Bonfil et al. 2005 ; Lowe et al. 2006). D'autres peuvent vivre toute ou une partie de leur vie en eau saumâtre et douce comme le requin du Gange (*Glyphis gangeticus*, Müller and Henle, 1839) qui vit exclusivement dans le Gange (Inde ; Compagno 1997) ou le requin bouledogue qui peut être observé dans des fleuves ou des lacs (dans l'Amazone au Pérou ; Myers 1952, dans le lac Nicaragua ; Bigelow and Schroeder 1976 ; dans le Mississipi aux USA ; Thomerson et al. 1977).

1.2. Les micro-habitats

Comme pour la majorité des espèces, la distribution des requins au sein de leur habitat est hétérogène dans l'espace et dans le temps. Les individus d'une espèce utilisent préférentiellement certaines zones de leur habitat que l'on définit comme les micro-habitats. Ces micro-habitats sont utilisés soit pour des raisons alimentaires (i.e. zone d'alimentation), de reproduction (i.e. zone d'accouplement, de mise bas ou de nurserie), de protection contre les prédateurs (zone qui favorise le camouflage, zone de refuge) ou pour se disperser (zone de déplacement à petite et moyenne échelle, couloir de migration). L'utilisation de ces micro-habitats résulte d'un compromis entre l'optimisation de l'exploitation des ressources, des stratégies de reproduction et des stratégies anti-prédatrices. L'observation directe des comportements (prédation, accouplement, mise bas, repos, interactions sociales…) étant limitée, de nouvelles techniques d'observation ont émergé à la fin du 20^{ième} siècle, comme la télémétrie acoustique et satellite. Ces techniques ont permis de suivre les animaux dans leur milieu naturel sans les perturber et ainsi de mieux comprendre l'utilisation de l'habitat des espèces étudiées. Par exemple, à South Farallon Island (Californie), des requins blancs adultes suivis par télémétrie acoustique ont montré un haut de degré de fidélité à certains sites,

associé soit à une faible activité soit à des événements de prédations sur des otaries (Goldman et al. 1996 ; Goldman and Anderson 1999). Les auteurs en déduisent que dans la région de South Farallon Island, les requins blancs ont des zones de repos et des zones de prédation bien définies et distinctes. Le même type de ségrégation de l'habitat a été observé sur cette espèce à Mossel Bay en Afrique du Sud (Blaison 2008).

1.3. Les micro-habitats liés à la reproduction

Si les micro-habitats utilisés pour chasser ou se reposer commencent à être mieux décrits, ceux en lien avec la reproduction sont encore peu connus. Ils comprennent les micro-habitats de recrutement, d'accouplement, de mises bas (parturition) et de nurserie.

Les données sur les zones d'accouplement sont très rares, souvent ponctuelles et concernent un nombre limité d'espèces. L'accouplement se déroulant dans la colonne d'eau, les observations directes sont exceptionnelles. La définition des zones d'accouplement se fait généralement de manière indirecte lors de l'observation d'individus présentant des marques d'accouplement récentes (blessures aux niveaux des ptérygopodes chez les mâles et du cloaque et des flancs chez les femelles). Par exemple, Hazin et al. (1994) concluent que la partie équatoriale du Sud Ouest de l'Atlantique est une zone d'accouplement des requins peau bleue après avoir observé plusieurs femelles présentant des marques d'accouplement dans cette zone. A l'ouest de la Floride, les îles de Dry Tortugas ont été définies comme une zone d'accouplement des requins nourrices (*Ginglymostoma cirratum*) suite à l'observation visuelle de plusieurs accouplements et l'identification de marques d'accouplements sur certains individus (Carrier et al. 1994).

La définition des zones de nurserie a beaucoup évolué au cours du temps. Bass (1978) décrit deux types de nurseries : la première est une zone où les femelles mettent bas et la deuxième est une zone où les juvéniles vont grandir jusqu'à l'âge de maturité. Par la suite, Branstetter (1990) décrit le rôle de ces zones dans la protection contre les prédateurs (intra- et interspécifique) et le développement des juvéniles. Plus récemment, Heupel et al. (2007) distingue la zone de mise bas de la zone de nurserie. La zone de mise bas est la zone où les femelles viennent mettre au monde leurs petits. La zone de nurserie est caractérisée par la présence d'un grand nombre de juvéniles dans une zone où ils passent la majorité de leur temps. La définition spécifie également la récurrence de l'utilisation de cette zone sur plusieurs années. Les deux zones sont souvent collées ou se confondent sur une période plus

ou moins longue ce qui rend leur distinction difficile et/ou arbitraire. Par exemple, en Caroline du sud, Bull Bay est en même temps la zone de mise bas et de nurserie d'une dizaine d'espèces de requins (Castro 1993).

1.4. Les interactions intraspécifiques

Si le choix optimal des micro-habitats, et plus généralement de l'habitat, est influencé par les besoins physiques et biologiques des individus, il est aussi déterminé par les interactions intraspécifiques. Il existe quatre types d'interactions intraspécifiques fréquemment observées : les interactions entre mâle et femelle ou entre classes d'âge conduisant le plus souvent à une ségrégation spatiale et temporelle des individus, la compétition pour l'accès à la nourriture (compétition alimentaire) ou au partenaire (compétition entre mâles pour l'accès aux femelles) et les interactions impliquant des comportements sociaux.

1.4.1. La ségrégation sexuelle

La ségrégation sexuelle est un phénomène souvent observé dans le règne animal qui se traduit par une séparation spatiale et/ou temporelle plus ou moins marquée des mâles et des femelles au sein de l'habitat de l'espèce. Par exemple, chez les éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*), une distinction des zones d'alimentation entre les mâles et les groupes de femelles en fonction des saisons a été mise en évidence (Stokke and Du Toit 2002). En saison sèche, les mâles explorent un territoire beaucoup plus grand que les femelles qui restreignent leurs mouvements autour des points d'eaux. En saison des pluies, le phénomène s'inverse. Les auteurs émettent l'hypothèse que cette ségrégation spatiale et temporelle pourrait être le résultat d'un comportement d'évitement entre les deux sexes et entre mâles dû à l'agressivité de ces derniers, notamment en période de must. Dans les Alpes françaises, une étude a montré que la ségrégation sexuelle chez le bouquetin (*Capra ibex ibex*) était spatiale mais aussi sociale (Bon et al 2001). Les mâles et les femelles vivent séparés, excepté pendant le rut et dans les zones refuges en hiver. Comme dans le cas précédent, l'agressivité des mâles a été mise en avant pour expliquer cette ségrégation sexuelle.

Chez les requins, la ségrégation sexuelle est également présente chez de nombreuses espèces, telles que le requin blanc (*Carcharodon carcharias*), le requin marteau (*Sphyrna lewini*), le

requin mako (*Isurus oxyrinchus*), le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) ou encore le requin bouledogue (Klimley 1987 ; Cliff and Dudley 1991 ; Heithaus 2001 ; Robbins 2007 ; Mucientes et al. 2009). Cette ségrégation est majoritairement observée chez les femelles et les mâles adultes qui utilisent des habitats ou des micro-habitats différents au sein d'une ou plusieurs zones régionales (Sims 2005). Par exemple, dans le Golfe de Californie (USA), les femelles requins marteaux halicorne (*Sphyrna lewini*) forment des bancs qui vivent et s'alimentent principalement en milieu pélagique alors que les mâles restent majoritairement en milieu côtier (Klimley 1987). A False Bay (Afrique du Sud), les requins blancs ont une utilisation de la baie qui diffère en fonction de la saison et du sexe (Kock et al.2013). Si en hiver, les individus des deux sexes se concentrent autour de Seal Island, en été, les femelles restent près des côtes, à l'intérieur de la baie, alors que les mâles quittent la baie. Les hypothèses émises pour expliquer cette ségrégation sont relativement nombreuses : l'agressivité des mâles pendant l'accouplement, une stratégie pré et post reproduction, des besoins alimentaires différents ou un évitement de la compétition intraspécifique (Sims et al. 2001).

1.4.2. La ségrégation par classe d'âges

Comme pour la ségrégation sexuelle, la ségrégation spatiale et temporelle entre les différentes classes d'âges peut également exister. Celle-ci a plusieurs fonctions. Chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpines*), un poisson de la famille des salmonidés qui vit dans les lacs de l'Arctique, les juvéniles utilisent principalement les zones benthiques alors que les plus âgés préfèrent les zones pélagiques. Il a été démontré que ce changement ontogénétique d'habitat était lié à un compromis entre besoin alimentaire et risque de prédation (L'Abée-Lund et al 1993). Le même type de compromis a été trouvé chez la Spélerpès de Strinati (*Hydromantes strinatii*) par Ficetola et al. (2013) en Italie et en France. Les hydromantes juvéniles, qui ont des besoins énergétiques plus importants que les adultes, préfèrent des milieux plus abondants en proies mais plus exposés au risque de prédation. A l'inverse, les adultes sont majoritairement dans des zones plus pauvres en proies mais beaucoup moins exposées à la prédation.

Chez les requins, la ségrégation spatiale et/ou temporelle selon les classes d'âge est relativement courante. Les zones de nurserie, observées chez beaucoup d'espèces comme le requin gris (*Carcharhinus plumbeus*), le requin nourrice, le requin marteau halicorne, le

requin blanc ou le requin bouledogue sont de bons exemples de ségrégation spatiale entre les juvéniles et les adultes (Castro 1993 ; Carrier et Pratt 1998 ; Merson and Pratt 2001 ; Duncan and Holland 2006 ; Heupel et al 2007 ; Domeier and Nasby-Lucas 2013). Une ségrégation entre les subadultes et les adultes est également observée chez les requins blancs (Bruce 1992), les requins peau bleue (Nakano and Stevens 2008), les requins tigre (Heithaus 2001) ou les requins baleine (Borrell et al. 2011). La majorité des auteurs émettent l'hypothèse que cette ségrégation par classes d'âges permettrait aux juvéniles et aux subadultes d'augmenter leur taux de survie et de réduire la compétition intraspécifique notamment avec les plus gros individus.

1.4.3. La compétition intraspécifique

Au sein d'une même espèce, la compétition apparaît le plus souvent lorsque la demande en ressource (en termes de nourriture ou en termes d'individus reproducteurs) dépasse la disponibilité immédiate. Cette compétition intraspécifique peut se manifester par une territorialité, temporaire ou non, qui peut évoluer en fonction de l'âge et du sexe de l'individu. A l'inverse du domaine vital, le territoire est un espace qui est défendu contre l'intrusion de congénères. Chez les chats sauvages (*Felis silvestris*) et domestiques (*Felis catus*), il a été démontré que si les proies sont abondantes, de grosse taille et groupées spatialement, les chats peuvent vivre et chasser en groupe. Par contre, si les proies deviennent moins abondantes, de plus petite taille et plus dispersées, les chats redeviennent strictement solitaires et vivent et chassent sur des territoires bien délimités (Corbett 1979). Chez les éléphants de mer (*Mirounga angustirostris*), il y a une très forte compétition entre les mâles afin d'avoir accès aux femelles (Le Bœuf 1974). En début de saison d'accouplement, les mâles arrivent en premier sur les plages de reproduction. Ils se battent pour établir des territoires aboutissant à une compartimentation bien définie lorsque les femelles arrivent. L'accès aux femelles pour la reproduction dépendra de la taille et de l'emplacement du territoire et de la place hiérarchique du mâle établie lors des combats pour celui-ci.

Il existe très peu de données sur les compétitions intraspécifiques chez les requins. Plusieurs auteurs considèrent le changement ontogénétique du régime alimentaire de certaines espèces de requins comme une adaptation limitant les compétitions alimentaires entre les adultes et les subadultes d'une même espèce (Ebert 1994 ; Lowe et al. 1996 ; Ebert 2002). Chez les adultes, l'existence d'une compétition alimentaire semble varier selon l'espèce. Si aucune compétition

intraspécifique n'a été mise en évidence chez le requin tigre, celle-ci semble exister de manière importante chez le requin blanc, avec des comportements d'exclusion des zones de chasse ou des vols de proies des plus gros individus sur les plus petits (Dudley et al. 2000 ; Martin et al. 2009). On observe également des compétitions intraspécifiques lors de l'accouplement chez les requins à pointes blanches (*Triaenodon obesus*), les requins citrons (*Negaprion brevirostris*) et les requins nourrice (Carrier et al. 1994 ; Pratt and Carrier 2001 ; Whitney et al. 2004 ; DiBattista et al. 2008). Lors des parades d'accouplement, les mâles sont agressifs envers les autres mâles, pour l'accès aux femelles, et envers les femelles pour qu'elles acceptent l'accouplement. Ces trois espèces étant polyandres, les auteurs n'excluent pas la possibilité de retrouver ces compétitions sexuelles chez d'autres espèces de requins ayant le même type de stratégie de reproduction. A La Réunion, concernant le requin bouledogue, des études récentes ont montré l'existence de polyandrie (Pirog et al. 2017) et une tendance à la spécialisation alimentaire chez les adultes au sein de la même population (Trystram et al. 2016).

1.4.4. Les comportements sociaux

La majorité des animaux vivent, au moins temporairement, avec un ou plusieurs de leurs congénères (Butler et al. 1999 ; Croft et al. 2008 ; Krause and Ruxton 2002). Ces interactions se déclinent du simple comportement reproducteur (i.e. rencontre éphémère avec un ou plusieurs partenaires sexuels en période d'accouplement) jusqu'à une vie sociale plus ou moins élaborée selon l'espèce ou le groupe d'individus (Krause and Ruxton 2002). La parade, l'accouplement et les soins des jeunes sont souvent considérés comme des formes rudimentaires de comportements sociaux. En effet, pour les animaux solitaires, la majorité des interactions avec d'autres congénères sont liées à la reproduction. En dehors de cette période, les individus s'évitent ou rentrent en compétition pour une ressource limitante. Par exemple, les ours polaires sont des animaux solitaires qui ne vont chercher le contact avec leurs congénères que lors de la période de reproduction (Ramsay and Stirling 1986). En dehors de cette période, l'observation de plusieurs ours sur un même site est le plus souvent associée à l'utilisation d'une même zone de chasse des phoques qui constituent une ressource limitante (Derocher and Stirling 1990 ; Parks et al. 2006). On observe ce même type de comportement chez les grands félins solitaires comme le léopard (*Panthera pardus*), le puma ou encore le tigre (*Panthera tigris*) (Stander et al. 1997 ; Pierce et al. 1999 ; Goodrich et al. 2010). Chez

d'autres espèces, les interactions entre congénères sont beaucoup plus importantes et peuvent aboutir à l'apparition d'organisations sociales complexes. Ils ont des comportements sociaux tels que le partage des tâches reproductives, la coopération pour l'acquisition et le partage de la nourriture, la défense collective contre les prédateurs ou pour un territoire face à d'autres groupes. Par exemple, les lions d'Afrique vivent en groupes composés de mâles et de femelles adultes, subadultes et juvéniles (Packer and Pusey 1982 ; Mosser and Packer 2009). Cette vie sociale présente plusieurs avantages pour l'ensemble des membres du groupes (McComb et al.1994 ; Packer et al. 1990 ; Sogbohossou et al. 2014 ; Trinkel and Kastberger 2005). Les lionnes synchronisent leur reproduction (accouplement et mise bas) et élèvent ensemble les lionceaux. Vivre en groupe leur permet ainsi une défense collective des lionceaux contre les autres prédateurs mais également un meilleur maintien des limites de leur territoire et une plus grande capacité à chasser et à défendre leurs prises contre les charognards tels que les hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*). Les lions qui ont pour rôle la reproduction et la protection du territoire et des femelles peuvent former des coalitions de plusieurs mâles, ce qui augmente leur succès reproducteur et leur capacité à défendre leur territoire. Cette structure sociale complexe n'est pas un cas isolé dans la nature. Plusieurs autres espèces présentent un fort niveau de socialité plus ou moins proche de celui des lions d'Afrique, comme les loups gris (*Canis lupus*) ou encore les hyènes tachetées (Peterson et al. 2002 ; Van Horn et al. 2004).

Beaucoup d'espèces de requins sont connues pour former des groupes ou des bancs, séparés ou non selon le sexe ou le stade de maturité (Springer 1967 ; Klimley and Nelson 1981 ; Snelson et al. 1984 ; Jacoby et al. 2011). Au sein de ces groupes, il peut être observé une hiérarchie de dominance qui dépend de la taille et du sexe des individus (Myrberg and Gruber 1974 ; Bres 1993). Pour expliquer ces agrégations, plusieurs hypothèses ont été avancées attribuant au groupe une des fonctions suivantes : la reproduction (parades sexuelles et accouplements ; Carrier et al. 1994 ; Sims et al. 2000), la chasse coopérative (Ebert 1991), la protection (contre les prédateurs ou contre le harcèlement sexuel par les mâles ; McKibben and Nelson 1986 ; Economakis and Lobel 1998 ; Wearmouth and Sims 2008), la communication ou le transfert d'informations sociales (Klimley and Nelson 1981 ; Klimley 1985).

Cependant, la nature très mobile de la majorité des espèces de requins, associée à la difficulté à observer les espèces sous-marines, rendent difficile l'étude de la présence d'associations voire d'organisation sociale au sein de ces groupes. La majorité des données proviennent ainsi d'observations visuelles *in situ* éphémères ou en captivité (Economakis and Lobel 1998 ; Guttridge et al. 2009, Jacoby et al. 2010). Ces dernières années, le développement des

techniques de suivi acoustique fournit de nouveaux moyens pour étudier les interactions intraspécifiques et sociales des requins en milieu naturel, sans la nécessité d'observations visuelles (Heupel and Simpfendorfer 2005 ; Holland et al. 2009 ; Guttridge et al. 2010 ; Mourier et al. 2012). Par exemple, le suivi acoustique passif de requins bordé (*Carcharhinus limbatus*) juvéniles pendant un an a pu mettre en évidence la variation spatiale et temporelle de ces groupes et ainsi apporter de nouvelles informations pour définir le rôle de ces agrégations (Heupel and Simpfendorfer 2005). Le déploiement sur des requins des Galápagos et des requins citron de marques capables d'enregistrer la présence d'une autre marque à proximité, associé à un suivi acoustique passif, a montré un nombre important d'interactions entre congénères dans la zone d'écoute passive mais également en dehors (Holland et al. 2009 ; Guttridge et al. 2010). En plus de montrer l'intérêt de diversifier les outils de suivi, les résultats de ces études mettent en avant la possible sous-estimation du nombre d'interactions sociales qui existeraient chez les requins.

2. Le requin bouledogue, une espèce encore peu connue

2.1. Descriptif général

Le requin bouledogue est l'un des plus grands poissons prédateurs au monde (Photo 1 ; Compagno 1984). Comme le requin tigre et le requin blanc, il appartient à la famille des Carcharhinidés ou « requins requiem », et fait partie du genre Carcharhinus (Blainville 1816). Ce genre regroupe le plus grand nombre d'espèces de requins actuelles avec 32 espèces distinctes (ITIS 2012) dont des espèces de récif, comme le requin pointes noires, le requin pointe blanche de récif (*Carcharhinus albimarginatus*) ou le requin gris de récif mais aussi des espèces océaniques, comme le requin océanique. Ces espèces sont le plus souvent vivipares (les embryons se développent entièrement dans les utérus de la mère) et vivent principalement dans les eaux chaudes des tropiques.

Photo 1. Femelle requin bouledogue adulte photographie au Mexique.

Massif, le requin bouledogue possède un nez court et arrondi et de petits yeux ronds. Son dos est gris, gris-bleu, ou brun avec l'extrémité des nageoires un peu plus foncée, notamment au niveau de la nageoire caudale des jeunes individus. Sa face ventrale est beaucoup plus claire, pouvant aller de gris clair à blanchâtre. Il a une mâchoire asymétrique avec des dents larges, triangulaires et dentelées au niveau de la mâchoire supérieure et des dents fines, lisses et pointues au niveau de la mâchoire inférieure.

Le requin bouledogue peut atteindre une taille maximale de 400 cm (longueur totale) (McCord and Lamberth 2009) pour un poids maximum (connu) de 320 kg. Néanmoins, de récentes découvertes montrent l'existence d'individus dépassant cette taille (Arauz et al. Programa Restauración de Tortugas Marinas (PRETOMA), données non publiées). Les femelles arrivent à maturité à 10 ans pour une taille supérieure à 200 cm (LT) et les mâles à 9-10 ans pour une taille comprise entre 190 et 200 cm (LT) (Cruz-Martínez et al. 2004).

Son régime alimentaire est diversifié et composé de poissons téléostéens, d'élasmobranches ou de mammifères marins (Schmid et al. 1990).

Le requin bouledogue est l'une des seules espèces de requins euryhalines (Montoya and Thorson 1982 ; Last and Stevens 1994 ; Pillans et al. 2005). Il est présent dans toutes les eaux

tropicales et sub-tropicales, aussi bien à la côte qu'en milieu semi-pélagique. Il est également observé dans les fleuves et les estuaires, où il est connu sous d'autres noms. En Afrique du Sud, les requins bouledogue fréquentant les eaux du Zambèze prennent le nom de requins du Zambèze ; au lac Nicaragua, il a longtemps été considéré comme une espèce endémique du lac sous le nom de requin du Nicaragua (*Carcharhinus nicaraguensis* ; Bigelow and Schroeder, 1961). En Inde, il fut très souvent confondu avec le requin du Gange qu'il côtoie, bien que ce dernier soit considéré comme ayant disparu de nos jours. Dans l'océan Indien, il est aussi souvent confondu avec le requin java (*Carcharhinus amboinensis*). Ce dernier est morphologiquement très proche du requin bouledogue dont il ne se différencie que par un ratio de hauteur entre les première et deuxième nageoires dorsales plus petit et un nombre de dents plus faible (Smith 1952 ; Sadowsky 1971).

2.2. Distribution

Le requin bouledogue a une aire de distribution très étendue comprenant les eaux chaudes tropicales et sub-tropicales, les rivières et les lacs (**Figure 1**). On le retrouve notamment sur le continent américain, sur la côte Est et Sud, de la Caroline du Nord à l'Argentine, (Bigelow and Schroeder 1948 ; Menni and Lucifora 2007), et sur la côte Ouest, de la Californie au Nord du Pérou (Castro-Aguirre 1980) ; sur le continent africain, du Nord du Sénégal à l'Afrique du Sud en passant par l'Egypte (Coad and Papahr 1988; Cliff and Dudley 1992; Trape, 2008) ; dans l'océan Indien, des côtes du canal du Mozambique jusqu'en Inde en passant par La Réunion (Vangrevelynghe 1999) ; en Océanie, des côtes australiennes aux Fidji (Heithaus and Dill 2002; Brunnschweiler and Earle 2006).

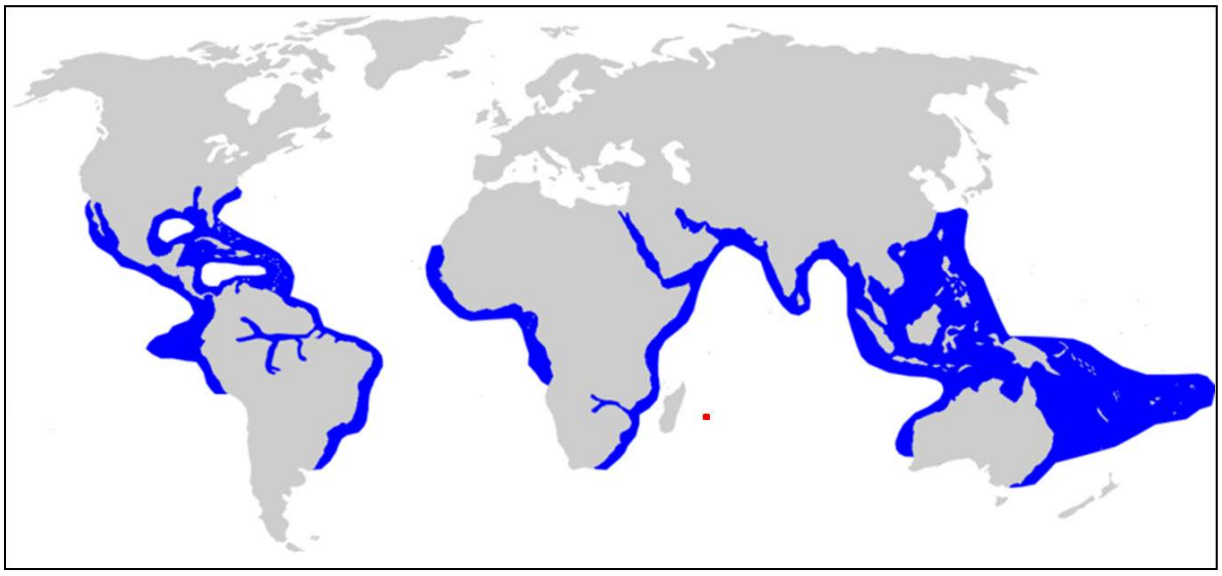


Figure 1. Aire de répartition mondiale du requin bouledogue (d'après les données publiées). En rouge : La Réunion. Source : Compagno et al. (2005).

Bien qu'il semble que l'on connaisse bien l'aire de répartition mondiale du requin bouledogue, celle-ci évolue encore de nos jours. Ce constat est illustré par la récente découverte d'une population de requin bouledogue dans l'estuaire du Rio Sinera au Costa Rica en 2012. Tout comme le requin tigre, la présence du requin bouledogue sur les côtes réunionnaises est observée depuis longtemps par les pêcheurs et/ou les chasseurs sous-marins (Vangrevelynghe 1994).

2.3. Cycle Reproducteur

De nos jours, il existe peu d'informations sur le cycle reproducteur de cette espèce. On ne connaît pas avec exactitude leurs périodes et leurs zones de reproduction et aucun accouplement n'a été observé. Les principales informations sont issues d'études sur leurs déplacements et d'observations visuelles de femelles gestantes, de cicatrices laissées par des accouplements récents ou de marques au niveau du cloaque signalant une mise bas. Au Brésil, dans le lagon de Cananéia, les femelles adultes en fin de gestation ne sont présentes qu'entre novembre et février (Sadowsky, 1971). Cette période a ainsi été définie comme la période de parturition. L'absence de mâles matures dans le lagon, quelle que soit la période de l'année, suggère que l'accouplement a lieu hors de cette zone. En Floride, dans l'Indian River, les femelles viennent mettre bas dans l'estuaire dès la fin du printemps (avril) jusqu'en été (juillet) (Snelson et al. 1984) avant de quitter la zone. D'après Dodrill (1977), la saison d'accouplement aurait lieu juste après, durant les mois de juin et juillet. Le nombre de mâles

matures présents sur les côtes de Floride étant limité, les auteurs pensent que l'accouplement doit se dérouler soit dans une autre zone côtière, soit plus au large. Au Nicaragua et au Costa Rica, Jenson (1976) trouve sensiblement les mêmes résultats. La parturition a lieu dans l'estuaire du Rio Colorado entre avril et juin. L'accouplement, bien que n'ayant jamais été observé, se déroulerait juste après la mise bas dans une zone proche de l'estuaire.

Aux Fidji, Brunnschweiler et Baensch (2011) décrivent un cycle de reproduction bisannuel. Les auteurs proposent le cycle suivant : l'accouplement se passe en début d'année, la mise bas en fin d'année et les femelles s'accouplent de nouveau un an après leur mise bas. Par contre, comme pour les autres études, la zone d'accouplement n'a pas été trouvée, même si elle semblerait se situer dans un habitat plus marin que côtier (Kocsis et al. 2015). Ce cycle bisannuel est assez fréquent chez les requins, notamment pour les espèces qui ont une durée de gestation longue. Il a notamment été décrit chez des espèces de la même famille que le requin bouledogue comme, le requin à Nez Rude (*Carcharhinus macloti*), le requin taupe ou le requin peau bleue (Stevens and Mcloughlin 1991 ; Pratt and Carrier 2001).

Ainsi, le cycle de reproduction des requins bouledogue est encore peu connu et beaucoup de questions restent encore sans réponse. Ont-ils un cycle annuel, bisannuel voire trisannuel ? Est- ce que l'ensemble de la population mondiale a le même cycle ou diffère-t-il en fonction de la localisation géographique ? Où se déroule l'accouplement ? A quelle période de l'année ? Comme pour beaucoup d'autres espèces de requins, la reproduction du requin bouledogue est l'un des traits d'histoire de vie la moins bien connue, et ce malgré son importance dans la gestion, la conservation et la protection des espèces.

2.4. Patron de mouvement et utilisation de l'habitat

L'utilisation de l'habitat par les requins bouledogue a été beaucoup étudiée à travers le monde. Par contre, si les comportements des nouveaux nés, des jeunes de l'année et des juvéniles commencent à être bien connus (Snelson et al. 1984 ; Neer et al. 2005 ; Pillans et al. 2005; Simpfendorfer et al. 2005 ; Curtis 2008 ; Heupel and Simpfendorfer 2008 ; Heithaus et al. 2009 ; Ortega et al. 2009 ; Drymon et al. 2014), il existe peu d'études sur le comportement des subadultes et des adultes (McCord and Lamberth 2009; Brunnschweiler et al. 2010; Carlson et al. 2010 ; Daly et al. 2014).

2.4.1. Saisonnalité et migration

Les requins bouledogue semblent avoir une fidélité au site très prononcée dans des milieux côtiers ou semi-pélagiques, ponctuée par des migrations saisonnières (Thorson 1971 ; Hueter and Manire 1984 ; Bullen and Mann 2000 ; Yeiser et al. 2008).

La majorité des études menées sur le sujet a utilisé la méthode de marquage/recapture (roto-tag ou marque spaghettis), généralement associée à des observations visuelles en plongée (Thorson 1971 ; Kohler et al. 1998 ; Kohler and Turner 2001 ; Curtis 2008). Une des premières études utilisant cette méthode a été réalisée par Thorson (1971) entre le lac Nicaragua et le réseau de rivières de San Juan. Près de 2200 requins ont été marqués et 220 recapturés. C'est à l'heure actuelle la plus grande campagne de marquage de requins bouledogue jamais réalisée. L'auteur a montré que la population de requin du lac Nicaragua n'est pas isolée et que les requins peuvent traverser les 175 kilomètres du réseau de rivières de San Juan pour rejoindre la mer des Caraïbes en un peu moins d'une journée. Ainsi, les requins passeraient la majorité de l'année dans le lac mais effectueraient ponctuellement des aller-retours dans la mer des Caraïbes. Thorson (1971) en déduit que cette espèce à une grande fidélité au site bien qu'elle puisse également faire des déplacements sur de grandes distances. A Tampa Bay, à l'ouest de la Floride, des jeunes requins bouledogue de l'année (YOY) ont été recapturés à moins de 5 km du site de marquage après plus de 113 jours (Hueter and Manire 1984). En Afrique du sud, des requins bouledogue juvéniles ont été observés sur le site de marquage plus d'un an après (Bullen and Mann 2000). Ces études suggèrent une forte fidélité des requins bouledogues au site quel que soit le stade de maturité.

Les distances maximales parcourues par les requins bouledogue sont généralement plus petites que celles observées chez des espèces connues pour effectuer des grandes migrations, comme le requin tigre ou le requin blanc (Domeier and Nasby-Lucas 2013 ; Werry et al. 2014). Par exemple, des requins bouledogue marqués sur les côtes est/sud-est des Etats-Unis ont effectué des déplacements à l'échelle régionale qui n'excédaient pas 235 kilomètres selon Kolher et al. (1998) et 643 kilomètres selon Kolher et Turner (2001). A titre de comparaison, les résultats d'études similaires sur des requins babosses (*Carcharhinus altimus*), des requins gris (*Carcharhinus plombeus*) ou des requins tigre ont montré des distances linéaires maximales respectives de 3343 kilomètres, 3776 kilomètres et 6747 kilomètres (Kolher and Turner 2001) entre les points de marquage et de recapture. Néanmoins, la technique de marquage-recapture utilisée ne donne qu'une image instantanée et partielle de la localisation temporelle et spatiale des requins marqués (Heupel et al. 2007).

Il faut attendre 2008 pour que la première étude utilisant la télémétrie acoustique sur les requins bouledogue voie le jour. En Floride, à Pine Island Sound, Yeiser et al. (2008) ont déployé un réseau passif d'écoute acoustique pour suivre des requins bouledogue subadultes. Les individus marqués sont restés dans une zone restreinte pendant la majorité du suivi avec des courtes périodes d'absence. Les auteurs supposent que pendant ces absences, les requins quittaient cette zone côtière préférentielle pour aller dans des zones pélagiques. Bien que ces nouveaux résultats confirment une haute fidélité au site, les déplacements des requins n'ont pu être étudiés qu'à l'échelle d'une île et ne donnent pas encore d'idée précise sur le comportement migratoire de cette espèce.

En 2010, Carlson et ses collaborateurs ont posé les premières balises satellites sur des requins bouledogue dans la partie Nord du Golfe du Mexique (Carlson et al. 2010). Dix-huit individus subadultes ont été marqués en 2 ans avec des balises programmées pour enregistrer leurs mouvements pendant 90 à 120 jours. Bien que la majorité des requins marqués ait limité leurs déplacements aux zones proches du lieu de marquage, 2 individus ont effectué des déplacements beaucoup plus importants. Un des deux requins a migré de la Floride au Texas en 85 jours en passant par des eaux plus profondes au large du Golfe. Le deuxième requin est parti de l'ouest de la Floride, a longé la côte jusqu'à la pointe Sud puis est remonté le long de la côte est des Etats-Unis jusqu'en Caroline du Sud où il est arrivé 30 jours plus tard. Il n'a quitté les eaux côtières qu'après avoir dépassé le nord de la Floride où il a commencé à migrer vers le large. Les résultats de cette première étude utilisant le suivi satellite confirment la fidélité au site du requin bouledogue mais mettent en évidence des comportements migratoires chez certains individus. Les auteurs émettent l'hypothèse d'une migration hivernale et donc une utilisation de l'habitat qui diffèrent selon les saisons. Ils suggèrent également que les requins bouledogues ont un changement ontogénique dans leurs mouvements avec une augmentation de la taille de leur domaine vital et de leur déplacement migratoire en relation avec leur stade de maturité.

Une étude similaire menée aux Fidji et aux Bahamas sur des requins bouledogue adultes n'a cependant pas pu confirmer ces hypothèses (Brunnschweiler et al. 2010). Les requins marqués avaient des déplacements très limités dans l'espace et le temps. Seule une femelle marquée aux Bahamas a effectué un déplacement plus important. Elle a été suivie de la zone de marquage jusque dans les lagons de l'Indian River en Floride. Cette zone étant considérée comme une nurserie pour cette espèce (Curtis 2008), il se pourrait que les femelles requins bouledogue des Bahamas migrent en Floride pour mettre bas. Au Mozambique et en Afrique du Sud, le suivi acoustique de 18 requins bouledogue adultes pendant un peu moins de 2 ans a

mis en évidence des comportements migratoires beaucoup plus fréquents que décrits précédemment chez cette espèce et qui varient en fonction des individus (Daly et al. 2014).
Les auteurs suggèrent que ces migrations sont influencées par les saisons avec des déplacements vers les eaux plus chaudes du Mozambique durant l'hiver austral et vers les eaux plus tempérées de l'Afrique du Sud en été austral. Le long de la côte est australienne, deux études ont montré que les requins bouledogue, notamment les adultes, effectuaient des migrations sur des longues distances entre le Queensland et la Nouvelle-Galles du Sud (Heupel et al. 2015 ; Espinoza et al. 2016). Ces résultats confirment que les comportements migratoires sont fréquents chez les requins bouledogue bien que le nombre d'individus effectuant ces migrations apparaisse très variable selon l'étude considérée.
Aux Seychelles, une femelle requin bouledogue a effectué une migration jusqu'à Madagascar avant de revenir quelques mois plus tard près de son lieu de marquage (Léa et al. 2015). Cette migration de plus de 4000 km est d'autant plus marquante qu'elle met en évidence la capacité du requin bouledogue à utiliser le milieu océanique et laisse penser que cette espèce peut effectuer des migrations à l'échelle d'un bassin océanique. Cette observation demande à être confirmée chez d'autres individus avant d'être considérée comme un comportement général de l'espèce.

Pour conclure, le requin bouledogue a une grande fidélité aux sites côtiers où il est généralement observé, associée à des migrations plus ou moins fréquentes. L'observation de ces comportements migratoires semble être influencée par le stade de maturité, la localisation géographique et les saisons. Si la fidélité au site est observée quel que soit le stade de maturité, les comportements migratoires apparaîtraient et évolueraient avec l'ontogénie : les premiers comportements migratoires sont observés chez certains subadultes mais restent peu fréquents au sein d'une population. Chez les adultes, ce type de comportement semble devenir plus général. Encore peu connus, les comportements migratoires des adultes semblent varier en fonction des régions du monde.
Il existe plusieurs hypothèses pour expliquer ces migrations comme les changements saisonniers des conditions environnementales marines, la recherche de congénères pour l'accouplement, le déplacement vers une zone de mise bas ou encore la recherche de proies qui diffèrent selon les saisons.
Ainsi, les comportements migratoires et saisonniers des requins bouledogue restent encore mal connus et nécessitent davantage d'études pour mieux les définir et les comprendre.

2.4.2. Utilisation de l'habitat et mouvements à court terme

Le requin bouledogue est une espèce côtière et semi-pélagique (Brunnschweiler et al. 2010). Il a longtemps été décrit comme vivant dans les eaux peu profondes à proximité des côtes et dans les estuaires à des profondeurs dépassant rarement les 30 mètres (Compagno 1984). La majorité des études portant sur l'habitat du requin bouledogue s'est intéressée aux comportements d'individus immatures souvent observés à proximité des estuaires. En Floride, les requins bouledogue juvéniles, recensés par l'intermédiaire de pêches et/ou d'observations visuelles sous-marines, ont évolué le plus souvent à des profondeurs n'excédant pas 5 à 10 mètres (Simpfendorfer et al. 2005; Curtis, 2008). La réalisation de suivis acoustiques sur la même population confirme ces résultats, avec des individus qui évoluent en moyenne sur des fonds de 2,4 mètres (Ortega et al. 2009). Ainsi, l'habitat des requins bouledogue juvéniles est défini par une zone côtière peu profonde et/ou dans un estuaire où ils restent la majorité de leur temps. Ils peuvent effectuer des allers-retours en milieu plus profond mais leur durée est généralement courte. Il existe très peu de données sur l'habitat des subadultes même s'il est pressenti qu'ils utilisent majoritairement des zones côtières très peu profondes comme les juvéniles et qu'ils migrent progressivement vers des zones plus profondes voire semi-pélagiques, au fur et à mesure qu'ils atteignent leur taille adulte.

L'habitat des requins bouledogue adultes semble varier en fonction de la localisation géographique. La première étude sur l'habitat de requin bouledogue adulte a été menée par Brunnschweiler et Buskirk en 2006 à Walker's Cay (Bahamas). Six individus adultes ont été équipés de balises satellites pop-up et ont été suivis entre 4 et 24 jours. Bien que le patron de mouvements soit proche de celui des juvéniles avec 80% du temps passé dans des eaux peu profondes (< 20 mètres), deux individus se sont distingués. Ils ont temporairement quitté Walker's Cay et ont nagé à une profondeur moyenne de 25 mètres. Durant cette période, ils ont effectué régulièrement des plongées entre 50 et 90 mètres, avec un maximum à 140 mètres pour l'un d'entre eux. C'est la première fois que l'on a observé un requin bouledogue à ces profondeurs, ce qui a remis en cause son affinité exclusive pour des zones côtières peu profondes. La même année, le suivi acoustique de requins bouledogue adultes dans la Réserve Naturelle de Shark Reef aux îles Fidji, a mis en évidence que les individus passaient la majorité de leur temps à des profondeurs supérieures à 30 mètres (Bunnschweiler 2009). Cette différence d'habitat sera confirmée par une étude comparative des populations de requins bouledogue aux Bahamas et aux Fidji utilisant des balises satellites (Bunnschweiler et al. 2010). Bien que les deux populations de requins adultes aient été capables de sonder à des

profondeurs supérieures à 100 mètres (avec des maximums à plus de 200 mètres), les requins des Bahamas sont restés majoritairement à des profondeurs supérieures à 30 mètres alors que les requins Fidjiens étaient essentiellement entre 30 et 100 mètres.

Ainsi, l'habitat des requins bouledogue adultes peut être côtier dans certaines régions, ou semi-pélagique dans d'autres. Lors de l'analyse comparative des requins adultes des îles Bahamas et Fidji (Bunnschweiler et al. 2010), l'étude de la structure des fonds sous-marins a montré qu'à Walker's Cay, les eaux environnantes restent peu profondes sur plusieurs kilomètres alors qu'aux îles Fidji, les fonds tombent rapidement à plus de 250 mètres. Les auteurs concluent que la répartition des requins adultes dépend majoritairement de la structure bathymétrique des fonds de l'habitat qu'ils occupent.

Si la bathymétrie peut jouer un rôle important dans l'utilisation de l'habitat par les requins bouledogue, trois autres facteurs semblent également avoir de l'influence : la température de l'eau, la salinité et la turbidité.

Les requins bouledogue sont généralement observés dans des eaux entre 20°C et 32°C en moyenne (Simpfendorfer et al. 2005; Brunnschweiler and Buskirk 2006; Curtis 2008; Carlson et al. 2010; Brunnschweiler et al. 2010 ; Drymon et al. 2014). Les températures minimales et maximales de l'eau enregistrées au cours de ces études sont de 12°C et 34°C. Néanmoins, les individus observés à ces deux extrêmes de température étaient soit maigres soit faibles (Curtis 2008 ; Carlson et al. 2010). Comme la majorité des requins, les requins bouledogue sont des ectothermes, c'est-à-dire que la température de leur corps est la même que celle du milieu extérieur, ce qui pourrait expliquer cette faible tolérance à des températures extrêmes. Selon les régions concernées, cette espèce semble préférer des gammes de température plus étroites. En Afrique du Sud, les requins semblent évoluer principalement dans des eaux entre 20 et 24°C (McCord and Lamberth 2009). A Walker's Cay, aux Bahamas, les requins passaient plus de 72% du temps dans des eaux à 25-26°C (Bunnschweiler and Buskirk 2006; Brunnschweiler et al. 2010). Aux Fidji, ils préféraient les eaux dont la température dépassait les 26°C (Brunnschweiler et al. 2010) et dans le Nord du Golfe du Mexique, la gamme de température était comprise entre 30 et 32°C (Curtis 2008; Carlson et al. 2010). Cette préférence de température semble cependant varier d'une année sur l'autre. En Alabama, une étude sur des requins bouledogue juvéniles a enregistré une préférence pour des eaux entre 29 et 32°C pour une année donnée alors que les mêmes individus ont majoritairement évolué dans des eaux entre 24 et 26°C l'année suivante (Drymon et al. 2014). Ces observations de gammes de température restreintes mais différentes montrent que si les requins bouledogue peuvent supporter des variations relativement grandes de température, ils préfèrent évoluer

dans les eaux chaudes. Castro (1993) émet l'hypothèse qu'en Caroline du Sud, les eaux froides de l'hiver forcent les requins bouledogue juvéniles à quitter les eaux côtières, refroidies par l'apport d'eaux froides du continent, pour les eaux plus chaudes du large. Ces individus ne reviendraient qu'au printemps une fois que les eaux côtières se sont réchauffées. On retrouve ce même comportement d'évitement chez les requins bouledogue juvéniles en Floride (Hueter and Tyminski 2002 ; Wiley and Simpfendorfer 2007). Pendant longtemps, on a cru que l'absence de requins bouledogue adultes en hiver dans la plupart des régions du monde était due à une période d'hibernation. La baisse de température de l'eau et donc de leur température corporelle diminuerait leur métabolisme et leur activité jusqu'à un état proche de l'hibernation. Cette hypothèse est maintenant abandonnée par la plupart des scientifiques même si l'on connaît encore peu de choses sur le comportement hivernal des requins bouledogue (Curtis 2008 ; Carlson et al. 2010). Une récente étude sur les requins bouledogue au Mozambique a mis en évidence des comportements migratoires nord/sud le long des côtes mozambicaines et sud-africaines (Daly et al. 2014). Le sens de migrations était fortement corrélé à la température de l'eau avec des déplacements vers le nord en hiver, où les températures de l'eau sont plus chaudes qu'en Afrique du Sud, et vers le sud en été quand les températures de l'eau au sud-est de l'Afrique commencent à remonter.

L'utilisation de l'habitat par les requins bouledogue est aussi influencée par la salinité de l'eau (Drymon et al. 2014). Ils peuvent être observés en eau douce, en eau saumâtre et en eau salée (voir en milieu hypersalé). Leur présence en eaux saumâtres ou en eaux douces semble être liée à leur capacité d'osmorégulation. En effet, ce mécanisme par lequel les organismes effectuent le contrôle de la pression osmotique interne, a un coût énergétique important en milieu salé (Kidder et al. 2006). Ce coût énergétique serait suffisamment important pour influencer le comportement des animaux. Les requins bouledogue, bien que capables de faire cette osmorégulation dans des conditions de salinité très variables (Pillans and Franklin 2004; Pillans et al. 2005 ; Pillans et al. 2006) semblent rester préférentiellement dans des eaux avec une salinité comprise entre 7 à 29‰ et éviter les eaux où la salinité est inférieure à 7‰ (Heupel and Simpfendorfer 2008 ; Curtis 2008 ; Drymon et al. 2014). Les nouveau nés et les jeunes de l'année tendent à être dans des milieux à plus faible salinité que les juvéniles, les subadultes et les adultes (Simpfendorfer et al. 2005 ; Curtis 2008). Les différents auteurs expliquent cette ségrégation en fonction de la taille et de la salinité, par le besoin des plus jeunes individus à éviter la prédation des individus plus âgés et/ou l'avantage physiologique d'évoluer dans des milieux saumâtre pour réduire le coût de l'osmorégulation. L'évitement de la prédation associé à la capacité des requins bouledogue à réguler la pression osmotique dans

leurs tissus dans des milieux saumâtres, voire d'eaux douces, conféreraient un avantage pour leur survie en comparaison à des espèces moins euryhaline. Il faut toutefois noter que Simpfendorfer et al. (2005) ont observé que lorsque l'apport d'eau douce dans le Caloosahatchee River est trop important, les requins quittent la rivière pour aller dans des eaux plus salées. Cette dernière observation suggère que les mouvements à court terme des nouveaux nés et des jeunes de l'année sont tout aussi influencés par la salinité que par le risque de prédation (Heupel and Simpfendorfer 2011). Néanmoins, il est nécessaire de faire d'autres études pour comprendre plus en détail le rôle de la salinité dans la distribution et la ségrégation spatio-temporelle des requins bouledogue.

Bien qu'il soit admis que les requins bouledogue évoluent préférentiellement dans des eaux à forte turbidité, très peu d'études ont été réalisées sur l'influence de ce facteur. En Afrique du Sud, un requin bouledogue adulte suivi acoustiquement est resté dans des eaux légèrement troubles pendant les heures de la journée (15 < Nephelometric Turbidity Unit < 20) alors que durant la nuit et au lever du soleil, il a évolué dans des eaux claires (NTU<5) (McCord and Lamberth 2009). Ortega et al. (2009) ont aussi trouvé une influence de la turbidité sur le comportement de requins bouledogue juvéniles dans le Caloosahatchee River. Si la turbidité semble être un facteur influençant le comportement des requins bouledogue, il existe très peu d'informations permettant d'évaluer son importance en comparaison avec d'autres facteurs comme la profondeur, la température de l'eau ou la salinité. Lors des études de Froeschke et al. (2010) et Drymon et al. (2014), les facteurs influençant la présence des requins bouledogue juvéniles dans le Golfe du Mexique étaient principalement la température de l'eau et la salinité suivie de la turbidité et de l'apport d'eau douce.

En résumé, l'utilisation de l'habitat par les requins bouledogue est le résultat de l'influence de plusieurs facteurs qu'ils soient physiques, physiologiques ou comportementaux. De plus, comme pour beaucoup d'espèces de requins, cette utilisation de l'habitat connaît un changement ontogénétique : les nouveaux nés et les jeunes de l'année naissent et restent pendant au moins un an dans les zones côtières à proximité d'un estuaire, zone appelée « nurserie ». Au stade subadulte, ils migrent progressivement vers des habitats moins côtiers où ils finiront par rejoindre la population d'individus adultes. A ce stade, ils resteront la plupart de leur vie au même endroit, migrant saisonnièrement dans d'autres régions du monde pour s'accoupler et reviendront pour mettre bas. Si ce scénario est bien accepté, il manque cruellement de validation scientifique. Les zones de nurseries sont assez bien connues mais le niveau de connaissances sur les habitats des subadultes et des adultes restent encore faible et

limité à certaines régions du monde. Ainsi, il est nécessaire de continuer les études dans ce domaine pour mieux comprendre l'écologie comportementale de cette espèce.

2.5.Interactions Homme/requin bouledogue, contexte réunionnais

2.5.1. Pêcherie de requins bouledogue

Il n'existe pas de pêcherie commerciale ciblée sur le requin bouledogue dans le monde. L'espèce est cependant présente dans les prises des pêches commerciales et sportives où elle est considérée comme une prise accessoire. Il existe peu de chiffres pour quantifier le nombre de requins bouledogue pêchés chaque année. Dans un rapport pour l'IUCN, Lack and Sant (2009) estiment que moins d'une demi-tonne de requins bouledogue sont pêchés par an dans le monde. Dans le secteur nord-ouest de l'Atlantique, alors que très présente en milieu côtier, l'espèce ne constitue que 1 à 6% des grands requins pris dans les pêches côtières (Branstetter and Burgess 1997). Si le requin bouledogue semble officiellement peu pêché, Clarke et al. (2006) estime qu'environ un million d'individus, soit 30 000 t, sont pêchés par an à travers le monde pour le marché illégal des ailerons de requins.

A La Réunion, le requin bouledogue a été formellement identifié en 1994 suite à un concours de pêche sportive (Vangrevelynghe 1994). L'espèce constituait une prise accessoire pour la pêche commerciale et sportive. Aucun chiffre n'est cependant disponible pour quantifier le volume de ces prises car les requins pêchés en prises accessoires ne sont pas différenciés par espèces dans les bases de données des différentes pêcheries. En septembre 1999, un arrêté préfectoral (Arrêté préfectoral n°2365) interdit la commercialisation de cette espèce suite à la suspicion de présence dans ses chairs de carcharotoxine, potentiellement mortelle pour l'Homme (ANSES 2014). Depuis, il est toujours autorisé de pêcher les requins bouledogue à La Réunion mais pas de les commercialiser. Les requins capturés sont soit relâchés soit consommés dans un cadre privé.

Bien que la disparité entre les chiffres des pêcheries officielles et officieuses soit trop importante pour évaluer correctement le niveau global des populations de requins bouledogue dans le monde, l'IUCN classe cette espèce comme « quasi-menacée » (Simpfendorfer and Burgess 2009). L'Organisation Non Gouvernementale considère que le requin bouledogue pourrait être « vulnérable » ou « en danger » dans un futur proche (Vié et al. 2009). Elle

supporte notamment l'hypothèse que l'accélération récente du développement urbain et des milieux côtiers anthropisés pourrait détruire ou modifier des habitats essentiels pour l'espèce et ainsi affecter la capacité de renouvellement de la population.

A La Réunion, si le développement urbain et la modification des zones côtières sont indéniables (Letourneur 1995 ; Jauze et al. 2013), la taille de la population des requins bouledogue et l'influence de l'urbanisation côtière de l'île sur leur comportement restent inconnues à ce jour.

2.5.2. Attaques de requins bouledogue

Selon l'ISAF, de 1950 à nos jours, il y a eu 148 attaques de requins bouledogue dans le monde (ISAF 2015). Sur l'ensemble de la période, les pays les plus touchés sont les Etats-Unis avec 46% des attaques, suivis de La Réunion (14% des attaques) et de l'Australie (13% des attaques). La majorité des attaques ne sont pas mortelles (77% du total des attaques) excepté à La Réunion où 60% des attaques ont été fatales. En général, les activités les plus touchées sont le surf, la baignade et la chasse sous-marine avec respectivement 17, 16 et 12% des attaques (ISAF 2015). C'est également le cas à La Réunion où les activités les plus touchées sont le surf, le bodyboard et la chasse sous-marine (Taglioni and Guiltat 2015).

Enfin, on notera l'évolution du nombre d'attaques impliquant cette espèce à La Réunion. Avant 2011, la majorité des attaques dans les eaux réunionnaises était imputée au requin tigre (Vangrevelynghe 1994). À partir de 2011, le requin bouledogue est impliqué dans plus de plus de 90% des attaques de requin (Vangrevelynghe 1999 ; Gauthier 2012).

Chapitre 2. Site d’étude, matériels biologiques et méthodes.

1. L'île de La Réunion - Contexte général

1.1. Caractéristiques géographiques

L'île de La Réunion est une jeune île volcanique (3 MA) de l'hémisphère sud (21°07'S / 55°32'E) située au sud-est de l'océan Indien, à 700 km à l'est de Madagascar. Avec l'île Maurice, à 170 km au nord-est, et Rodrigues, à 730 km au nord-est, elle compose l'archipel des Mascareignes (**Figure 2**).

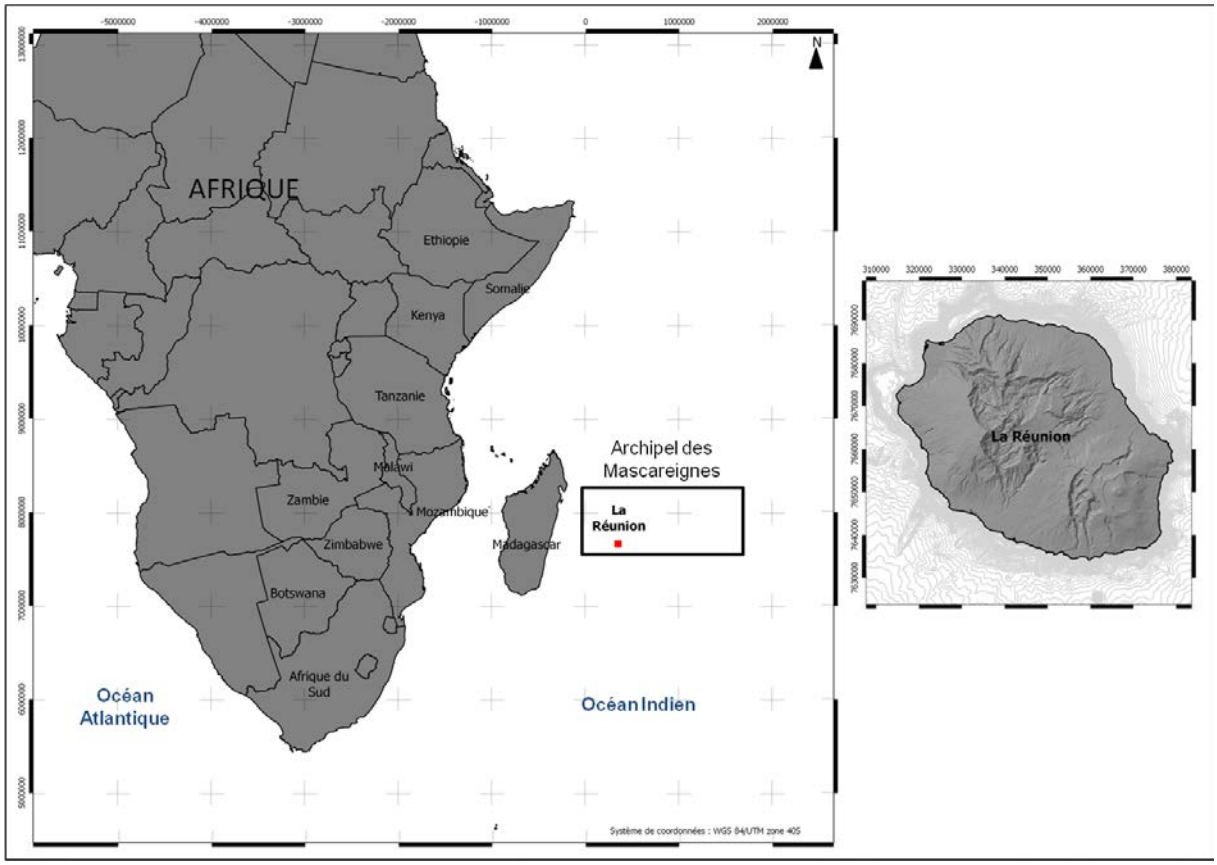


Figure 2. Localisation de l'Archipel des Mascareignes et carte de La Réunion. Carte réalisée avec QGIS 2.0.

La superficie de l'île est de 2512 km^2 avec un linéaire côtier d'environ 210 km. La topographie de l'île est séparée en deux types de relief distincts. A l'intérieur des terres, le relief montagneux est dominé par deux pitons, le Piton des Neiges qui culmine à 3069 m d'altitude et le Piton de la Fournaise, volcan très actif avec un sommet à 2632 m d'altitude. L'érosion de ces édifices volcaniques a créé un réseau hydrographique composé de plus de 600 ravines (**Figure 3**). Elles se déversent directement ou indirectement dans l'océan, formant des embouchures, appelées « sorties de ravines ».

Le milieu côtier est plus plat, notamment sur la côte ouest où l'on retrouve la majorité des plages fréquentées. Comme dans la plupart des îles volcaniques, l'île de La Réunion est caractérisée par l'absence de plateau insulaire excepté au nord de la côte ouest où un plateau appelé le « sec » de Saint-Paul ou de Saint-Gilles. Cette zone de faible bathymétrie s'étend jusqu'à 6,5 km au large (**Figure 3**). Ailleurs, ce plateau est pratiquement inexistant ou ne s'étend que sur quelques centaines de mètres voir 2 ou 3 kilomètres (large de Saint Denis et Sainte Marie). Passé ce plateau, les pentes des tombants sont très fortes, entre 10 et 20% jusqu'à 2000 m de fond et 5 à 7% jusqu'à 3000 m (Piton et Taquet 1992).

Des récifs coralliens de type frangeant s'étendent sur 25 km le long de la côte ouest et sud-ouest, de Saint-Gilles à Saint-Pierre (Montaggioni et Faure 1980). Ils créent une barrière naturelle délimitant des dépressions d'arrière-récifs, appelées localement les « lagons ». Ces barrières de récif sont discontinues et le lagon communique avec l'océan à travers de multiples ouvertures dont les plus grandes sont les passes de l'Ermitage, de Trois-Bassins et de Saint-Leu. La largeur des lagons n'excède pas 200 à 300 m, pour des fonds compris entre 1 à 2 m. Le reste du littoral de l'île est composé essentiellement de côtes rocheuses, de côtes sableuses basaltiques et de littoraux à galet (Letourneur et al. 2004) avec quelques plages coralliennes ouvertes (Boucan-canot, Trois-Bassins, etc...).

Depuis février 2007, La Réunion possède une réserve nationale naturelle marine (RNMR) qui s'étend du Cap La Houssaye (Saint-Paul) à La Roche aux Oiseaux (Etang-Salé) et couvre une grande partie des complexes récifaux (**Figure 3)**. Elle s'étend sur 40 km de linéaire côtier pour une superficie de 35 km^2. Le littoral de la réserve est constitué de secteurs récifaux et non récifaux. Les secteurs récifaux sont caractérisés par des zones d'arrières récifs constituées de bandes de fond sableux et par des structures coralliennes qui se terminent en barrières de corail, marquant la séparation avec les pentes externes. Les secteurs non récifaux sont composés de substrats basaltiques et sableux. Elle comprend plus de 4600 espèces, dont 190 espèces de coraux, 2800 espèces de mollusques, plus de 500 espèces de crustacés, plus de 130 espèces d'échinodermes et plus de 1000 espèces de poissons (élasmobranches, téléostéens, perciformes, pleuronectiformes et tetraodontiformes ; Fricke et al. 2009).

La RNMR se compose de 4 niveaux de réglementation (**Annexe 1**):

- Niveau 1 : Les activités qui produisent des nuisances majeures sont règlementées. Ces règles s'appliquent sur l'ensemble du territoire de la réserve.

- Niveau 2A : En plus des règles de niveau 1, certaines activités sont interdites (dont la chasse sous-marine et la pêche loisir) et les prélèvements sont strictement encadrés. Les zones assujetties aux règles de niveau 2A représentent 25% de la réserve.
- Niveau 2B : Zones de niveau 2A adaptées pour la pêche professionnelle. Elles couvrent 20% des zones de niveau 2A.
- Niveau 3 : Zones de protection intégrale (toutes les activités humaines sont interdites). La superficie de ces zones couvre 5% de la surface de la réserve.

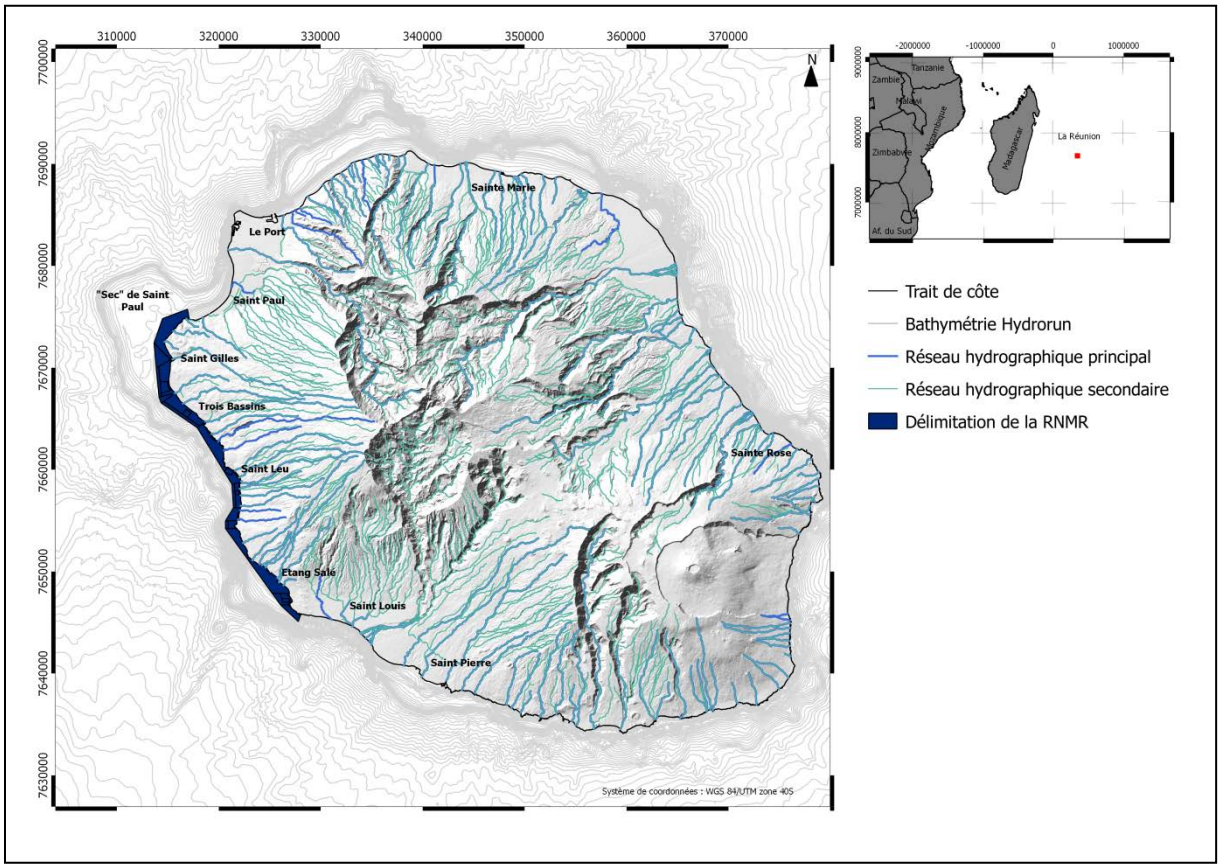


Figure 3. Cartographie des réseaux hydrologiques principale et secondaire de La Réunion.
Sources : bathymétrie : Projet HYDRORUN ; topographie : BDTOPO/Litto3D (SHOM/IGN).

1.2. Le climat

A La Réunion, on peut distinguer deux saisons en fonction des températures de l'air et de l'océan (Sea Surface Temperature : SST ; **Figure 4**) et des précipitations (Piton and Taquet 1992 ; Conand et al. 2007). L'été austral ou saison chaude et humide (d'octobre à mars) est caractérisée par une température moyenne de l'air supérieure à 23,7°C, une SST moyenne de 28°C et de fortes précipitations. Cette saison est aussi associée à la saison cyclonique

(novembre à avril ; Neumann 1993) qui explique en partie les pluies abondantes observées durant cette période. Pendant l'hiver austral ou saison froide et sèche (d'avril à septembre), la température moyenne de l'air est inférieure à 23,7°C, la SST moyenne baisse à 23°C, et les précipitations sont peu abondantes.

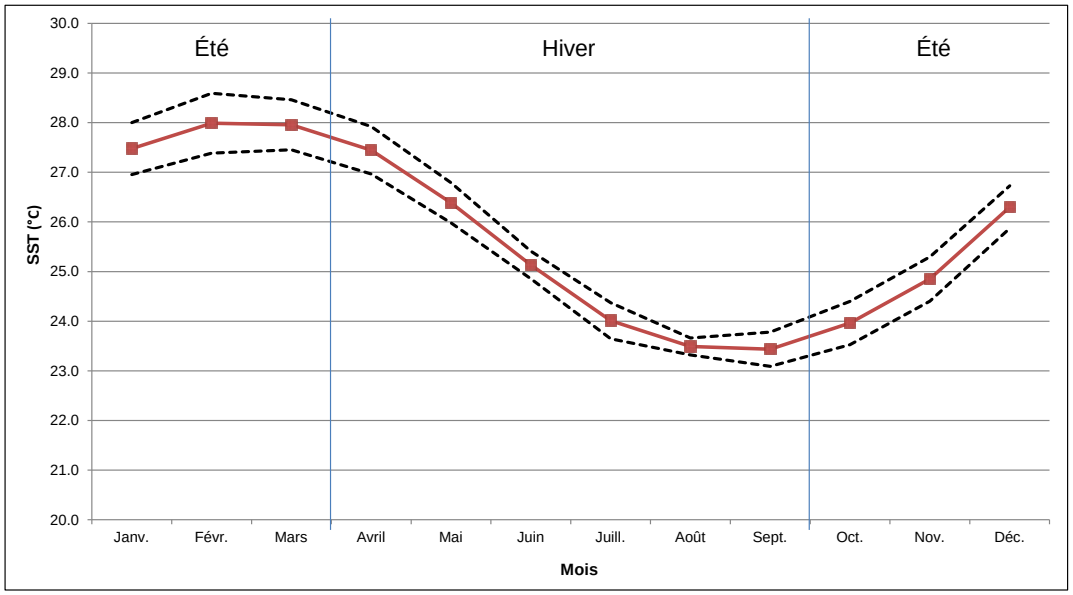


Figure 4. Variation mensuelle de la température de l'eau en surface (SST) à La Réunion d'après les données enregistrées par Conand et al. (2005) de 1993 à 2005. La courbe rouge représente la moyenne mensuelle et les courbes noires en pointillées l'écart-type à la moyenne.

Il faut cependant noter que le flux atmosphérique dominant (sud-est/nord-ouest) et la topographie de l'île provoque une répartition inégale des précipitations indépendamment des saisons. Si sur les côtes sud et est, les précipitations annuelles peuvent être supérieures à 4 m, les précipitations annuelles sur la côte ouest ne dépassent généralement pas les 0,5 m (Piton and Taquet 1992 ; **Figure 5**). Cependant si la côte ouest ne semble pas être directement sous l'influence des précipitations locales, il est courant d'observer d'importants apports d'eau douce à l'embouchure des ravines lors de fortes pluies à l'intérieur des terres. Ces déversements d'eau douce drainent le plus souvent beaucoup de déchets et provoquent des apports terrigènes important à l'origine de panaches turbides autour de l'embouchure des ravines (Piper and Normak 2009 ; Revillion et al. 2015 ; **Photo 2**).

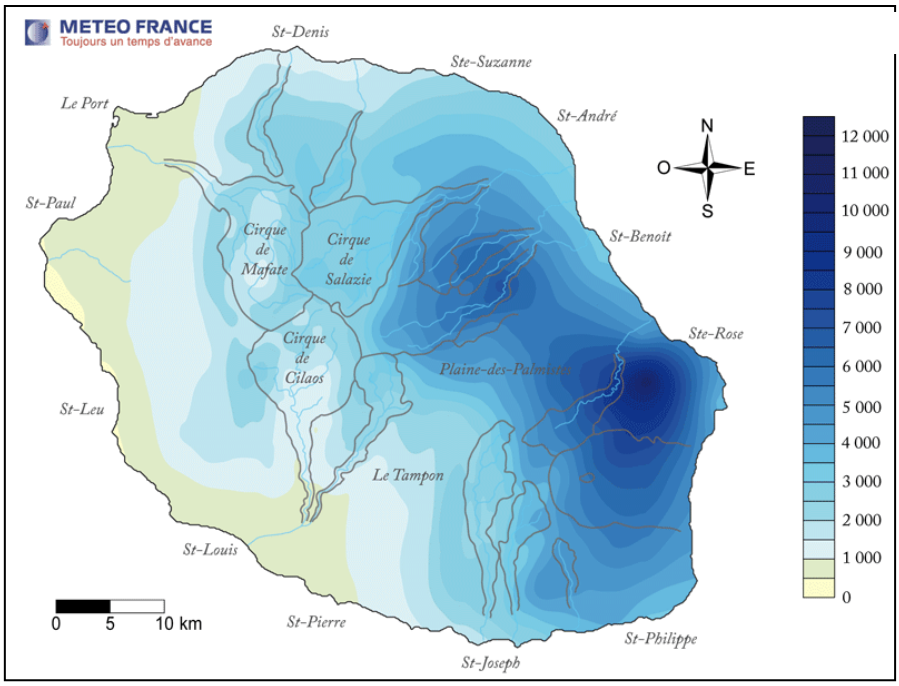


Figure 5. Pluviométrie moyenne annuelle (en mm) à La Réunion entre 1981 et 2010. ©Météo France.

Photo 2. Image satellite d'un panache turbide observé le 8 janvier 2013 le long des côtes de la commune de Saint-Paul. ©SEAS-OI, CNES 2013 distribution Airbus Defense and Space France. Tous droits réservés.

Les houles qui touchent les côtes réunionnaises ont trois origines : les dépressions, les alizés et les cyclones (Gabrié and Montaggioni 1982) (**Figure 6**). Les houles australes sont présentes toute l'année mais s'intensifient durant l'hiver. Générées par des dépressions polaires au sud de La Réunion, elles se propagent vers le nord-est et ne touchent que la côte ouest et sud de La Réunion. Les houles d'alizés sont présentes en hiver. Elles résultent des vents provenant du sud-est de la zone et touchent principalement les côtes sud et est de l'île. Enfin, les houles cycloniques sont observées en été austral suite au passage des cyclones à proximité ou

directement sur La Réunion. Ces houles sont particulièrement importantes avec des vagues de hauteur moyenne supérieure à 6 m qui peuvent être présentes tout autour de l'île.

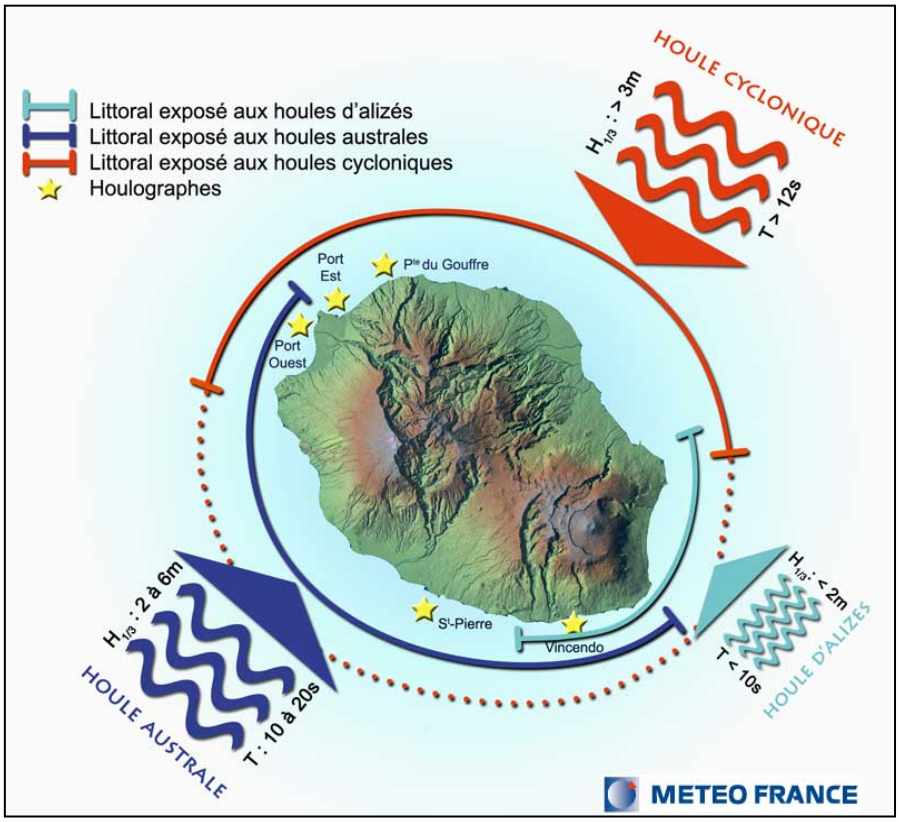


Figure 6. Les différents régimes de houle qui touchent La Réunion. H : hauteur des vagues, T : période des vagues. ©Météo France.

1.3. Les requins à La Réunion

La Réunion appartient au point chaud de la biodiversité mondiale « Madagascar et îles associées » (Myers et al 2000). L'ensemble de l'ichthyofaune réunionnaise compte 984 espèces recensées appartenant à 164 familles différentes (Letourneur 1998 ; Letourneur et al. 2004 ; Fricke et al. 2009). En milieu marin, on dénombre 965 espèces dont les plus représentées sont de la famille des Labridae, des Gobiidae, des Serranidae et des Pomacentridae. La majorité des espèces vivent en milieu récifal corallien (66%). Les espèces pélagiques et démersales représentent, respectivement, 11 et 10 % de l'ichthyofaune recensée. Les espèces d'estuaire sont les moins bien représentées avec seulement 5% des espèces recensées. Une trentaine d'espèces de requins ont été identifiées dans les eaux proches de La Réunion, dont la moitié appartiennent à la famille des Carcharhinidae (**Tableau 1** ; Letourneur et al. 2004 ; Fricke et al. 2009). Les autres familles sont peu représentées avec une

ou deux espèces. La majorité des espèces sont pélagiques et côtières (40%). Les espèces exclusivement pélagiques et démersales représentent, respectivement, 27 et 20 % des espèces présentes à La Réunion. Les espèces exclusivement côtières sont les moins bien représentées avec 13% des espèces recensées. On peut également noter la présence de la majorité des grandes espèces prédatrices, telles que le requin blanc (*Carcharodon carcharias*), le requin océanique (*Carcharhinus longimanus)*, le requin mako (*Isurus oxyrinchus*), le grand requin marteau (*Sphyrna mokarran*), le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) et le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*).

Tableau 1. Liste des espèces de requin recensées à La Réunion (Letourneur et al. 2004 ; Fricke et al. 2009).

Famille	**Nom scientifique**	**Nom vernaculaire**	**Habitat**
Alopiidae	*Alopias superciliosus*	Requin renard à gros yeux	Pélagique
	Alopias vulpinus	Requin renard commun	Pélagique et côtier
Carcharhinidae	*Carcharhinus amblyrhynchos*	Requin gris de récif	Côtier (Récif)
	Carcharhinus melanopterus	Requin à pointes noires	Côtier (Récif)
	Carcharhinus plumbeus	Requin gris	Côtier (Récif)
	Triaenodon obesus	Requin corail	Côtier (Récif)
	Carcharhinus falciformis	Requin soyeux	Pélagique
	Carcharhinus longimanus	Requin océanique	Pélagique
	Prionace glauca	Requin bleu	Pélagique
	Carcharhinus albimarginatus	Requin pointe blanche de récif	Pélagique et côtier
	Carcharhinus brevipinna	Requin tisserand	Pélagique et côtier
	Carcharhinus leucas	Requin bouledogue	Pélagique et côtier
	Carcharhinus limbatus	Requin bordé	Pélagique et côtier
	Carcharhinus sorrah	Requin à queue tachetée	Pélagique et côtier
	Galeocerdo cuvier	Requin tigre	Pélagique et côtier
	Loxodon macrorhinus	Requin sagrin	Pélagique et côtier
Centrophoridae	*Centrophorus moluccensis*	Squale-chagrin cagaou	Dermersal
Dalatiidae	*Centroscymnus crepidater*	Pailona à long nez	Dermersal
	Euprotomicrus bispinatus	Squale pygmée	Dermersal
Glinglymostomatidae	*Nebrius ferrugineus*	Requin nourice fauve	Dermersal
Hexanchidae	*Hexanchus nakamurai*	Requin vache	Dermersal
	Heptranchias perlo	Requin perlon	Pélagique
Lamnidae	*Isurus oxyrinchus*	Requin mako	Pélagique
	Carcharodon carcharias	Requin blanc	Pélagique et côtier
Rhincodontidae	*Rhincodon typus*	Requin baleine	Pélagique et côtier
Sphyrnidae	*Sphyrna mokarran*	Grand requin-marteau	Pélagique
	Sphyrna lewini	Requin-marteau halicorne	Pélagique et côtier
Squalidae	*Squalus megalops*	Requin aiguillat	Dermersal
	Cirrhigaleus asper	Aiguillat à peau rugueuse	Pélagique
Triakidae	*Mustelus mosis*	Émissole d'Arabie	Pélagique et côtier

Il n’existe pas d’informations sur la distribution spatiale et temporelle des requins autour de l’île et peu sur leur abondance et l'évolution de cette abondance. Les seules données disponibles proviennent de la pêche et leur évolution en terme de tonne d’élasmobranches pêchés, sans distinction entre les raies et les requins (FAO 2013 ; **Figure 7**). Entre 1993 et 2013, on observe 4 phases différentes : la première, de 1993 à 1996, durant laquelle les captures d’élasmobranches sont de 38 ±6 tonnes par an (moyenne ±EC); la deuxième, de 1997 à 1999, avec une forte augmentation de ces captures (94 ±16 tonnes par an) ; une troisième, de 2000 à 2008, marquée par une diminution des prises (70 ±8 tonnes par an) ; une quatrième et dernière, de 2009 à 2013, au cours de laquelle la chute des captures se poursuit (45 ±17 tonnes par an). Cette évolution des pêches reste, cependant, difficile à interpréter en terme d’abondance de requins à La Réunion car ces chiffres ne distinguent ni les requins des raies ni les différentes espèces de requins. De plus, les baisses observées après 1999 et 2009 correspondent aux dates d’interdiction de commercialisation de certaines espèces de requins (requins tigre, bouledogue, marteaux, renard…) et pourrait être liées à une modification de l’activité humaine. La diminution d’abondance chez certaines espèces d’élasmobranches est également une hypothèse possible pour expliquer ces baisses de capture. Il apparait nécessaire d’acquérir des données plus précises pour pouvoir valider ou infirmer ces deux hypothèses. En parallèle de ces études, il faudra prendre en compte les nouveaux arrêtés réglementant la pêche à La Réunion (par exemple : arrêté préfectoral du 13 février 2015 interdisant la pêche de plusieurs espèces de requins de récifs).

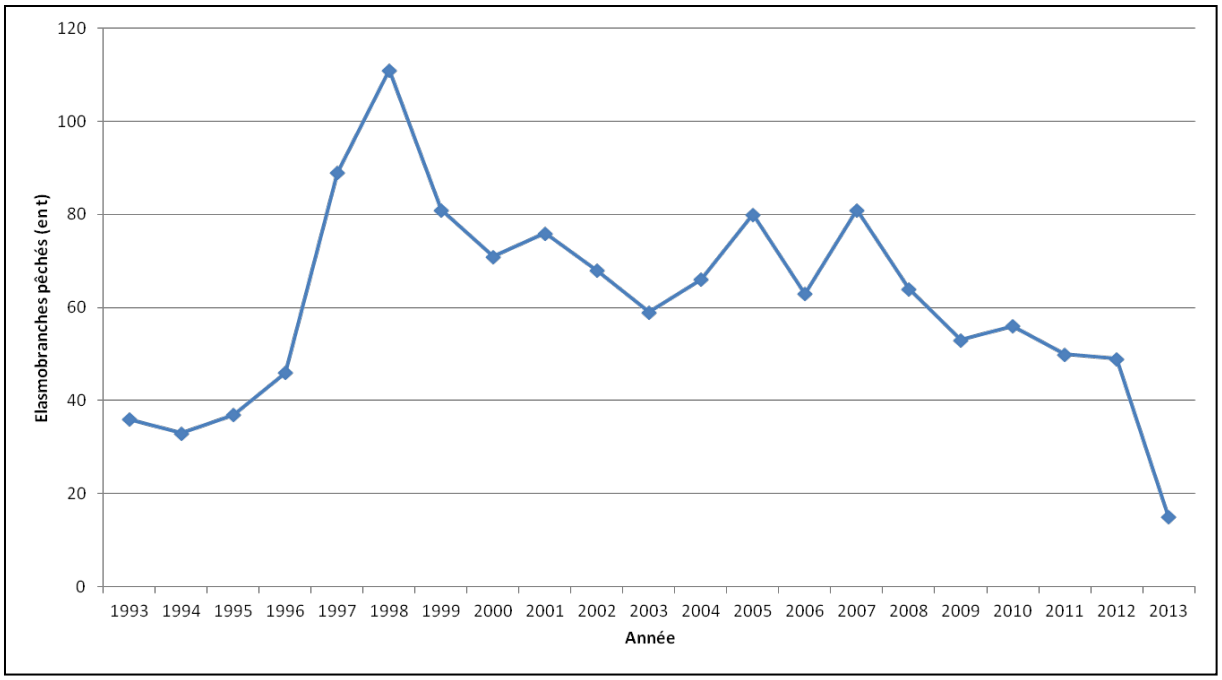


Figure 7. Evolution du nombre de tonnes (t) d'élasmobranches pêchés (requins et raies) à La Réunion. FAO 2013.

2. Contexte spécifique de l'étude

2.1. Historique

Entre 1980 et 2010, on enregistre une moyenne d'1,23 attaque de requins par an à La Réunion (Squal'Idées, données non publiées). Ces attaques sont localisées tout autour de La Réunion bien qu'elles soient plus fréquentes au sud de l'île (Lagabrielle et al 2012) et impliquent généralement le requin bouledogue et le requin tigre. Entre 2011 et 2013, l'île connait une augmentation du nombre d'attaques de requins avec 15 attaques de requins, soit une moyenne de 5 par an. Cette augmentation est également accompagnée d'un changement géographique des attaques. A l'inverse des années précédentes, elles sont essentiellement localisées sur la côte ouest (Blaison et al. 2017). Face à ces évènements, les pouvoirs publics décident de financer un programme scientifique, le programme CHARC, visant à améliorer nos connaissances sur les deux espèces impliquées, le requin bouledogue et le requin tigre. Ces connaissances doivent servir à mieux comprendre la problématique actuelle des attaques de requins et à adapter les plans de gestion du « risque requin » mis en place.

Cette étude a été entreprise dans le cadre de ce programme dont l'objectif principal était d'étudier l'écologie des requins bouledogue et des requins tigre dans les eaux côtières de La Réunion et l'influence des paramètres environnementaux abiotiques et biotiques sur le

comportement de requins. Ce projet de thèse se focalise sur l'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue sur la côte ouest de La Réunion.

2.2. La zone d'étude: caractéristiques géographiques

La zone d'étude comprend la bande côtière de la côte ouest (du Port jusqu'à Saint-Pierre) et deux sites au nord et à l'est, à Sainte-Marie et à Sainte-Rose (**Figure 8**). La bande côtière est définie dans cette étude par la zone infratidale du littoral qui correspond à la partie du littoral constamment immergée avec comme limite l'isobathe 60 m. A La Réunion, la largeur de cette zone varie de 500 m à 6,5 km en fonction de la localisation. Au sein de la zone d'étude, si cette largeur n'excède que rarement les 1000 m, il existe deux sites particuliers où la bande côtière est plus étendue : le « sec » de Saint-Paul et le « large » de Saint-Pierre (**Figure 8**). Sur le « sec » de Saint-Paul, la profondeur est comprise entre 50 et 60 m pour rester stable jusqu'au bord du « sec », représenté par l'isobathe des 80 m. A Saint-Pierre, la bande côtière est délimitée par un tombant important à 2 km des côtes où la profondeur passe de 70 à 180 m en moins d'un kilomètre. Au total, la surface de la zone d'étude est estimée à 160 km^2 en considérant 80 km de linéaire côtier et une bande côtière de 2 km. La nature du fond est très hétérogène avec des roches affleurantes, des roches éparses, des sables biodétritiques, des sables volcaniques ou encore des sables mixtes.

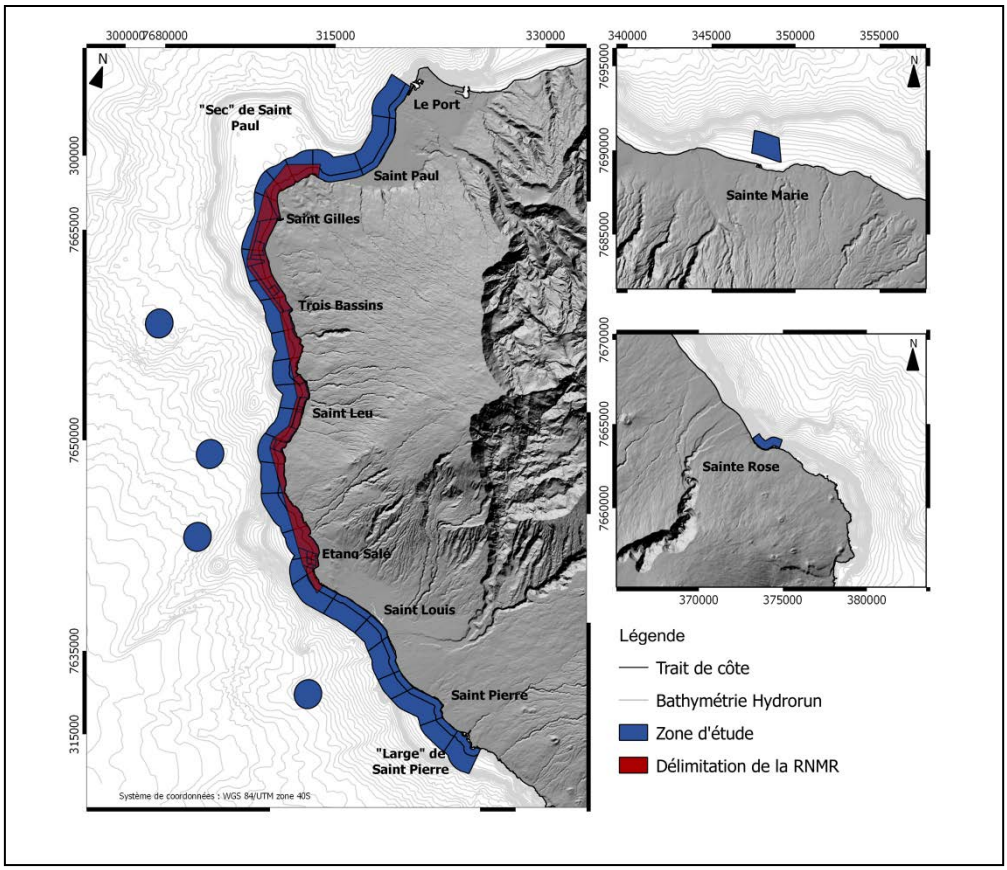


Figure 8. Cartes de la zone d'étude (en bleu) : sur la côte ouest : du Port jusqu'à Saint-Pierre ; le nord : Sainte Marie ; l'est : Sainte Rose. Délimitation de la RNMR en rouge. Sources : bathymétrie : Projet HYDRORUN ; topographie : BDTOPO/Litto3D (SHOM/IGN).

Cette zone est sous l'influence de plusieurs facteurs que l'on peut séparer en deux grandes catégories : les facteurs environnementaux naturels comme le courant, le vent, les précipitations, la houle, la présence d'embouchure de rivières ou de ravines, que nous avons décrits succinctement dans la première partie de ce chapitre (1. L'île de La Réunion - Contexte général) et les activités anthropiques telles que le trafic maritime, la pêche, ou encore les activités de loisirs et/ou touristiques.

2.3. Activités anthropiques au sein de la zone d'étude

Au sein de la zone d'étude, il existe plusieurs structures d'origines anthropiques, comme les ports et les cages aquacoles marines (jusqu'en 2013), qui peuvent influencer le comportement des requins bouledogue (Hazin et al. 2008 ; Papastamatiou et al. 2011). La côte ouest de La Réunion est également le théâtre de nombreuses activités professionnelles et récréatives, telles que la pêche, la baignade, les activités nautiques, les sports de glisse et sous-marins… Ces activités, se déroulant majoritairement dans la bande côtière, peuvent potentiellement interagir

avec la population des requins bouledogue à La Réunion (Vangrevelynghe 1994). Enfin, depuis 2007, une Réserve Naturelle Marine a été créée entre Saint-Paul et Etang-Salé. Le rôle des Aires Marines Protégées (AMP) dans la dynamique spatiale et temporelle des requins reste encore peu connu, bien que plusieurs auteurs mettent en avant les bénéfices en terme de conservation des espèces de requin apportés par ce type d'aménagement (protection et conservation des zones clés dans l'histoire de vie de l'espèce : zone d'alimentation, d'accouplement et de mise bas ; Garla et al. 2006 ; Knip et al. 2012).

2.3.1. Les ports et le trafic maritime

A La Réunion, le développement urbain et économique ces dernières décennies ont permis aux structures et aux activités côtières de se développer. On estime, qu'entre 1989 et 2002, les tâches urbaines se sont développées de plus de 157% (Lagabrielle et al. 2007). Selon les auteurs, bien que cet accroissement concerne l'ensemble du territoire, c'est la frange littorale qui est la plus urbanisée. Au cours de cette période, les ports de pêche et de plaisance s'agrandissent et de nouvelles activités professionnelles se développent au sein de ces nouvelles structures côtières. Par exemple, à sa construction dans les années 60, le port de Saint-Gilles contenait moins de 100 places principalement attribuées aux pêcheurs professionnels. Aujourd'hui, le port compte 356 places dont 311 sont prises par des bateaux de plaisance, de pêche récréationnelle « au gros », d'observations de cétacés (*Dolphin* et *whale watching*) et de plongée (cf 2.3.6 Les activités nautiques et subaquatiques ; **Photo 3**). Les 45 places restantes appartiennent à la pêche professionnelle.

Photo 3. Evolution du port de Saint-Gilles entre les années 60 (Photo dans le coin droit) et aujourd'hui (photo principale). ©ImazPressRéunion (IPR)

Le port de Saint-Pierre suit le même schéma de développement et de diversification des activités au sein des ports. Aujourd'hui, ce dernier possède 369 places dont la majorité est occupée par des bateaux de plaisance et de pêche récréationnelle « au gros » et de plongée. Tout comme le port de Saint-Gilles, environ 15% des places sont prises par des bateaux de pêche professionnelle. Les quatre autres ports présents dans la zone d'étude, les ports de Sainte Marie, de Saint-Leu, d'Etang-Salé et de Sainte Rose, sont plus petits (moins de 100 places) mais ont aussi subi une diversification du type de bateau hébergé en faveur des activités de loisirs. Une étude brésilienne sur les causes de l'augmentation du nombre d'attaques de requins bouledogue à Recife émet l'hypothèse d'une modification de comportement des requins suite à la construction d'un port à proximité (Hazin et al. 2008). Les auteurs supposent que la construction du port a eu un double effet : la destruction d'une zone de nurserie et/ou d'alimentation habituelle pour les requins qui utilisaient cette zone les forçant à se déplacer plus au nord, près de Recife ; une attraction de plus gros requins dus aux activités marines et aux rejets de déchets marins (parties non vendues des poissons) qui se sont intensifiées dans la zone et ses alentours. Au vue des hypothèses de Hazin et al. (2008) sur l'impact important que peuvent avoir ces structures sur le comportement des requins, il apparait important de prendre en compte la présence de ces ports dans la zone d'étude lors de l'analyse de la distribution spatiale et temporelle des requins bouledogue à La Réunion. Il faut noter que, suite à la série d'attaques de requin en 2011, un arrêté préfectoral (arrêté n°1022), datant du 18 juillet 2012, interdit le rejet en mer de produit de la mer à l'intérieur des 2,5 milles nautiques (=4,63 km) dans les eaux territoriales de La Réunion.

2.3.2. La pêche réunionnaise

A La Réunion, il existe trois types de pêche : la petite pêche (dont la pêche récréative ou de plaisance), la pêche palangrière et la grande pêche. La petite pêche regroupe les embarcations de 6 à 10 mètres effectuant des sorties en mer de moins de 24 heures, dans les eaux proches de la réunion (jusqu'à 20 milles nautiques (=37 km)). Parmi la petite pêche, on compte 261 navires dont les barques traditionnelles de pêcheurs, les bateaux de « pêche au gros » et les petits navires palangriers (ou « mini-longliner ») (INSEE 2012). La pêche palangrière regroupe les navires de 13 à 24 mètres effectuant des sorties en mer de 24 à 96 heures (pêche côtière) jusqu'à 20 jours pour les plus gros navires (pêche au large). Les 128 bateaux réunionnais exploitent l'ensemble du sud-ouest de l'océan Indien (INSEE 2012). La grande pêche regroupe les navires de plus de 1000 tonneaux de jauge brute (tjb) et certains navires de plus de 150 tjb qui sortent en mer plus de 20 jours et qui exploitent des stocks lointains. Les 304 navires de la flotte réunionnaise pêchent majoritairement à l'ouest de l'océan Indien, notamment à Kerguelen, Crozet, Saint-Paul et Amsterdam (INSEE 2012).

Parmi ces pêcheries aucune ne cible le requin en générale et le requin bouledogue spécifiquement. Les captures de cette espèce sont souvent issues des prises accessoires et sont difficiles à quantifier car les bases de données de pêches ne distinguent pas les espèces de requins non ciblées (SIH, Ifremer). La majorité des interactions entre la pêche et les requins bouledogue est rapportée par les pêcheurs de la petite pêche qui observent de la déprédation due aux requins bouledogue et aux requins tigre. Une étude, menée en 2013 par le Comité Régional des Pêches Maritime et des Elevages Marin (CRPMEM), n'a cependant pas pu clairement quantifier ce phénomène (Guyomard 2013). Les pêcheurs à la senne (technique de pêche principalement utilisée dans la baie de Saint-Paul et dans l'enceinte des ports de la côte ouest) rapportent également capturer des requins bouledogue juvéniles entre octobre et décembre. A l'heure actuelle, il reste donc difficile d'estimer le niveau d'interaction entre la pêche locale et les requins bouledogue.

Depuis 2012, des prélèvements ciblés de requins bouledogue sont effectués dans le cadre de campagne de pêche, comme « Ciguatera » en 2012-2013, « CAPREQUIN » et « Valo Requin » en 2014-2015 et « CAPREQUIN 2 » en 2016 (ANSES 2014 ; Guyomard et al. 2014). Les zones de pêches de ces programmes sont localisées dans la bande côtière de la partie ouest de l'île. De plus, depuis 2014, une procédure post-attaque est systématiquement déclenchée par le préfet après une attaque de requin. Cette procédure prévoit une pêche ciblée sur les requins bouledogue et tigre sur la zone de l'attaque et ses alentours pendant 72h à

compter du jour de l'incident. D'autres requins bouledogue peuvent être capturés dans le cadre de la pêche récréative mais leur nombre est difficilement quantifiable car les prises ne sont pas déclarées. Entre 2012 et fin 2016, un total de 101 requins bouledogue a été prélevé dans le cadre des programmes de pêche.

2.3.3. La ferme aquacole marine

A La Réunion, une ferme aquacole maritime était présente en baie de Saint-Paul de 2007 à 2013. Le parc s'étendait sur 7,5 ha à 500 m des côtes, au large de l'embarcadère de Saint-Paul et était constitué de 3 cages « offshores » immergées (une de 12 m de diamètre et 2 de 8 m) permettant l'élevage d'ombrines subtropicales (*Scianops ocellatus*). Depuis sa création, des requins bouledogue ont été observés sous les cages mais peu d'informations existent sur le rôle de ces cages dans la dynamique spatiale et temporelle des requins (Société Aquacole des Mascareignes (SAM), com. pers.). En 2012, une étude sur la fréquentation des requins sous les cages à l'aide de vidéo sous-marine a conclu à une présence irrégulière d'une dizaine de requins bouledogue avec des temps de présence généralement faible bien que variable d'un individu à un autre (Loiseau et al. 2015). Dans le cadre du programme CHARC, la comparaison du nombre de requins bouledogue détectés en présence/absence des cages aquacoles n'a pas montré d'effets significatifs des cages sur le nombre de requins détectés et sur leurs temps de présence (Soria 2014). Ces résultats rejoignent ceux d'une étude réalisée à Hawaii sur le déplacement des requins tigre autour de cages aquacoles (Papastamatiou et al. 2011). Les 2,5 ans de suivi télémétrique ont mis en évidence que les requins tigre n'effectuaient que quelques visites de courtes durées à proximité des cages. Par contre, au cours de la même étude, le suivi des déplacements des requins gris (*Carcharhinus plumbeus*) a montré une fidélité au site beaucoup plus forte. Ces derniers résultats mettent en avant la différence potentielle de comportement entre les espèces de requins face au même stimulus.

2.3.4. Les stations d'épuration

Entre Le Port et Saint-Pierre, il y a 8 stations d'épuration des eaux usées (STEP) réparties sur l'ensemble du littoral (**Figure 9**). La mise en route de la majorité des STEP est relativement récente (moins de 10 ans), exceptée pour celles du Nord de Saint-Paul, du Nord de Saint-Leu

et du Nord de Saint-Pierre qui fonctionnent depuis les années 80. Le rejet des eaux traitées se fait généralement soit par rejet direct à la côte, soit par infiltration en bordure de mer ou soit par des émissaires en mer. La station de Saint-Louis rejette les eaux traitées dans un étang séparé de l'océan par un cordon littoral, l'Etang du Gol. Ce cordon est ouvert régulièrement laissant les eaux traitées se mélanger avec les eaux côtières marines.

Si 5 stations remplissent les normes européennes en matière d'assainissements, 3 (STEP du Nord de Saint-Leu, de Saint-Louis et du Sud de Saint-Pierre) ne respectent pas les normes de rejets en termes de Demande Chimique en Oxygène (DCO), de phosphore et d'azote. Ces problèmes de fonctionnement proviennent d'une charge polluante collectée supérieure à la capacité de traitement des STEP et à une technologie et un dimensionnement inadaptés des structures concernées.

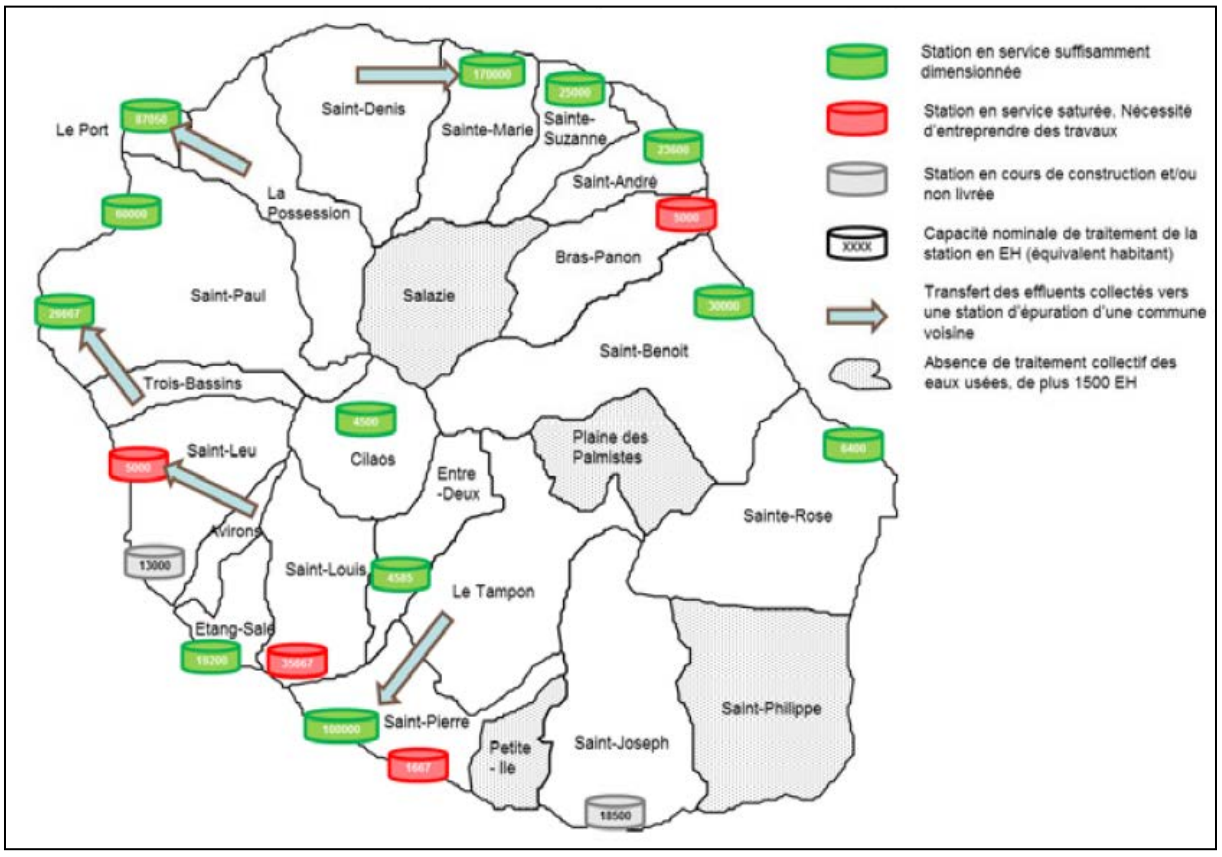


Figure 9. Implantation des stations d'épurations (STEP) de plus de 1500 EH (Equivalent Habitant) à La Réunion. ©Office de l'eau de La Réunion, 2014.

2.3.5. Les activités nautiques et subaquatiques

2.3.5.1. Généralités

Les pratiquants d'activités nautiques et subaquatiques sont considérés comme les plus exposés au « risque requin » (Cliff 1991 ; Caldicott et al. 2001 ; Hazin et al. 2008 ; Lagabrielle et al. 2012 ; Taglioni and Guiltat 2015). A La Réunion, la quasi-totalité des spots de sports de glisse, de plongée, de chasse sous-marine et de baignade se trouvent sur la côte ouest (Bessy and Naria 2004 ; Rard and Menou 2011). Les spots de sports de glisse (surf, bodyboard, stand up paddle surf ou encore body surf) les plus fréquentés sont Boucan-Canot, les Aigrettes, Roches Noires, les Brisants de Saint-Gilles, l'Ermitage, Trois-Bassins, Saint-Leu (nord), Etang-Salé et Saint-Pierre (**Figure 10**). Le sport de glisse le plus répandue est le surf qui possède sa propre ligue (Ligue Réunionnaise de Surf ; LRS). Avant 2011, le nombre de licenciés étaient de 1600. Suite à la série d'attaques de requins en 2011, la LRS enregistre une forte baisse d'adhérents qui ne sont plus que 400 (www.surfingreunion.com) et les sites de Boucan-Canot, des Aigrettes, des Roches Noires et des Brisant de Saint-Gilles sont partiellement abandonnés jusqu'en 2013 (Lemahieu 2015). Sur la même période, les autres sites ont vu leur fréquentation diminuer sans être abandonnés. Aujourd'hui, le nombre de licenciés augmente de nouveau avec un peu plus de 500 personnes en 2016. On notera cependant, que ces chiffres ne prennent pas en compte les pratiquants non licenciés bien que l'évolution de leur nombre semble suivre celui des licenciés. Enfin, on notera l'absence de spots de sports de glisse à Sainte Marie et Saint Rose.

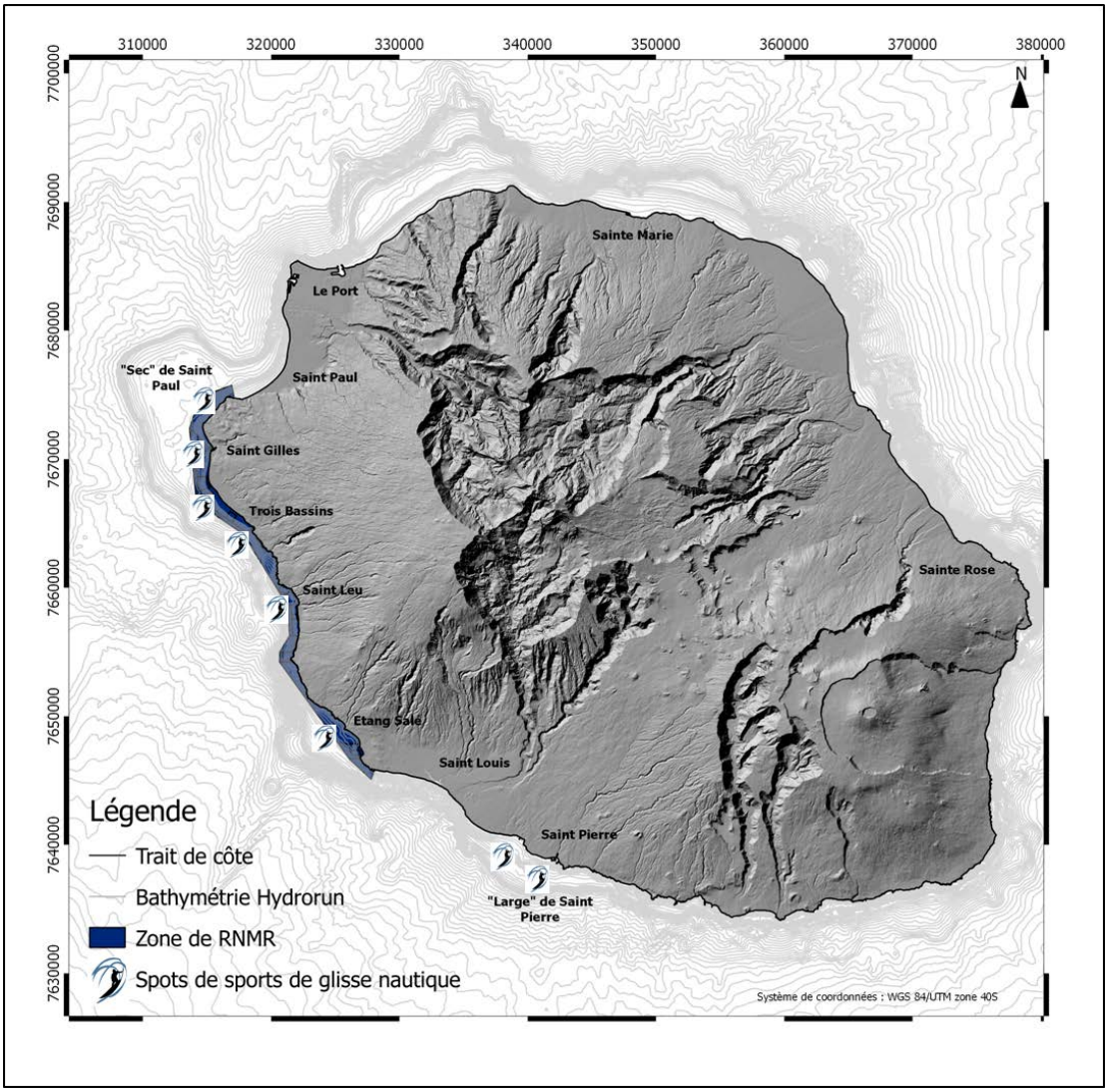


Figure 10 : Répartition des principaux spots de sports de glisses nautiques au sein de la zone d'étude. Du nord au sud : au nord de Saint-Gilles : Boucan-Canot et les Aigrettes ; à Saint-Gilles : Roches Noires et les Brisants de Saint-Gilles ; au sud de Saint-Gilles : L'Ermitage ; à Trois Bassin : spot de Trois-Bassins ; A Saint-Leu : La Tortue et la Gauche de Saint-Leu ; à l'Etang-Salé : Les Brisants d'Etang-Salé et le Simulateur ; au nord de Saint-Pierre : La Pointe du Diable ; à Saint-Pierre : Ravine Blanche et la Jetée. Liste non exhaustive.

Bien que la chasse sous-marine soit une des activités marines où les contacts avec les requins sont les plus fréquents (Woolgar et al. 2001 ; Trape 2008), elle se pratique tout autour de l'île dans la limite des autorisations liées à la présence de la Réserve Naturelle Marine. En 2007, elle est pratiquée par plus de 400 personnes (Tessier et al. 2008). Après 2007, ce chiffre baisse principalement dû à la mise en place de la Réserve Naturelle Marine qui réduit les zones de pratique de cette activité (Lemahieu 2015). La baignade se fait soit dans le lagon soit sur des plages ouvertes sur l'océan. Les lagons les plus fréquentés sont à l'Ermitage, à la Saline, à Trou d'eau, à Saint-Leu, à Etang-Salé et à Saint-Pierre (Lemahieu 2015). En dehors des lagons, 3 plages sont habituellement fréquentées : Boucan-Canot, Roches Noires et Etang-

Salé. Après la série d'attaques de requins en 2011, la fréquentation de ces plages ouvertes sur l'océan a nettement diminué au profit des plages du lagon (Blaison et al. 2017).

2.3.5.2. Evolution des actions administratives réglementant les activités nautiques au cours de la crise requin

A partir de fin 2011, plusieurs arrêtés préfectoraux vont progressivement réglementer les activités nautiques et subaquatiques. En septembre 2011, un premier arrêté interdit la pratique des activités nautiques avec des engins de plage et des engins non immatriculés lorsque le drapeau rouge vif (interdisant la baignade) est hissé sur les plages et lieux de baignade (arrêté préfectoral n°1400). Début 2013, la commune de Saint-Paul a équipé les plages de Boucan-Canot et des Roches Noires de filets de protection de zone de bain associés à un dispositif de surveillance renforcée comprenant des Maîtres-nageurs Sauveteurs (MNS) sur les plages et à bord d'embarcations légères. Dans le même temps, les plages de Saint-Paul puis d'Etang-Salé sont équipées d'une signalétique spécifique au « risque requin » : une flamme rouge représentant un requin est hissée si la présence d'un requin est signalée ou observée ; une flamme orange représentant un requin est hissée si les conditions météorologiques sont propices à la présence de requins. En juillet 2013, suite à l'attaque mortelle d'une baigneuse dans la baie de Saint-Paul, un arrêté préfectoral interdit la baignade et les activités de surf ou de bodyboard jusqu'au 1er octobre 2013, dans la bande des 300 m du littoral réunionnais, sauf dans le lagon et hors lagon, dans les espaces aménagés et les espaces surveillés (arrêté préfectoral n°1390). En août 2013, suite à la demande du Conseil d'Etat, la signalisation des interdictions et des zones autorisées à la baignade est renforcée et une campagne d'information relative à ces interdictions est lancée. Fin septembre 2013, un nouvel arrêté étend l'interdiction à l'ensemble des sports nautiques utilisant la force motrice des vagues (surf, bodyboard, bodysurf, longboard, paddleboard) et à la baignade utilisant des Palmes, un Masque et un Tuba (PMT) (Arrêté préfectoral n°1821). Il prolonge également la période d'interdiction jusqu'en février 2014. Quatre autres arrêtés préfectoraux vont successivement prolonger cette période d'interdiction et de réglementation (Arrêtés préfectoraux n°2856, 4299, 187 et 170). Le dernier arrêté datant de février 2017 prolonge à nouveau la période jusqu'en février 2018.

Suite à ces arrêtés plusieurs communes ont suivi l'exemple de Saint-Paul et ont aménagé des zones de baignade surveillées. Ainsi en 2014, l'Etang-Salé et Saint-Pierre s'équipent à leur

tour d'un dispositif de surveillance et d'information adapté au risque requin. Les zones non surveillées, dont les spots de sports de glisse, sont équipées de panneaux d'informations sur le « risque requin » et l'interdiction des pratiques. Fin 2015 puis début 2016, la commune de Saint-Paul déploie, successivement, des filets de protection à Boucan-Canot et aux Roches Noires (**Photo 4 et 5 ; Arrêté préfectoral n°1417 d'août 2015 ; Arrêtés municipaux n°AM15120978 et AM16010080**). A Boucan-Canot, le filet couvre une zone de 626 m de long et 200 m de large et aux Roches Noires, une zone de 581 m de long sur 200 m de large. Ils sont composés, du fond vers la surface, de chaines et de câbles horizontaux en acier qui servent de fixations au sol, d'une base composée de chaines maintenues verticales par des flotteurs, d'un filet, attaché sur cette base, qui est constitué de bouts de 14 mm formant des mailles de 40 cm et d'une ligne de flotteur en surface qui maintiennent le filet vertical dans la colonne d'eau. Il possède un système permettant de le replier sur lui-même et le couler en cas de forte houle (hauteur significative des vagues supérieure à 4 m).

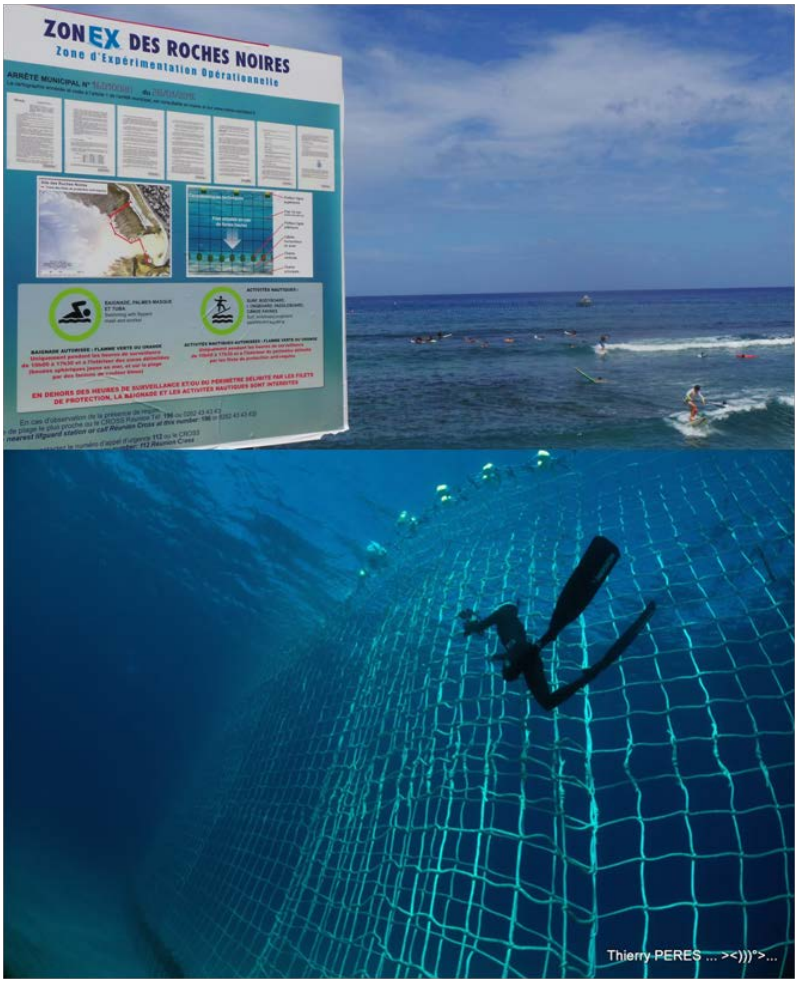


Photo 4 et 5. Session de surf aux Roches Noires à l'intérieur de la zone protégée par les filets (Photo du haut ; ©SurfSessionMag) ; vue sous-marine du filet de protection de Boucan-Canot (Photo du bas ; ©Thierry Peres)

Pour conclure, la zone d'étude est très étendue et est soumise à de multiples facteurs naturels ou anthropiques, en fonction des localisations. Il est donc important de bien connaître les caractéristiques de la zone pour mieux analyser et interpréter les différents résultats présentés par la suite dans cette thèse.

3. La Télémétrie acoustique passive comme méthode d'étude des requins

3.1. Définition et principe de la télémétrie acoustique

En écologie comportementale, la télémétrie acoustique est une méthode généralement utilisée pour permettre la détection et le suivi d'animaux subaquatiques. Elle repose sur un système d'émetteur/récepteur acoustique : une marque acoustique (=émetteur), placée sur un animal, envoie un signal sonore à basse fréquence à un intervalle de temps régulier. Ce signal est détectable et identifiable par des stations d'écoute (=récepteurs) réparties dans la zone où l'on veut observer et quantifier les déplacements de l'animal.

Le principe de fonctionnement de la station d'écoute est celui d'un récepteur acoustique. Elle est composée d'un bloc électronique relié à un hydrophone omnidirectionnel calibré pour recevoir les signaux émis à une fréquence donnée (69 kHz dans le cas du matériel que nous avons utilisé). L'enregistrement des signaux sonores repose sur l'effet piézoélectrique direct : la réception d'un signal sonore provoque la déformation mécanique de la membrane de l'hydrophone qui crée un signal électrique de même fréquence que le signal reçu. Ainsi, à chaque fois qu'un animal marqué entre dans le rayon de détection de la station, l'hydrophone détecte le signal sonore de la marque, le décode et enregistre les données suivantes : la date, l'heure, le code d'identification de la marque et les différents paramètres des capteurs physiques (température et/ou pression).
Le principe de fonctionnement de la marque acoustique est celui d'un émetteur qui transmet des signaux sonores. La génération du signal sonore repose sur l'effet inverse de la piézoélectricité exercé sur la plaque céramique de la marque acoustique : sous l'effet d'un champ électrique intermittent (signal sinusoïdale) la céramique se déforme en se contractant et se dilatant. Cette déformation mécanique crée une onde sonore, de même fréquence que le champ électrique, qui se propage vers l'extérieur. La fréquence d'émission est choisie en

fonction du milieu afin de minimiser l'absorption du signal et ainsi maximiser la portée de la transmission. En milieu marin, les fréquences utilisées sont comprises entre 50 et 84 kHz. En eau douce ou saumâtre, la fréquence utilisée est plus haute, aux alentours de 180 kHz. Il existe une large gamme de marques acoustiques qui varient en termes de poids dans l'eau et de longueur. La puissance, la présence de capteurs physiques et la durée de vie de la marque varient proportionnellement à son poids et sa taille. On distingue également deux types de marques : les marques codées et les marques continues. Le choix du type de marque et de ses caractéristiques varie en fonction de l'animal étudié et du type d'étude réalisée.

On distingue deux types de télémétrie acoustique : la télémétrie acoustique passive et en temps réel (ou « *tracking* »).
La télémétrie en temps réel utilise généralement une seule station d'écoute, mobile et émergée sur une embarcation. Associée à un hydrophone directionnel, en plus de détecter et d'enregistrer les signaux sonores dans son champ de détection, elle indique en temps réel la position estimée de l'animal suivi par rapport à la station. Le but est de garder l'animal marqué dans le champ de détection de la station, tout au long du « *tracking* », pour avoir un suivi continu de ces déplacements dans la colonne d'eau. Les marques acoustiques utilisées dans ce cas sont des marques continues qui émettent un signal sonore composé de pings séquentiels à un intervalle régulier. La fréquence d'émission est propre à chaque marque. Ainsi, chaque animal marqué émettra un signal à une fréquence spécifique. Cette technique est utilisée pour étudier le comportement d'un animal à très fine échelle sur une courte période, entre quelques heures et quelques jours.

La télémétrie acoustique passive utilise plusieurs stations d'écoute, fixes et immergées qui, ensemble, créent un réseau de stations, assimilable à une zone de surveillance acoustique. A chaque fois qu'un animal marqué entre dans le rayon de détection d'une des stations du réseau, sa présence est enregistrée sur la station qui l'a détecté. Ainsi, chaque station d'écoute détecte, décode et enregistre les signaux acoustiques émis. Ces stations ne possédant pas de relais émetteur, il est nécessaire de les récupérer pour avoir accès aux données. Les marques acoustiques utilisées dans ce cas sont des marques codées qui transmettent des séries de pings, appelées rafales (« *burst* »). Chaque rafale est composée d'un code numérique ID (identifiant correspondant au numéro de la marque) et des données des éventuels capteurs de température et de pression. La fréquence d'émission est la même pour l'ensemble des marques codées (69 kHz). Le codage de la rafale est effectué en variant le nombre de pings et l'intervalle de temps

entre ces derniers. Chaque rafale est produite sur une durée de quelques secondes, suivie d'un délai. Ce délai est aléatoire pour diminuer les chances de collision entre rafales de différentes marques. Par exemple, un délai de 30 à 90 secondes signifie qu'une série de pings sera émise toutes les 30 à 90 secondes. La taille des marques varie entre 18 et 98 mm pour un poids compris entre 0,7 et 37 g, donc négligeable par rapport à la taille des requins marqués. La durée de vie est comprise entre 220 jours et 10 ans en fonction de la taille, du poids, de la puissance et de la présence des capteurs. Ces marques sont souvent utilisées en télémétrie acoustique passive car elles permettent de suivre un grand nombre d'animaux simultanément. C'est celle que nous avons utilisée pour observer la dynamique d'occupation spatiale du requin bouledogue. La durée de vie des marques est également un atout pour des études à plus grande échelle de temps, comme les déplacements saisonniers.

3.2. Spécificités du matériel acoustique utilisé dans l'étude des requins bouledogue

La majorité du matériel utilisé pour la télémétrie acoustique passive dans cette étude provient de la société canadienne VEMCO. Cette entreprise est spécialisée dans le matériel électronique pour la détection et les suivis acoustiques sous-marins depuis le début des années 1970. Précurseur dans ce domaine, elle est aujourd'hui une des sociétés les plus développées sur le marché. Au cours de ce projet, nous avons utilisé des marques codées 69 kHz et des stations d'écoute VR2W. Les caractéristiques, le mode de déploiement, la récupération et le type des données récoltées sont présentés dans les parties suivantes.

4. Protocole expérimental de marquage acoustique des requins bouledogue

4.1. Généralités

Pour échantillonner la population de requins bouledogue adultes nous avons effectué un échantillonnage aléatoire simple qui a consisté à choisir des individus de telle sorte que chaque membre (mâle et femelle) de la population ait une chance égale de figurer dans l'échantillon. Puisqu'il n'y a jamais eu d'estimation du nombre des requins bouledogue à La Réunion, il est impossible de connaitre la taille de la population de cette espèce et par

conséquent, il est difficile de déterminer la taille de l'échantillon représentatif de la population de requins bouledogue de La Réunion. En sélectionnant une trentaine d'unités d'échantillonnage (=individus, mâle ou femelle), nous avons considéré que notre échantillon était suffisamment grand d'un point de vue statistique pour intégrer la variabilité individuelle des comportements d'occupation spatiale de l'espèce et tenter d'aboutir à des résultats cohérents sur la population de requins bouledogue adultes de La Réunion. Pour anticiper les impondérables (requin qui disparait ou qui ne survit pas aux manipulations ; marque acoustique qui n'émet plus), l'objectif d'échantillonnage a été plus élevé que la taille d'échantillon représentatif soit une quarantaine de requins marqués. Bien évidemment, un plus grand nombre de requins marqués eût encore amélioré la représentativité, mais nous avons dû composer avec des contraintes financières (coût des marques, du déploiement et des visites des stations d'écoute), l'organisation des sorties en mer et la contrainte de temps qui s'impose dans un travail de thèse.

4.2. Protocole de marquage

Le marquage acoustique des requins bouledogue a été réalisé à travers deux campagnes : une campagne principale qui s'est déroulée sur l'ensemble de la côte ouest de novembre 2011 à mai 2013 dans le cadre du programme CHARC ; et une campagne secondaire qui a été réalisée au nord de la côte ouest de décembre 2011 à janvier 2014 par le Comité Régional d'Etude et de Sports Sous-Marins (CRESSM) et le programme WEST. Ces campagnes sont constituées de sorties en mer au cours desquelles des requins bouledogue et tigre sont capturés et marqués. Chaque sortie se compose d'une phase de pêche, réalisée par des pêcheurs professionnels mandatés par les programmes de marquage et d'une phase de marquage lors de la capture d'un requin ciblé, réalisée par une équipe dédiée. Les prises accessoires sont systématiquement relâchées lorsqu'elles sont capturées vivantes. Dans le cas inverse, elles sont prélevées au profit du pêcheur. Chaque sortie mobilise un ou deux bateaux de pêche (un capitaine et un ou deux matelots par bateau) et un bateau de marquage (équipe de 3 à 4 personnes). Une sortie débute lors du déploiement du premier engin de pêche et s'arrête lorsque tous les engins sont sortis de l'eau ou que le dernier requin marqué est libéré. En fonction de ces paramètres, les sorties durent entre 2 et 48 heures. Pour chaque sortie, sont enregistrés la date, la zone de pêche, la ou les méthode(s) de capture utilisée(s), le nombre

d’hameçons déployés, le temps de pêche, le nombre de requins bouledogue et tigre capturés, les caractéristiques du ou des marquage(s) et le nombre de prises accessoires par espèce.

4.3. Méthodes de capture

Trois techniques de capture ont été principalement utilisées : la palangre horizontale dérivante de surface, la palangre horizontale de fond et la palangre verticale (ou « *drumline* »). Si ces techniques sont déjà utilisées à La Réunion, elles ont été adaptées aux besoins du marquage acoustique. En effet, les techniques utilisées doivent permettre de garder l’animal pêché suffisamment vif pour supporter les différentes interventions liées au marquage acoustique. De plus, pour des raisons de sécurité pour l’Homme et l’animal, elles doivent permettre une manipulation facile de l’animal par les pêcheurs et l’équipe de marquage.

La palangre horizontale dérivante de surface (Ph ; **Figure 11**) se compose d’une ligne mère en nylon mono-filament de 3 mm de diamètre maintenue en surface par des bouées accrochées tous les 30 à 40 m. Cette ligne est équipée de 50 à 100 avançons qui sont composés de bas de ligne en nylon mono-filament ou tresse à trois brins de 0,7 cm de diamètre et d’une longueur de 10 mètres environ suivi d’un bas de ligne en acier équipé à son extrémité d’un hameçon circulaire 16/0. Les hameçons circulaires permettent de réduire les captures éventuelles de tortues marines et facilitent l’ancrage de l’hameçon au niveau des maxillaires. Ces avançons sont accrochés à la ligne mère par des fermoirs (*snap*). En fonction du nombre d’hameçons déployés, la longueur de la palangre varie entre 500 m et 1 km. Cette technique est principalement utilisée sur des fonds de 50 à 100 m. La palangre est laissée en pêche pour une durée maximale de 3h, avant d’être virée à l’aide d’un vire-ligne hydraulique. Lorsque cette technique est utilisée, 2 à 6 filages sont effectués par sortie.

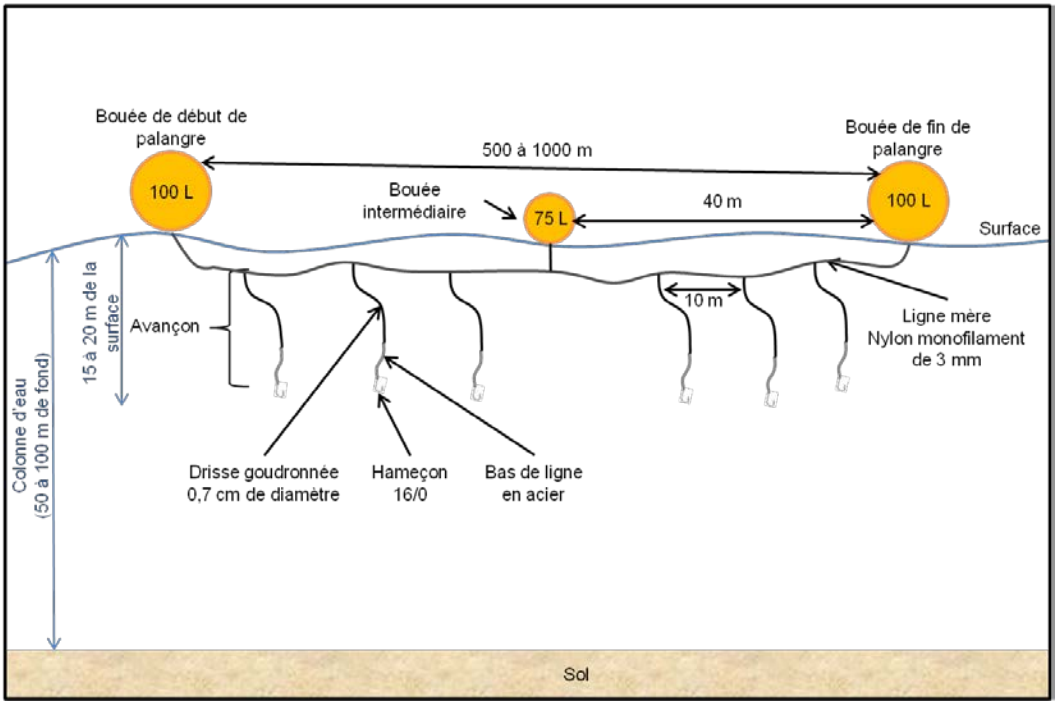


Figure 11. Schéma de la palangre horizontale de surface utilisée durant la compagne de capture.

La palangre horizontale de fond (PhF ; **Figure 12**) se compose d'une ligne mère en nylon monofilament de 3 mm de diamètre maintenue au fond par des corps morts de 20 kg accrochés tous les 30 à 40 m. Cette ligne est équipée de 20 à 50 avançons qui sont composés de bas de ligne en drisse goudronnée d'une longueur de 10 mètres environ suivi d'un bas de ligne en acier équipé à son extrémité d'un hameçon circulaire 16/0. De manière analogue à la palangre horizontale, les avançons sont accrochés à la ligne mère par des fermoirs. Les hameçons sont posés à des profondeurs comprises entre 10 et 50 m. En fonction du nombre d'hameçons déployés, la longueur de la palangre varie entre 200 m et 500 m. La palangre est laissée en pêche 3h, avant d'être virée à l'aide du vire-ligne. L'utilisation de bateau équipé d'hydraulique est généralement préférée pour cette technique qui nécessite de remonter plusieurs corps morts en même temps que la palangre. Lorsque cette technique est utilisée, 2 à 6 filages sont effectués par sortie.

Les appâts utilisés (un appât par hameçon) pour les deux techniques de palangres sont des maquereaux saumurés (*Scomber spp.*) et/ou des calamars (*Loligo spp.*). Les calamars sont souvent préférés aux maquereaux car ils se maintiennent plus longtemps sur l'hameçon.

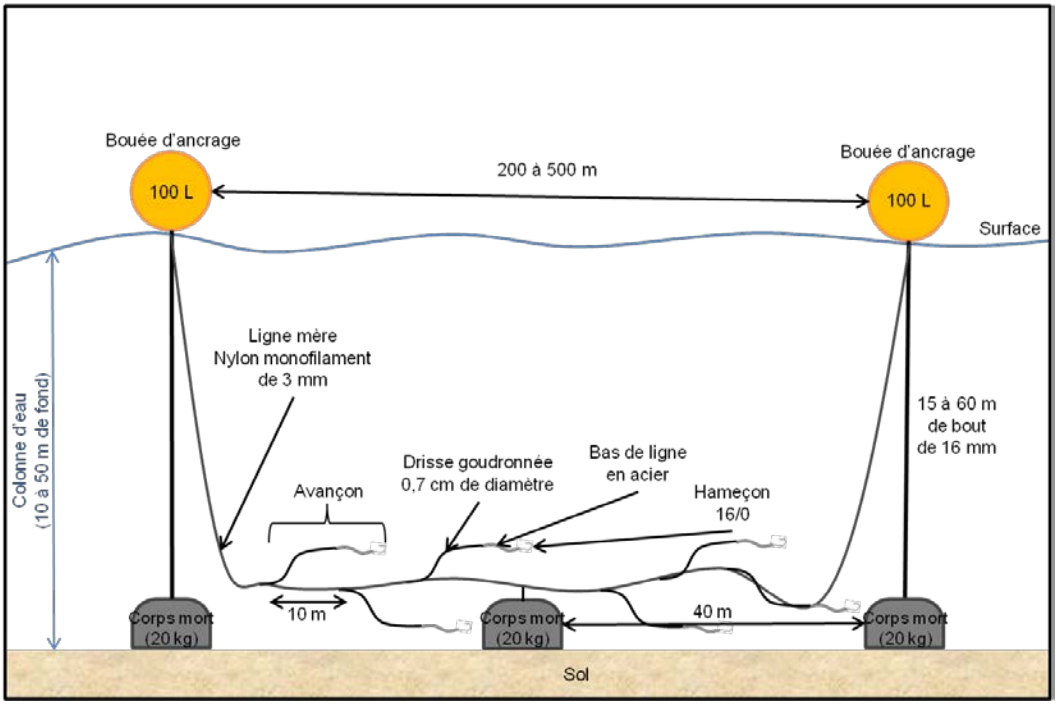


Figure 12. Schéma de la palangre horizontale de fond utilisée durant la compagne de capture.

La palangre verticale ou « drumline » (Dr ; **Figure 13**) se compose d'une bouée à laquelle est accrochée une tresse à 3 brins de 5 à 10 m de long et de 0,7 cm de diamètre qui est prolongée par un bas de ligne en acier équipée à son extrémité d'un hameçon circulaire 16/0 ou 20/0. Cette tresse est accrochée à la bouée par l'intermédiaire d'un fermoir. La bouée est attachée à une seconde, espacée de 4 à 5 m, qui est ancrée au fond par un corps mort. Dans la mesure du possible, les pêcheurs ont utilisé des structures déjà présentes comme les bouées d'amarrage « plongeurs ». Le cas échéant, des corps morts mobiles de 20 à 30 kg ont été utilisés. Lorsque que cette technique est utilisée, 3 à 6 dispositifs sont déployés sur des fonds compris entre 5 et 20 m sur toute la durée de la sortie. Les appâts utilisés sont des poissons, entiers ou en morceaux, de la famille des Scombridés.

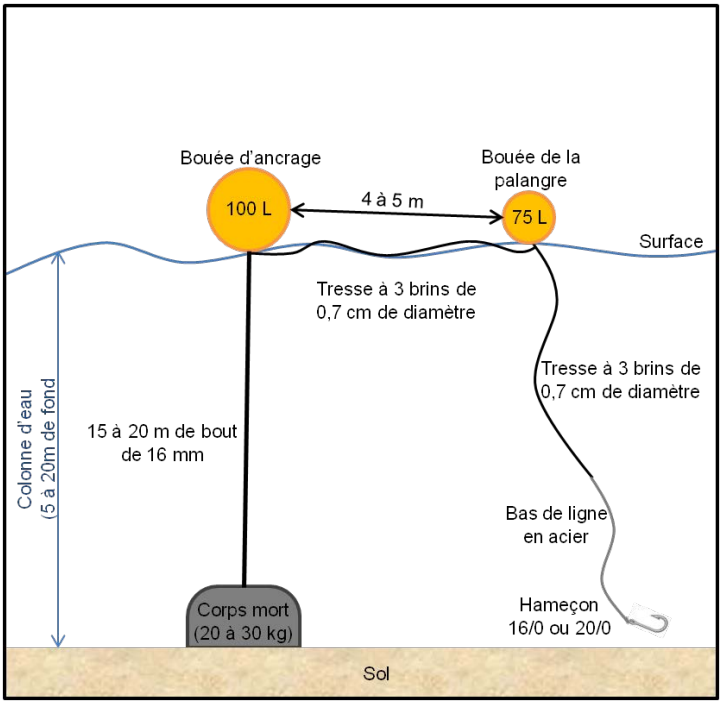


Figure 13. Schéma de la palangre verticale utilisée durant la compagne de capture.

La technique utilisée durant une sortie dépend du nombre et du type de bateaux de pêche présents (équipés en hydraulique ou non). Généralement, un seul pêcheur est mandaté par sortie. Le pêcheur possédant un bateau équipé d'une vire ligne hydraulique a déployé principalement les deux types de palangres horizontales. Les pêcheurs possédant un bateau non équipé en matériel hydraulique ont utilisés majoritairement des palangres verticales ou des palangres horizontales de fond avec un nombre réduit d'hameçons. Dans certains cas, deux pêcheurs équipés différemment pouvaient participer à la même sortie ce qui permettait d'augmenter ponctuellement l'effort de pêche et de diversifier les techniques utilisées.

4.4. Mode opératoire du marquage acoustique des requins bouledogue

4.4.1. Phase de « fatigue » de l'animal

Lorsque qu'un requin est capturé, l'avançon est détaché de la ligne mère (cas des palangres horizontales de surface et de fond) ou des bouées (cas des palangres verticales) et attaché à une ou plusieurs bouées indépendantes par le pêcheur qui libère l'animal en mer. L'équipe de marquage récupère ensuite ces bouées avec le requin capturé à l'extrémité de la ligne. Les deux bateaux, de pêche et de marquage, étant indépendants, le pêcheur peut continuer à remonter le reste de sa ligne. Le requin est ensuite fatigué puis ramené le long du bateau de

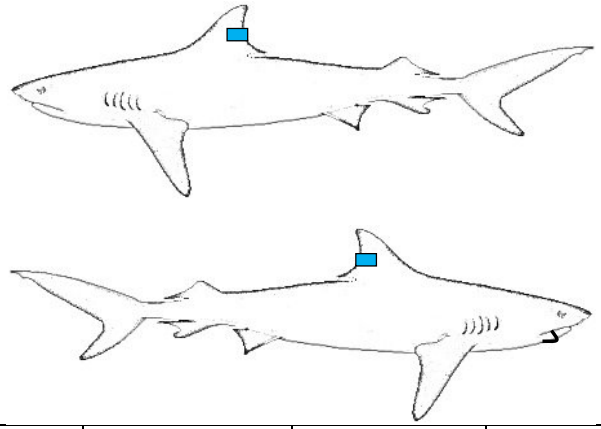
marquage. Cette phase dure entre quelques minutes et plusieurs heures selon l'état de fatigue de l'animal. Un des membres de l'équipe attrape le requin par les nageoires pectorales et le retourne sur le dos pour induire son réflexe d'immobilité tonique. Une fois stabilisé sur le dos, il est attaché en surface le long du bateau à l'aide d'un lasso, mis au niveau du pédoncule caudal, et de l'avançon, au niveau de la tête (**Photo 6 et 7**). A partir de ce moment de la capture, le requin pouvant souffrir de stress du fait d'un manque d'oxygénation (Brooks et al., 2011), il sera oxygéné régulièrement (environ toutes les 5 minutes) pendant toute la phase de manipulation en faisant des marches avant douces du bateau afin qu'une circulation d'eau se fasse à travers les branchies. Une fois le requin attaché et stabilisé sur le dos, les données morphologiques sont récoltées et le marquage acoustique interne ou externe est effectué.

Photo 6 et 7. Exemple d'un requin tigre attaché le long d'un bateau par la queue avec un lasso (à droite) et par l'hameçon (à gauche). Programme CHARC, 2012.

4.4.2. Données morphologiques

Pour chaque requin capturé, la date, l'heure, le lieu (zone et point GPS), le bateau et l'engin de capture, les conditions environnementales, l'espèce, le sexe, la taille et le stade de maturité sont enregistrés (**Figure 14**).

Campagne de marquage de requins Fiche n°14			
Date	02/01/2012	**Lieu**	Saint Gilles
Heure	21h58	**Position GPS**	21°03'065/55°13'010
Bateau	Wayan/Pistoulet	**Pêcheurs/observateurs**	T. GAZZO, E. CROCHELET, G. BERTRAND, A. BLAISON
Capture		**Environnement**	
Dispositif de pêche	Verticale (3) / Horizontale de fond (100*2)	Vent	1-2 Bft
Heure de mise en place	18:00/12:30	Etat de la mer	Calme
Appâts utilisés	Bonites/Marqueraux	SST	NP
Position GSP (pris/lâché)	21°03'065-55°13'010/21°02'756-55°12'759	profondeur	16
Profondeur (m)	2(16)/50-60	Luminosité	Nuit
Heure de capture	21h58		
Heure remise à l'eau	22h40		
Requin			
Numéro du requin	003-020112	Espèce	Requin Bouledogue
Sexe	M	Taille (Lt cm)	250
Maturité sexuelle	Adlt	Taille (Lf cm)	210
Marquage			
Type de marquage		Roto-tag/V13TP	
Numéro du marquage		B5/1083102	
Position du marquage		Base arrière du 1er aileron dorsal/cavité abdominale	



Autres observations	Génétique 17	Photos	G. BERTRAND

Position de l'hameçon : Extrémité droit de la bouche (Hameçons coupés avant libération)

Figure 14. Exemple de fiche d'information pour le requin bouledogue 003-020112.

Le sexe est déterminé par la présence/absence des ptérygopodes (organes reproducteurs des mâles) au niveau des nageoires pelviennes.

La longueur totale en cm (Lt), du bout du museau au bout de la pointe du lobe supérieur de la nageoire caudale, et la longueur à la fourche en cm (Lf), du bout du museau à la fourche de la nageoire caudale sont mesurées.

Chez les femelles, le stade de maturité est déterminé par la présence/absence de marques de reproduction (cicatrices) au niveau du cloaque et des flancs ou si l'individu observé est

gestante (grosseur significative au niveau du centre et du bas ventre). En l'absence de marque distinctive, son stade de maturité est défini selon sa taille (Lt) par rapport à la taille de première maturité (200 cm Lt ; Cruz-Martinez et al. 2004). Chez les mâles, le stade de maturité est défini selon plusieurs critères externes : le rapport entre la longueur post cloacale des ptérygopodes et celle des nageoires pelviennes, le taux de calcification des ptérygopodes, la taille de l'individu par rapport à la taille de première maturité (190 cm Lt ; Cruz-Martinez et al. 2004) et la présence/absence de marques de reproduction (cicatrices) au niveau des ptérygopodes.

4.4.3. Réalisation du marquage acoustique

Deux techniques de marquage ont été réalisées : le marquage interne et le marquage externe.

Le marquage interne a été réalisé par l'équipe de marquage de Squal'Idées et du programme CHARC (**Photo 8**). La technique consiste à faire une incision médio-ventrale de 2 à 3 cm de long à l'aide d'un bistouri stérile, suffisamment profonde pour avoir accès à la cavité intra péritonéale. La profondeur de l'incision varie beaucoup en fonction du sexe et de l'état corporel de l'animal. Les femelles ont souvent une couche de graisse et de muscle ventraux (en situation rétro-péritonéale) plus importante que les mâles. La marque acoustique est activée et désinfectée avec de la Bétadine avant d'être insérée dans la cavité intra-péritonéale. La plaie est ensuite refermée à l'aide d'un ou deux points de sutures avec du fil stérile en monofilament synthétique (polyamide).

Le marquage externe a été réalisé par le Comité Régional d'Etude des Sports Sous Marins (CRESSM), le programme WEST et la Ligue Réunionnaise de Surf (LRS) en collaboration avec le programme CHARC. La technique consiste à marquer le requin en externe au niveau de la base du premier aileron dorsal à l'aide d'un fusil sous-marin modifié. La marque acoustique est placée dans un tube PVC recouvert d'antifouling et attaché à un système d'ancrage en parapluie par un câble en acier de 1 mm (**Photo 9**).

Si les deux techniques sont utilisées dans le monde (Holland et al. 1999 ; Ortega et al. 2009 ; McCord and Lamberth 2009), elles ont chacune des avantages et des inconvénients. Lors d'un marquage en interne, le risque que la marque se décroche prématurément du requin n'existe

pas contrairement au marquage externe. En contrepartie, le temps d'intervention sur l'animal est plus long et l'intervention chirurgicale nécessite des personnes spécifiquement formées. Outre ces différences, plusieurs études ont montré que le comportement des requins suivis n'est pas influencé par le type de marquage réalisé (Gruber et al. 1988 ; Holland et al. 1999).

Photos 8 et 9. Marquage interne d'un requin bouledogue femelle au large de la Pointe au Sel (en haut ; ©Guillaume Levieux) ; V16 déployée en externe sur un requin bouledogue mâle au large de Saint-Gilles (en bas ; ©Antonin Blaison).

Les marques acoustiques utilisées sont des V16TP-4H Vemco et V16-5H Vemco. Les V16TP-4H émettent un signal acoustique d'une puissance de 158 db sur une fréquence de 69 kHz toutes les 40 à 80 secondes. A chaque émission, elles enregistrent la profondeur de nage du requin (jusqu'à 680 m de fond) et la température de l'eau à cette profondeur (dans un intervalle entre 10 et 40°C). Leur durée de vie estimée est 845 jours soit 2,3 ans. Les V16-5H émettent un signal acoustique d'une puissance de 165 db sur une fréquence de 69 kHz toutes les 40 à 80 secondes. Ces marques sont un peu plus puissantes et sont donc potentiellement détectables à plus grande distance par contre elles ne possèdent pas de capteur de pression et

de température et donc elles n'enregistrent que la présence ou l'absence du requin marqué. Leur durée de vie est estimée à 482 jours soit 1,3 ans.

L'utilisation de deux types de marques acoustiques s'explique par l'urgence de la mise en place de la campagne de marquage en novembre 2011. Suite à la série d'attaques de 2011, les autorités locales ont souhaité commencer la campagne de marquage le plus vite possible. A cette date, seules des V16-5H étaient disponibles suite à leur mise à disposition par l'IRD (permettant le début du programme fin 2011. Les autres marques commandées dans le cadre de CHARC n'ont été reçues que début 2012.

4.4.4. Autres marquages et prélèvements

En plus des données morphologiques et du marquage acoustique, chaque requin a été équipé d'une rototag codifiée (étiquette en plastique qui s'apparente aux boucles d'identification utilisées pour les animaux d'élevages comme les vaches ou les moutons ; code couleur : jaune pour les femelles, bleu pour les mâles ; identification : numéro différent sur chaque rototag), placée sur le premier aileron dorsal (**Photo 10**). Une photo de cet aileron est prise pour une éventuelle future photo-identification. Un morceau de chair et de peau sont prélevés au niveau du deuxième aileron dorsal pour les analyses génétiques. Une prise de sang est réalisée, dans la zone pré-pédoncule caudal, pour les analyses isotopiques (**Photo 11**). Enfin trois requins ont été équipés d'une balise satellite archive (MiniPAT) qui permet de suivre le déplacement des requins à l'échelle régionale et de reconstituer leurs trajectoires (**Photo 12**).

Photos 10 à 12. Rototag sur le premier aileron dorsale d'un requin bouledogue femelle (9 ; en haut à gauche) ; Prise de sang sur un requin bouledogue femelle (10 ; en haut à droite) ; MiniPAT et son déploiement sur le premier aileron dorsal d'un requin bouledogue mâle (11 ; en bas). Programme CHARC, 2012-2014.

4.4.5. Phase de « relâche »

Une fois toutes les opérations réalisées, l'hameçon et le lasso sont retirés. Le requin, alors maintenu par les membres de l'équipe de marquage, est remis sur le ventre et relâché.
L'ensemble des opérations (entre le moment où le requin est attaché au bateau et quand il est relâché) dure de 15 à 30 minutes. Cette durée d'intervention varie majoritairement en fonction de l'état de la mer qui peut rendre compliqué certaines opérations.

5. Déploiement du réseau de stations d'écoute

5.1. Méthode d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage a été déterminé en fonction de la taille des unités d'échantillonnage, leur nombre, leur distribution sur la surface totale, le type et le mode de mesure dans les unités sélectionnées et les procédures statistiques adoptées pour l'analyse des données. Pour le déploiement des stations d'écoute, nous avons utilisé la méthode des unités

types qui consiste dans un premier temps à segmenter la population (la zone d'étude) en un certain nombre de sous-unités homogènes puis à appliquer un schéma de sélection régulière d'échantillons suivant en cela la méthode simple d'échantillonnage systématique. Les critères d'homogénéités retenus ont été : la nature du fond selon que celui-ci était à dominance de vase, de roches affleurantes, de sables biodétritiques, mixtes ou volcaniques, la distance à une ravine (zone de transit) et la profondeur. L'échantillon est réparti également sur toute la superficie de la zone d'étude ce qui garantit une bonne représentation des différentes parties de la zone. Dans chaque sous-unité un site « moyen » d'un point de vue des caractéristiques citées ci-dessus a été choisi pour y déployer la station d'écoute.

5.2. Modalités du déploiement des stations d'écoute

Les stations d'écoute sont déployées de trois manières différentes en fonction de la profondeur :

- sur les sites où la profondeur n'excède pas 20 m, les stations d'écoute sont déployées au fond, la tête en haut, sur des corps morts composés de deux blocs de béton de 50 à 60 kg équipés de deux tiges en acier pour accrocher la station (**Photo 13**). Une bouée de mi-profondeur est accrochée au corps mort par une drisse goudronnée de 10 m. Elle sert de repère visuel du corps mort depuis la surface.
- sur les sites où la profondeur est comprise entre 20 et 50 m, les stations d'écoute sont déployées à 20 m de profondeur, la tête en bas, sur des supports déjà existant comme les bouées de la Réserve Naturelle Marine ou les cages aquacoles (**Photo 14**).
- Sur des sites où la profondeur dépasse 50 m et qu'aucun support n'est déjà existant, les stations sont déployées avec des systèmes de relâche automatique ou « *releaser* » (**Photo 15**). Le dispositif est composé d'un corps mort auquel est attaché le *releaser* par une visse sans fin. A l'autre extrémité de l'appareil, un bout de 2 cm de diamètre et 10 m de long, équipé d'une bouée, est accroché à l'aide d'un émerillon et de deux manilles. Une fois la station d'écoute fixée sur le bout, l'intégralité du montage est immergée, depuis une embarcation légère, sur des profondeurs comprises entre 60 et 70 m.

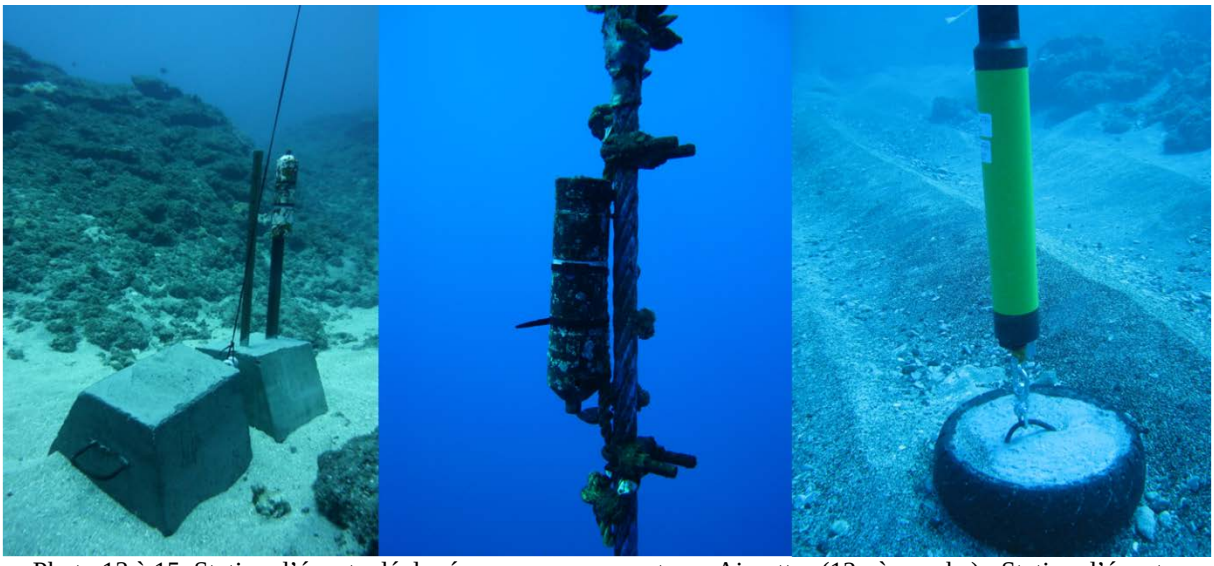


Photo 13 à 15. Station d'écoute déployée sur un corps mort aux Aigrettes (12 ; à gauche) ; Station d'écoute déployée sur le câble d'une bouée réserve aux Brisants de Saint-Gilles (13 ; au milieu) ; « Releaser » déployé sur le sec de Saint-Paul (14 ; à droite). Programme CHARC 2012-2014.

Une fois immergées, les stations sont récupérées tous les 3 à 4 mois par une équipe composée de 4 à 6 plongeurs professionnels (CAH-1B minimum). La récupération se fait en plongée bouteille ou en apnée (hors stations sur *releasers*) durant 7 à 8 jours, étalés sur 10 à 20 jours en fonction des conditions météorologiques et marines. Pour récupérer les stations d'écoute sur *releaser*, un émetteur acoustique est immergé au-dessus des dispositifs pour déclencher les mécanismes de relâche (la rotation de la visse sans fin). Les dispositifs se désolidarisent du corps mort et remontent en surface grâce au pouvoir flottant de la bouée.

Pour chaque station d'écoute, les données sont transférées par Bluetooth sur un ordinateur possédant le logiciel de transfert et d'analyses VUE (Vemco Ltd.). Une fois les données récoltées, les stations d'écoute sont redéployées en plongée bouteille, excepté pour les stations sur *releasers* qui sont remises à l'eau depuis une embarcation légère.

La première récupération des données des stations d'écoute a été réalisée en janvier 2012 et la dernière en mai 2014.

Dans le cadre du programme CHARC, 57 stations d'écoute ont été déployées sur 46 sites le long de la bande côtière de la côte ouest, sur deux sites de la bande côtière de la côte est, à Sainte Marie et à Sainte Rose et sur 4 DCPs au large de la côte ouest (**Figure 15**, **Tableau 2**).

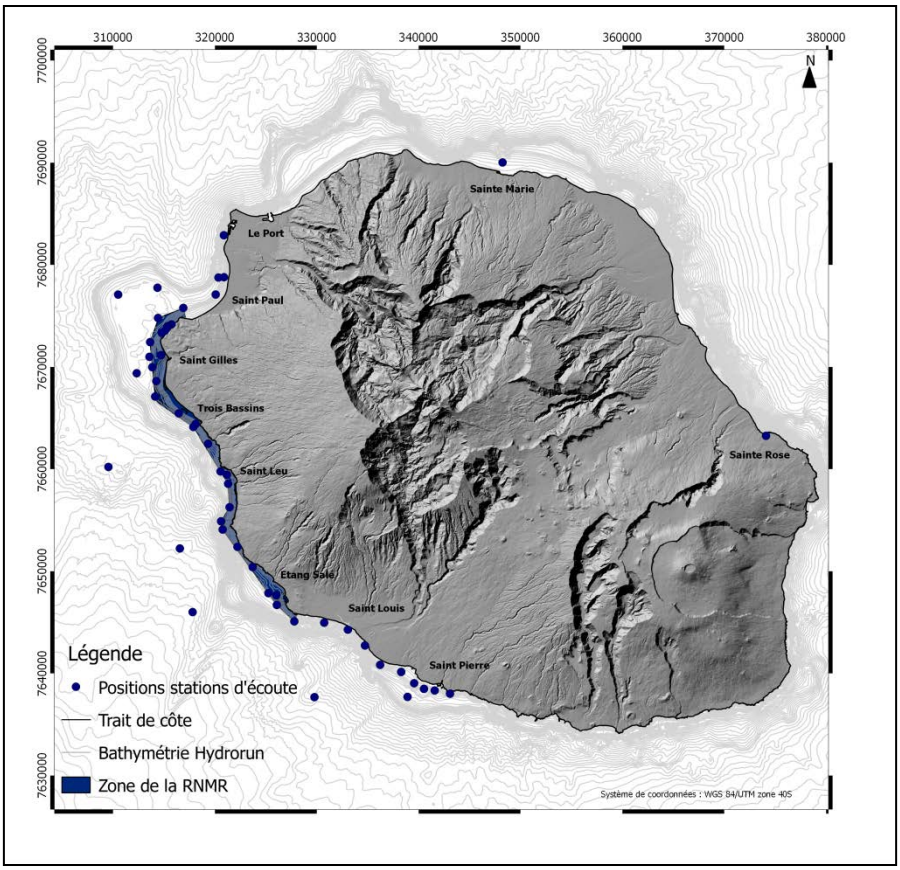


Figure 15. Répartition des stations d'écoute VR2W dans la zone d'étude.

Tableau 2. Caractéristiques des sites de déploiement des stations d'écoute du nord au sud de la zone d'étude. Support : Corps Mort (CM), Bouée de la RNMR (BR), Houlographe (Houlo), structure des cages aquacoles (Cage)

Milieu	Lieu	Code lieu	Date de mise à l'eau	Prof. Fond	Prof. Station	Support
Côtier	Houlographe	HOULO	13/06/2012	62	11	Houlo
Côtier	Rivière des Galets	RIVDGAL	23/10/2012	22	20	CM
Large	Cage	ARDA	25/01/2012	42	30	Cage
Large	Cap La Houssaye	CAPLAHOU	30/10/2011	50	19	BR
Large	Boucan	BRBOUCAN	13/06/2012	55	18	BR
Côtier	Tour de Boucan	TDEBOUC	21/12/2011	20	12	CM
Côtier	Boucan Poste de Secours	BOUCANPS	08/11/2011	20	16	CM
Côtier	Boucan CM	BOUCANCM	23/10/2012	21	21	CM
Côtier	Cheminée	CHEM	21/12/2011	20	12	CM
Côtier	Pain de Sucre	PAINDESUC	21/12/2011	10	10	CM
Côtier	Aigrettes CM	AIGRCM	21/12/2011	25	10	CM
Large	Cap des Aigrettes	AIGRBR	08/11/2011	52	17	BR
Large	Cap des Aigrettes	AIGRBR1	23/04/2013	52	17	BR
Côtier	Roches Noires	RONOIR	21/12/2011	17	16	CM
Côtier	Roches Noires	RONOIR	05/09/2012	17	16	CM
Large	Large Saint Gilles	LASTGIL	13/06/2012	52	49	CM
Large	Brisant BR	BRBRIS	08/11/2011	43	19	BR
Large	Sud Brisant	SUDBRI	10/07/2012	32	16	BR
Large	Ermitage	ERMITA	13/06/2012	42	17	BR
Côtier	Saline	SALINE	10/07/2012	20	14	BR
Côtier	Trois Bassin CM	3BASSCM	25/07/2012	25	24	CM
Large	Trois Bassin BR	BR3BASS	10/07/2012	45	16	BR
Côtier	Grande Ravine	GRRAVI	25/10/2012	25	20	CM
Côtier	Pointe des Chateaux	POINTCHA	10/07/2012	27	15	BR
Côtier	Nord Saint Leu BR	NDSTLEUBS	25/07/2012	21	18	BR
Large	Nord Saint Leu CM	NDSTLEUCM	10/07/2012	26	18	CM
Large	Sud Saint Leu	SUDSTLEU	10/07/2012	51	17	BR
Large	Point au sel Nord	PTSELND	10/07/2012	100	17	BR
Large	Point au sel Sud	PTSELSUD	10/07/2012	100	32	BR
Côtier	Souffleur	SOUFFLE	13/12/2012	28	19	CM
Côtier	Ravine des Sables	RAVSABL	13/12/2012	23	19	CM
Côtier	Ravine des Sables	RAVSABL	07/05/2013	23	19	CM
Large	Ravine des Avirons	RAVAVIR	25/07/2012	37	30	BR
Côtier	Etang Salé CM	ETSALCM	25/07/2012	23	22	CM
Large	Etang Salé BR	ETSALBR	25/07/2012	47	17	BR
Large	Point aux oiseaux	PTOISEAU	25/07/2012	43	18	BR
Côtier	Golf Etang Salé	GOLFETSAL	13/12/2012	25	20	CM
Côtier	Etang du Gol	ETDUGOL	20/11/2012	28	27	CM
Côtier	Rivière Saint Etienne	RIVSTETIE	20/11/2012	24	24	CM
Côtier	Aéroport Pierrefond	AEPIERFD	20/11/2012	22	21	CM
Côtier	Pointe du Diable	PTDIABL	20/11/2012	21	20	CM
Côtier	Pointe du Diable	PTDIABL	22/01/2013	21	20	CM
Côtier	Saint Pierre Jumbo	STPJUMBO	19/11/2012	21	21	CM
Côtier	Ravine Blanche	RAVBLANC	19/11/2012	25	25	CM
Côtier	Saint Pierre Port	STPIERPORT	19/11/2012	20	19	CM
Côtier	Pointe Rivière d'Abord	PTRIVABOR	19/11/2012	23	20	CM
Pélagique	DCP Stella	DCPSTEL	17/01/2013	1100	21	DCP
Pélagique	DCP St. Louis	DCPSTLOUI	22/01/2013	900	33	DCP
Pélagique	DCP Gd Ravine	DCPGDRAV	17/01/2013	600	23	DCP
Pélagique	DCP Et. Salé	DCPETSAL	17/01/2013	1600	27	DCP
Large	Large Sec Saint Gilles	CM-LSGS	13/08/2013	61	60	Releaser
Large	Large Etang de Saint Paul	CM-CLESP	26/02/2014	63	60	Releaser
Large	Large Cap La Houssaye	CM-LCLH	13/08/2013	61	60	Releaser
Large	Bord Sec Saint Gilles	CM-BSSG	13/08/2013	66	65	Releaser
Large	Large Saint Pierre	CM-LSP	10/10/2013	62	63	Releaser
Côtier	Saint Marie	STMARIE	26/02/2013	18	16	CM
Côtier	Sainte Rose	STROSE	21/04/2013	21	20	CM

Le déploiement des stations d'écoute a été réalisé par vagues successives entre novembre 2011 et février 2014 (**Tableau 3**). On s'aperçoit que le nombre total de stations déployées simultanément est de 41 et n'atteint jamais le nombre maximum de 46 qui correspondrait à l'ensemble des sites de déploiement. Cette différence s'explique par le retrait de stations dans certains sites (Tour de Boucan, Cheminée et Pain de sucre) et la perte de certaines stations au cours de l'étude. L'ensemble de ces évènements est répertorié dans le Tableau 3.

Tableau 3. Calendrier des principaux évènements lors du déploiement des stations d'écoute

Date	nov-11	juin-12	oct-12	nov-12	déc-12	janv-13	févr-13	avr-13	oct-13	févr-14
Zone(s) couverte(s)	Début du déploiement	Du Port à Saint-Gilles	Du Port à Etang-Salé	Ensemble de la côte Ouest	Ensemble de la côte Ouest	Côte Ouest + DCP	Côte Ouest + DCP + Sainte Marie	Côte Ouest + DCP + Côte Est	Côte Ouest + DCP + Côte Est + large	Côte Ouest + DCP + Côte Est + large
Evènements importants		N/A	Retrait de 3 stations	N/A	Ajout de 3 Station sur la côte Ouest ; Perte d'une station	Ajout de 4 Stations sur DCP ; Perte d'une station	Ajout de la Station Sainte Marie	Ajout de la Station Sainte Rose	Ajout de 4 Stations sur releasers ; Pertes de 9 stations	Ajout d'une station sur releasers
Nbre de stations déployées		13	27	35	37	39	40	41	32	33

Cet échelonnement dans le temps a plusieurs raisons. Fin 2011, le déploiement des stations d'écoute a été réalisé, en priorité, à proximité des zones d'attaques de requins de 2011, soit sur le nord de la côte ouest (i.e. Cap La Houssaye Boucan-Canot et Saint-Gilles). L'expansion du réseau de station d'écoute à l'ensemble de la côte Ouest a dû attendre la réception de nouvelles stations et des matériaux nécessaires pour les déployer (i.e. corps morts, bouées, cordages…) en octobre 2012. Fin 2012, les premières analyses des données issues des stations de la côte ouest ont mis en évidence que les requins marqués passaient peu de temps dans la bande côtière de l'ouest. Dans le but de savoir si les requins utilisaient une autre partie de l'île et/ou des eaux plus pélagiques, il a été décidé début 2013 de déployer les stations sur des DCPs et sur la côte est ; fin 2013, l'expansion du réseau de stations d'écoute sur le « sec » de Saint-Paul et au large de Saint-Pierre a été programmée suite aux résultats de la campagne de capture et à la possibilité de déployer des stations à des profondeurs excédant 50 m, en utilisant les *releasers* acquis grâce au programme *Ocean Tracking Network* (OTN).

Dans le cadre de cette étude, les stations d'écoute sont classées en trois catégories selon leur distance à la côte et la profondeur du fond sur le site de déploiement (**Tableau 2**) :

1) Les stations « côtières » sont installées à moins de 500 m des côtes sur des sites où la profondeur est comprise entre 10 et 30 m ;
2) Les stations du « large » sont déployées à plus de 500 m des côtes sur des sites où la profondeur est comprise entre 20 et 100 m (les stations équipées de « releaser » étant incluses dans cette catégorie) ;
3) Les stations « pélagiques » ou stations « DCP » sont installées à plus de 5 km de la côte sur des DCPs où la profondeur est comprise entre 600 et 1500 m.

5.3 Estimation de la portée des récepteurs Vemco VR2W

5.3.1 Protocole et résultats

Le rayon de détection des stations d'écoute varie en fonction du milieu dans lequel la station est déployée, de la durée du déploiement et/ou des conditions environnementales, comme la turbidité, le courant, le vent, la température de l'eau ou encore la profondeur de déploiement (Heupel et al 2008 ; How and de Lestang 2012 ; Gjelland and Hedger 2013 ; Kessel et al 2014 ; Mathies et al. 2014). Au cours du temps, les stations d'écoute subissent du « biofouling » (i.e. colonisation de l'appareil par des organismes vivants) sur une partie ou l'intégralité de la surface extérieure. Ces organismes affectent de plusieurs manières l'appareil : ils créent du bruit qui diminue la capacité de détection des stations (Heupel et al. 2008) ; les organismes à corps durs peuvent également refléter les ondes sonores et ainsi dévier les signaux acoustiques émis par une marque acoustique à proximité (Fitzgérald et al. 1947). Plusieurs études ont mis en évidence une diminution du rayon de détection des stations d'écoute selon les propriétés de la colonne d'eau (How and Lestang 2012 ; Mathies et al. 2014) : une forte stratification et des températures élevées diminuent le rayon d'action. D'autres études ont montré que le vent de surface (qui crée de la turbulence en subsurface), la pluie et la profondeur peuvent également affecter le rayon de détection (Medwin and Clay 1998 ; Gjelland and Hedger 2013) : la houle et la pluie créent des bulles d'air qui atténuent et dispersent les signaux acoustiques émis par les marques. La création de ces bulles d'air ne se faisant que dans la partie haute de la colonne d'eau, les profondeurs du fond et de la station d'écoute jouent également sur la capacité de détection de l'appareil.

Bien qu'il soit difficile de connaître l'évolution temporelle des rayons de détection de chaque station d'écoute déployée, il est important d'avoir une estimation de ces rayons par rapport aux valeurs théoriques du constructeur. Ces estimations nous permettent d'avoir une meilleure évaluation de la zone couverte acoustiquement et doivent être prises en compte lors de l'analyse des résultats.

Dans le cadre du programme CHARC, des tests de portée ou *range test* ont été réalisés pour estimer le rayon de détection des stations en fonction de leur lieu de déploiement. Au sein de la zone d'étude, 16 tests ont été menés sur 12 sites différents sur la cinquantaine de sites équipés de station d'écoute, dont 8 à la côte (à moins de 500 m de la côte) et 8 au large (à plus de 500 m de la côte ; **Tableau 4**). Ces sites ont été répartis le long de la côte ouest et sud en privilégiant les zones battues ou exposées au vent afin de mesurer les portées dans les conditions les plus défavorables du réseau.

Tableau 4. Lieux des tests de « range » au sein de la zone d'étude.

Lieu	Code	Milieu
Boucan poste de secours	BOUCPS	Côte
Roches Noires	RONOIR	Côte
Pointe du Diable	PTDIABL1	Côte
Pointe du Diable	PTDIABL2	Côte
Etang de Saint Paul	BSTPAUL1	Côte
Etang de Saint Paul	BSTPAUL2	Côte
Saint Leu La Tortue	ST-LEU1	Côte
Saint Leu La Tortue	ST-LEU2	Côte
Cap La Houssaye	CPLH	Large
Cage Arda	ARDA (CdN)	Large
Cage Arda	Cage ARDA	Large
Large Brisant - Saint Gilles	BRBRIS	Large
Cap des Aigrettes	CPAIGR1	Large
Cap des Aigrettes	CPAIGR2	Large
Ermitage	BRERMIT	Large
Large Trois Bassin	BRTRBASS	Large

Chaque test consiste à déployer, au centre du site étudié, un chapelet de stations d'écoute composé d'une ligne mère (bout flottant) de 500 m, de 6 bouées et de 6 stations d'écoute. Le

dispositif est maintenu tendu en direction de la côte par deux ancres (**Figure 16**). Les stations d'écoute sont accrochées à la ligne mère par un avançon composé d'un fermoir et d'une drisse goudronnée de 2 m. L'intervalle de distance entre les stations varie selon le milieu : à la côte : 0, 50, 100, 150, 300 et 450 ; au large : 0, 100, 200, 300, 400, 500. Chaque station est placée à des distances différentes pour chaque test pour éviter l'effet station éventuel. Une marque acoustique « test », V16-4x (Puissance : 158 db, Fréquence : 69 kHz, intervalle d'émission : 12 secondes), est immergée au niveau de la première station d'écoute (au centre du site) à 3 m de profondeur pendant 25 à 30 minutes. Une fois le temps écoulé, les stations sont sorties de l'eau et les données sont transférées sur un ordinateur. Pour chaque site, la somme des détections est calculée par station et donc par distance par rapport à la marque acoustique. Ce nombre de détections est ensuite transformé en pourcentage par rapport au nombre de détections à l'origine (distance : 0). Le rayon de détection sur le site est alors défini par la distance maximum pour laquelle le pourcentage de détection ne descend pas en dessous de 70% (Kessel et al 2014).

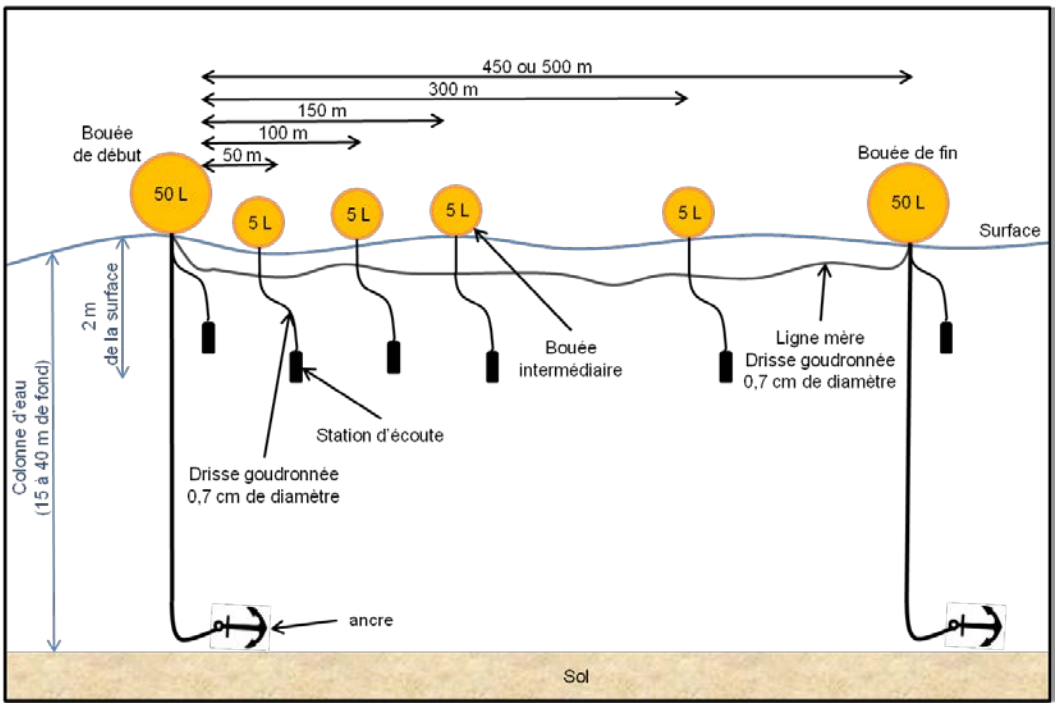


Figure 16. Schéma représentatif du déploiement des stations d'écoute pour les tests de rayon de détections des stations.

Sur les 16 tests effectués, 11 tests ont pu être analysés dont 6 à la côte et 5 au large. 5 tests (BOUCANPS, PTDIABL1, CPAIGR1, BRERMIT, BRTRBASS) n'ont pas été comptabilisés dans l'analyse due à des problèmes techniques durant le test qui n'ont pas permis de récupérer l'ensemble des données.

L'analyse des données sur les sites du large montre un rayon de détection compris entre 200 et 400 m (**Figure 17 ; Tableau 5**). L'analyse des données sur les sites côtiers met en évidence des rayons de détections plus petits qu'au large, compris entre 100 et 150 m (**Figure 18 ; Tableau 6**). La valeur maximale observée est de 300 m. Ces maximums sont deux à cinq fois plus petits que le rayon de détection théorique annoncé par les constructeurs pour une station VR2W et une marque acoustique d'une puissance de 158 dB (http://vemco.com/range-calculator/). Par contre, il se rapproche des résultats observés *in situ* lors de tests en Australie où le rayon de détection de station au large était d'environ 400 m et en Floride où le rayon de détection de stations en estuaire était de 200 m (Australie : How and de Lestang 2012 ; Floride : Heupel et al. 2006).

Les fortes valeurs des écart-types témoignent également d'une grande variation des rayons de détection au-delà de 200 m pour les stations au large et au-delà de 100 m pour les stations à la côte. Au large, ces grands écart-type séparent les tests en 2 groupes : ceux de Saint-Paul avec des rayons de détections de 400 m et ceux effectués sur Saint-Gilles avec des rayons de détections estimés deux fois plus petits. A la côte, aucun groupe ne se distingue vraiment, bien que comme pour les stations du large, la station de la baie de Saint-Paul a le plus grand rayon de détection. En plus d'une forte variation selon les lieux du test, la présence de réplicas sur les sites de la baie de Saint-Paul et de Saint-Leu met en évidence une variation du rayon de détection dans le temps. A Saint-Paul, lors du second test, on a ainsi observé un rayon de détection deux fois plus petit que lors du premier test. Cette grande variation des rayons de détections en fonction des sites est observée dans la majorité des études à travers le monde (Lacroix and Voegeli 2000 ; Clements et al. 2005 ; How and de Lestang 2012 ; Gjelland and Hedger 2013 ; Mathies et al. 2014). Les auteurs ont étudié l'influence des facteurs environnementaux sur cette variation et mis en évidence le rôle majeur de certains d'entre eux sur le rayon de détection : le type de milieu dans lequel est déployé la station : en milieu côtier, notamment en présence de roches et/ou de récifs, le rayon de détection est plus petit qu'au large ; plus la salinité diminue, plus le courant est fort, plus la taille de la houle est importante et plus il y a de matière en suspension, plus le rayon de détection est faible. L'effet de la température de l'eau semble plus incertain avec des résultats différents selon les études (une augmentation de la température augmente le taux de détection : Heupel et al. 2006 ; pas d'effet de la température : Gjelland and Hedger 2013). En Géorgie (USA), Mathies et al. (2014) ont également montré une variation saisonnière du rayon de détection expliquée par les variations de vent et de courant en fonction des saisons. Enfin, Heupel et al. (2006) ont aussi observé un effet des activités anthropiques avec une variation du rayon de détections lié à

l’intensité du trafic maritime. Nos résultats concordent avec ces analyses et tendent à confirmer que les différences entre la valeur théorique et observée lors de nos tests pourraient s’expliquer par des conditions environnementales particulières qui diminuent fortement le rayon de détection. Nous n'avons pas effectué de mesures précises de ces facteurs au cours des expériences pour déterminer quels facteurs seraient prépondérants par contre, les différences entre les tests au large et à la côte indiquent bien que le niveau de bruit ambiant plus élevé à la côte du fait des vagues et des activités de broutage des poissons coralliens a un impact important sur ce rayon de détection. En effet les stations sont équipées d'un contrôle automatique de gain qui ajuste le niveau de la réception en fonction du niveau du signal d'entrée. Ainsi, les stations réduisent leur sensibilité lorsque le bruit ambiant est trop fort et du coup réduisent leur portée.

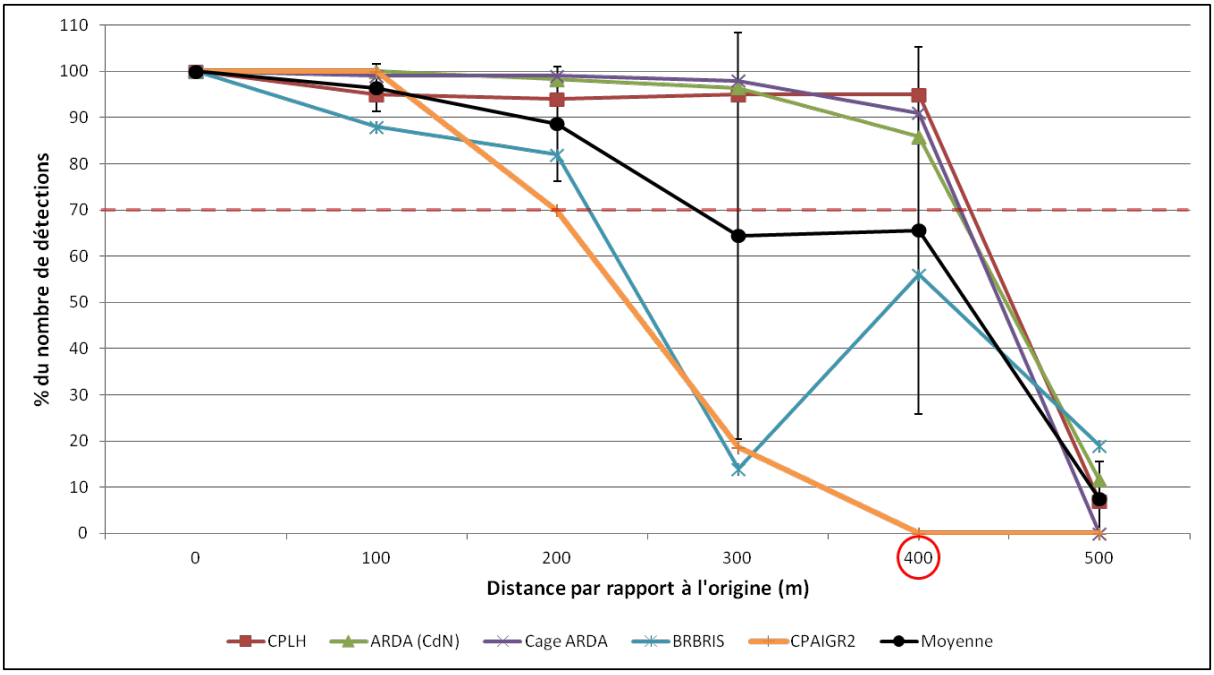


Figure 17. Fréquence du nombre de détections (%) en fonction de la distance sur les sites du large. La ligne horizontale rouge en pointillés représente le seuil en dessous duquel le % de détections est sous-estimé. Les barres noires représentent l’écart-type de la moyenne. La distance entourée en rouge est la plus grande valeur de rayon de détection observée.

Tableau 5. Nombre de détections (en %) en fonction de la distance à la marque test sur les sites du large. Les valeurs en rouge marquent la distance maximale pour laquelle le pourcentage de détection ne descend pas en dessous de 70%.

	Distance à la marque test (m)	0	100	200	300	400	500
Zone de tests	CPLH	100	95	94	95	95	7
	ARDA (CdN)	100	100	98	96	86	12
	Cage ARDA	100	99	99	98	91	0
	BRBRIS	100	88	82	14	56	19
	CPAIGR2	100	100	70	19	0	0
	Moyenne	100	96	89	64	66	8
	EC	0	5	12	44	40	8

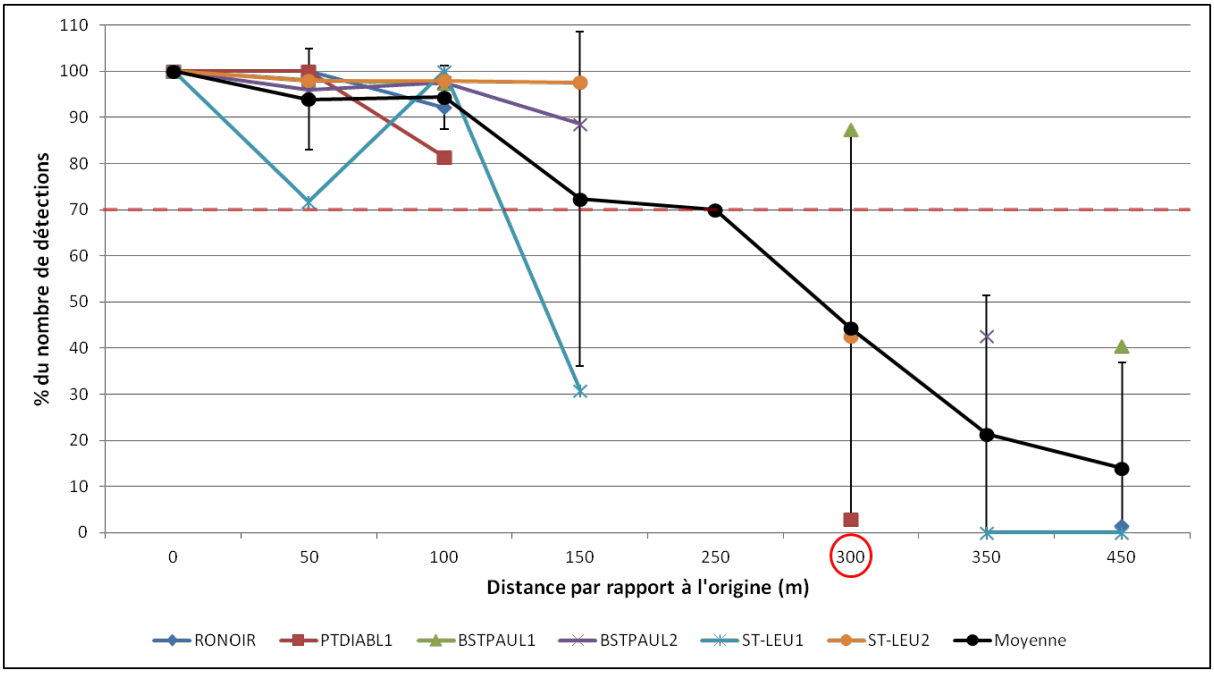


Figure 18. Nombre de détections (en %) en fonction de la distance sur les sites côtiers. La ligne horizontale rouge en pointillés représente le seuil en dessous duquel le % de détections est sous-estimé. Les barres noires représentent l'écart-type de la moyenne. La distance entourée en rouge est la plus grande valeur de rayon de détection observée.

Tableau 6. Nombre de détections (en %) en fonction de la distance à la marque test sur les sites côtiers. Les valeurs en rouge marquent la distance maximale pour laquelle le pourcentage de détection ne descend pas en dessous de 70%.

	Distance à la marque test (m)	0	50	100	150	250	300	450
Zone de tests	RONOIR	100	100	92		70		2
	PTDIABL1	100	100	81			3	
	BSTPAUL1	100	98	97			87	40
	BSTPAUL2	100	96	98	89			
	ST-LEU1	100	72	100	31			0
	ST-LEU2	100	98	98	98		43	
	Moyenne	100	94	94	72	70	44	14
	EC	0	11	7	36	NA	42	23

5.3.3. Prise en compte des biais liés aux variations des portées acoustiques

Pour pallier aux biais de détection des stations (variations côte/large et individuelles) qui peuvent s'avérer importants selon la zone d'étude considérée, nous avons appliqué une méthode de calcul qui permet de transformer les données de détection en une nouvelle variable qui prend en compte une partie ou la totalité de cette variabilité : le temps de présence ou CRT pour "Continuous Residence Time") qui constitue une visite (Otha and Kakuma 2005 ; Soria et al 2009 ; Jacoby et al 2012 ; Capello et al. 2015). Le temps de présence est défini comme la durée pendant laquelle un animal marqué est détecté en continu sur une station d'écoute spécifique. Il est calculé selon un paramètre : le Maximum Blanking Period (MBP). Le MBP est le temps maximum qu'il peut y avoir entre deux détections successives pour qu'elles constituent une même visite. Au-delà de cette période, la première détection constitue la fin d'une visite et la détection suivante en initie une nouvelle. Dans cet intervalle temps, si deux détections sont successives mais sur deux stations différentes, la même séparation est réalisée. En faisant varier ce paramètre, on peut ainsi prendre en compte la variation théorique du rayon de détection dans l'espace et dans le temps (**Figure 19**). Dans cette étude à partir des recommandations effectuées par Capello et al. (2015), nous avons choisi un MBP de 1 h. Le MBP de 1 h correspond à l'échelle spatiale de la zone d'étude et aux comportements de déplacement des requins qui peuvent faire plusieurs dizaines de kilomètres par jour (Bonfil et al. 2005 ; Daly et al. 2014 ; Lea et al. 2015). De plus, dans notre étude, il est important de pouvoir mesurer l'effet des périodes du nycthémère et il n'est donc pas envisageable d'utiliser un MBP très long (de 12 heures ou plus).

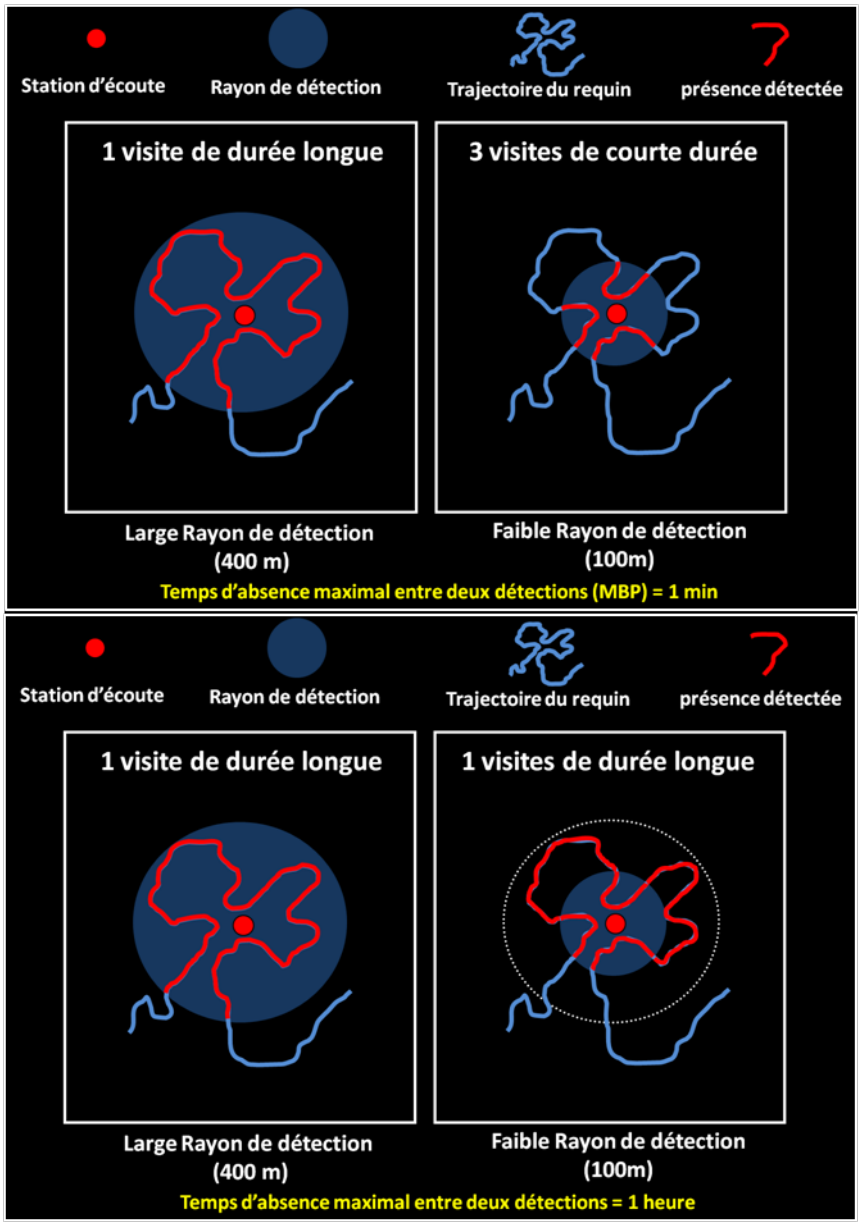


Figure 19. Schéma théorique expliquant comment la même trajectoire d'un requin sur deux stations à rayons de détection différents peut entrainer deux modes de représentation distincts des temps de présence. Dans le cas exposé, la prise en compte d'un temps d'absence (MBP) d'une heure permet d'estimer des temps de présence identiques quel que soit le rayon de détection.

6 Prétraitements de la base de données acoustiques

6.3 Caractérisation de la période de l'étude

Comme il a été décrit dans les parties précédentes, les campagnes de marquage et les périodes de déploiement des stations d'écoutes ont été relativement longues et/ou discontinues dans le temps. Ainsi, le nombre de requins marqués et de stations déployées n'ont pas cessé d'évoluer tout au long de l'étude (**Figure 20**). Afin de limiter la présence de biais dans les analyses, il

est important de définir une période pendant laquelle ces deux paramètres sont les plus élevés d'une part et les plus stables d'autre part.

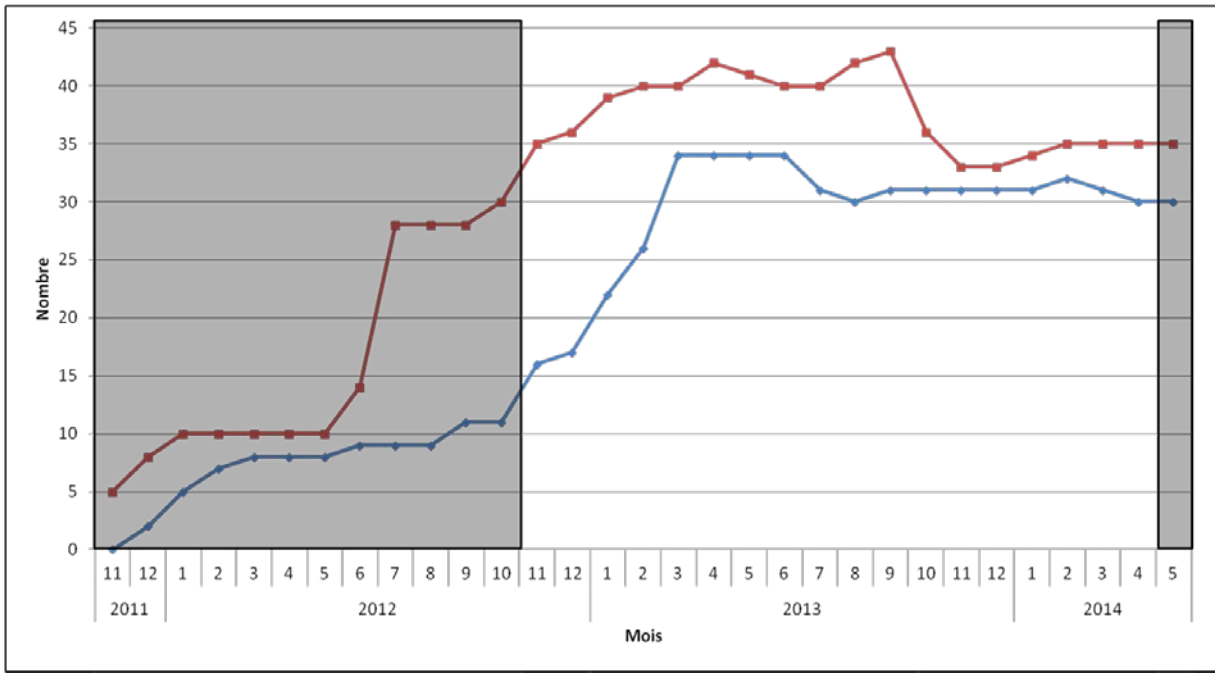


Figure 20. Nombre de requins marqués et de stations déployées par mois entre 2011 et 2014. En bleu, le nombre de requins bouledogue marqués (N=37), et en rouge, le nombre de stations d'écoute déployées et opérationnelles (N=57). Période d'étude en non grisée.

La période prise en compte dans cette étude est de 18 mois (546 jours), de novembre 2012 à avril 2014 (**Figure 20**). La date de début correspond à la période où l'ensemble des stations de la bande côtière de l'ouest a été déployé. La dernière récupération de données en mai 2014 s'est effectuée tout au long du mois suite aux mauvaises conditions météorologiques et marines. Certaines stations ont été relevées en début de mois et d'autres en fin. Ce dernier mois n'est donc pas pris en compte dans l'étude.

6.4 Stations d'écoute et requins marqués pris en compte dans l'étude

Au cours de cette période, un total de 41 stations d'écoute a été pris en compte. Si l'on considère la surface de la zone d'étude (estimée à 160 km^2) et la surface moyenne de couverture acoustique d'une station (en moyenne de 0,3 km^2), la surface totale d'écoute acoustique est de 12 km^2, soit 8% de la zone d'étude.

Le nombre mensuel moyen de stations d'écoute déployées est de 35 ±2 stations avec un minimum de 32 stations entre octobre et décembre 2013 et un maximum de 39 stations en

septembre 2013. Au total, 35 requins bouledogue sont suivis sur cette période. Le nombre mensuel moyen de requins détectables est de 29 ±5 requins avec un minimum de 16 requins en novembre 2012 et un maximum de 34 de mars à juin 2013. Il faut noter que le nombre de requins détectables par mois n'atteint jamais son maximum de 35. Ceci s'explique par le fait que certains requins ne sont pas détectables sur l'ensemble de la période : la marque de certains requins marqués en 2011 ou début 2012, s'est arrêtée d'émettre en juin-juillet 2013 et d'autres requins n'ont été marqués qu'en septembre 2013.

6.5 Stations d'écoute et requins marqués non pris en compte dans l'étude

Il a été choisi de ne pas inclure les stations « pélagiques » dans cette étude. Cette catégorie de station est sous-représentée en nombre par rapport aux stations « côtières » et « larges ».
Au cours de la période d'étude, le réseau a subi des changements suite aux tests de *range* et aux pertes de stations. Suivant le résultat de ces tests, 3 stations (TDBOUC, CHEM et PAINDESUC) ont été enlevées car leurs champs de détection étaient trop faibles ou recouvraient celui d'une autre station. La perte des stations est le plus souvent liée à deux phénomènes : l'ensevelissement des corps morts ou la disparition des bouées de délimitation de la Réserve Naturelle Marine. Après les saisons cycloniques, plusieurs bouées de la Réserve ont disparues et plusieurs corps morts ont été soit ensevelis ou déplacés conduisant à la perte soit de la bouée de repérage soit de la station d'écoute. Au total, 14 stations ont été perdues au cours de l'étude. La station de Large Saint-Gilles (LASTGIL) n'a pas été prise en compte dans les analyses car seulement 6 mois de données ont pu être collectés (entre juin et décembre 2012). Les stations déployées dans cette zone ont été perdues à trois reprises. La station située au nord de la Pointe au Sel (PTSELND) a également été retirée des analyses car elle a été perdue en décembre 2012 suite à un cyclone. Seulement 5 mois de données ont été récupérés (entre juillet et décembre 2012). La station du large Sec Saint Gille (CM-LSGS) n'a jamais été retrouvée et aucune donnée n'est disponible pour la zone. Pour finir, la station du large de l'étang de Saint-Paul (CM-CLESP) n'a pas non plus été prise en compte car elle n'a été déployée que 3 mois avant la fin de la période d'observation.

6.6 Création des bases de données acoustiques

La base de données nécessite un prétraitement avant de pouvoir être analysée. Une station d'écoute enregistre tous les signaux acoustiques de 69 kHz émis dans son rayon de détection par une marque acoustique mais également par d'autres sources émettrices. Les animaux marins (comme les dauphins), les bateaux, le bruit des vagues sur les structures environnantes (i.e. bouées de la Réserve) peuvent produire des signaux sonores sur la même fréquence. Ainsi, les conditions environnementales et la distance du requin marqué à la station influence la qualité du signal sonore. Il est également possible qu'un signal envoyé par un requin marqué soit enregistré sous un code différent, existant ou non, du fait des phénomènes de collisions de signaux. La base de données brutes contient donc un nombre plus ou moins grand de fausses détections et de biais.
Afin de les supprimer ou tout au moins de limiter leurs effets, deux opérations sont réalisées : la première consiste à enlever tous les codes inconnus. La première opération supprime de la base de données les détections « isolées ». La deuxième supprime les détections « doubles » : si l'intervalle de temps entre deux détections d'une même marque est inférieur à l'intervalle d'émission minimum, la deuxième détection est supprimée.

La base de données ainsi obtenue constitue la base de données « détections ». Le nombre important de détections rend cependant encore difficile l'exploitation et l'interprétation des résultats à partir de ces données. Pour mettre en évidence les informations nécessaires pour répondre aux différentes questions posées, les détections sont utilisées pour calculer deux nouvelles variables : le nombre de visites et le temps de présence ou la durée estimée d'une visite. Comme expliqué précédemment, cette méthode permet de limiter les biais liés à la variabilité spatiale et temporelle des rayons de détection des stations d'écoute et à l'hétérogénéité des puissances des marques acoustiques utilisées. Pour rappel, une visite est définie comme la durée pendant laquelle un requin marqué est détecté en continu sur une station d'écoute spécifique. Si un MBP de 24 h est souvent utilisé pour étudier les comportements à grande échelle spatiale et temporelle (Soria et al 2009 ; Robert et al 2013), les études à fine échelle favorisent un MBP de 1 h (Dagorn et al. 2007 ; Capello et al. 2013 et 2015).

A partir de cette nouvelle base de données des visites, leur nombre, leur durée et la somme des temps de présence, le nombre de requins détectés, la moyenne des temps de présence et le

coefficient de variation de ces temps de présence, sont calculés par station, par jour et par requins marqués. En fonction des analyses, ces différents facteurs sont pondérés soit par le nombre de requins détectables (i.e. requins marqués dont les marques émettent encore), soit par le nombre de stations déployées (=stations déployées – stations perdues), soit par les deux paramètres en même temps. Cette pondération permet de prendre en compte les variations résiduelles spatiales et temporelles du nombre de requins marqués et de stations déployées.

Ainsi, l'ensemble des résultats présentés dans les chapitres suivant repose sur l'analyse de 4 bases de données :

- La base de données de la campagne de captures (Chapitre 3)
- La base de données des requins marqués (Chapitre 3)
- Deux bases de données acoustiques :
    - La base de données « détections » (Chapitre 4)
    - La base de données « temps de présence » (Chapitre 4 et 5)

Chapitre 3. Taux de captures et structure de taille de la population de requins bouledogue étudiée.

1. Introduction

Ces dernières années, le suivi des populations des requins côtiers (requins marteaux (*Sphyrna lewini* et *mokarran* ; requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) ; requin gris (*Carcharhinus amblyrhynchos*) ; requins pointes noires (*Carcharhinus melanopterus*) ; requin blanc (*Carcharodon carcharias*) ou encore le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*)) est devenu une problématique importante pour de nombreux pays à travers le monde. Ceci s'explique par deux phénomènes observés dans la plupart des régions du monde : un déclin plus ou moins marqué des populations de requins côtiers et un nombre d'attaques sur l'homme en augmentation (Punt and Walker 1999 ; Otway et al. 2004 ; Baum and Blanchard 2010 ; Harry et al. 2016).

Dans le nord-ouest de l'océan Atlantique, plusieurs études ont montré une forte baisse de la taille des populations des requins côtiers (Shepherd and Myers 2005 ; Baum and Blanchard 2010). Dans le sud de l'Australie, plusieurs populations de requins côtiers ont également fortement diminuées ces dernières décennies (Punt and Walker 1998 ; Otway et al. 2004 ; Harry et al. 2016) tout comme en Afrique du Sud, notamment sur les côtes du Kwazulu Natal (Dudley and Simpfendorfer 2006). Le déclin des populations de grands prédateurs côtiers peut avoir de forts impacts sur l'ensemble des écosystèmes côtiers, de la perte de l'effet de régulation sur les populations des autres espèces de l'écosystème, en passant par la diminution de la pression sélective chez les populations de proies, le changement des interactions interspécifiques ou encore des modifications de comportements chez certaines espèces (Myers et al. 2007 ; Heithaus et al. 2008 ; Ferretti et al. 2010).

Par ailleurs, ces 20 dernières années, il a été observé un nombre croissant d'attaques de requin sur l'homme (cf. Introduction ; ISAF 2016). Cette augmentation des attaques a souvent eu pour conséquence la mise en place de programmes de pêche pour réguler la présence de requins dans les eaux côtières où il y a des activités humaines (en Australie, le « *shark control programs of New South Wales and Queensland* » et en Afrique du Sud, « *shark control program of Kwazulu Natal* », Dudley 1997 ; au Brésil, le « *Shark Monitoring Program of Recife* » (SMPR), Hazin and Afonso 2013 ; à La Réunion, CAPREQUIN 1 et 2, Guyomard et al. 2014). Un des paramètres essentiels pour estimer l'impact de ces programmes de régulation est de connaître au préalable la taille de la population de l'espèce de requin ciblée pour estimer son évolution en fonction des pêches. L'estimation du nombre d'individus dans une population se fait généralement à travers des méthodes de marquages et recaptures (Petersen 1896). Le principe de ces méthodes est de pêcher et d'effectuer un marquage à l'œil nu (par

ex. marque plastique externe) sur les individus avant de les relâcher. Lors d'une deuxième campagne de pêche, la proportion d'individus capturés pour la première fois et ceux recapturés (identifiés par leur marque externe) est alors utilisée dans un modèle d'estimation de population. Le nombre et la localisation des campagnes de pêche dépendent de la méthode suivie (Schnabel 1938, Schumaker et Eschmeyer 1943). Ces méthodes d'estimations ne peuvent se faire que sous-certaines conditions : les campagnes de pêche (notamment la deuxième dédiée aux recaptures) doivent être réparties sur une grande fraction de l'aire de distribution de l'espèce, il ne doit pas y avoir de perte des marques sur les individus marqués (ou faire une estimation du taux de perte des marques ; « tag shedding rate ») et tous les individus doivent avoir la même probabilité de capture.

En milieu marin, un des indices d'abondance les plus utilisés dans l'étude des populations exploitées est la capture par unité d'effort (CPUE), c'est-à-dire le nombre ou la biomasse d'individus capturés en fonction de l'effort de pêche qui a généré ces captures (Quinn and Deriso 1999). L'utilisation des CPUE pour le suivi de l'abondance des populations se base sur le postulat que l'évolution des indices d'abondance reflète celle de la population réelle (Maunder and Punt 2004). Pour mettre en évidence des tendances, il faut utiliser des séries chronologiques de capture et d'effort (et de variables qui peuvent influer sur l'abondance et la capturabilité) sur des périodes suffisamment longues (si possible décennales). Par exemple, Carlson et al. (2012) ont étudié l'évolution du statut des populations de 4 espèces de requins sur une période de 15 ans. Froeschkle et al (2012), ont étudié l'évolution de la population de requins bouledogue au Texas en utilisant des données sur 35 ans. Si la majorité des études se concentre sur l'évolution pluriannuelle de la taille des populations, certaines utilisent le même indice d'abondance à plus fine échelle pour étudier la répartition spatiale et temporelle de l'espèce ciblée. En Floride, une étude sur des CPUE mensuelles de requins bouledogue a mis en évidence une variation saisonnière de la présence de ces requins à la côte (Hammerschlag et al. 2012).

L'étude seule des CPUE est cependant insuffisante pour déterminer avec précision la tendance démographique d'une espèce donnée (Baum and Blanchard 2010). Ces études sont donc le plus souvent couplées avec une analyse de la structure de taille des individus capturés (McClenachan 2009). Par exemple, des CPUE et une taille moyenne en augmentation implique un accroissement de la taille de population. A l'inverse, des CPUE en augmentation mais une taille moyenne en diminution indique un rajeunissement de la population et à plus ou moins long terme une baisse de la taille de population.

La CPUE est reliée à l'abondance par un facteur de proportionnalité, la capturabilité :

$$CPUE = q \cdot B$$

avec q est la capturabilité et B est la biomasse

La capturabilité relie l'effort de pêche au taux de capture selon la définition suivante : la capturabilité d'un stock est la probabilité d'être capturé pendant une unité de temps, par un effort de pêche nominal, pour un poisson pris par hasard dans le stock (Gascuel 1995). La capturabilité dépend essentiellement de deux facteurs, l'un d'ordre biologique : la disponibilité du poisson ciblé et l'autre d'ordre humain : la puissance de pêche globale. La disponibilité du poisson est définie par sa vulnérabilité (correspond aux interactions des poissons avec les engins de pêche) et par son accessibilité (taux de présence dans la ou les zones de pêche). La puissance de pêche globale quantifie l'ensemble des facteurs liés aux pêcheurs, qui contribuent à ce qu'un effort de pêche aboutisse à un nombre de captures plus ou moins important. On distingue généralement l'efficience de pêche globale (capacité à trouver le poisson accessible) et la puissance de pêche locale (capacité à capturer le poisson accessible). Si en condition réelle, ces paramètres sont souvent difficiles à déterminer, il ne faut pas négliger ces notions lors de l'interprétation des CPUE.

Dans ce chapitre, nous avons étudié la répartition spatiale et temporelle des CPUE des requins bouledogue capturés durant la campagne de marquage du programme CHARC. Aucune donnée de pêche n'étant disponible à La Réunion sur cette espèce avant 2011, le but de cette étude était de définir la répartition spatiale et temporelle des requins bouledogue sur la côte ouest de La Réunion au travers de l'étude des CPUE. A plus long terme, ces données pourront servir à déterminer l'évolution des captures de requins bouledogue dans les eaux réunionnaises, aux niveaux quantitatif (nombre de captures) et qualitatifs (caractéristiques des requins pêchés, tailles et poids), l'évolution spatio-temporelle des captures (variations saisonnières et inter-annuelles). Dans un deuxième temps, la structure par taille des individus capturés a été étudiée afin de déterminer le ou les stades de maturité des individus capturés dans les eaux réunionnaises. L'analyse du nombre de femelles et de mâles, couplée à la structure par taille des individus permet de définir les caractéristiques bio-morphologiques de la population de requins bouledogue étudiée et ses particularités par rapport aux autres populations observées dans le monde.

2. Matériels et Méthodes

2.1. Effort de pêche

La grande taille de la zone d'étude n'a pas permis d'échantillonner l'ensemble de la zone d'étude à chaque sortie. Celle-ci a donc été divisée en 7 zones de pêches définies en fonction de la distance au port de départ (Saint Gilles, Saint Leu ou Saint Pierre) et de l'autonomie des bateaux utilisés (de pêche et de marquage) (**Tableau 7**). Aucune distinction côte/large n'a été prise en compte au sein des zones de pêche. Afin d'étudier l'échantillonnage réalisé, un effort de pêche par zone et par technique de pêche est déterminé, pour chaque jour de pêche, en multipliant le nombre d'hameçons utilisés par le nombre d'heures durant lesquelles ils étaient en pêche. La somme de ces efforts de pêche constitue l'effort de pêche total dans la zone d'étude. La répartition spatiale de l'effort de pêche est décrite sous forme de pourcentage d'effort de pêche par zone, obtenu en divisant l'effort de pêche d'une zone par l'effort de pêche total. De même, les efforts de pêche par techniques de pêche sont comparés en utilisant le pourcentage d'effort de pêche d'une technique par rapport à l'effort de pêche total. L'évolution de l'effort de pêche au cours du temps est étudiée en comparant les efforts de pêche mensuels toutes techniques de pêche confondues.

Tableau 7. Zones de pêche.

Zone de pêche	Limite Nord	Limite Sud	Port de départ
Saint Paul	Le Port	Cap La Houssaye	Saint Gilles
Boucan Canot	Cap La Houssaye	Cap des Aigrettes	Saint Gilles
Saint Gilles	Cap des Aigrettes	Saline-les-Bains	Saint Gilles
Trois Bassins	Saline-les-Bains	Pointe des Châteaux	Saint Gilles/Saint Leu
Saint Leu	Pointe des Châteaux	Les Avirons	Saint Leu
Etang Salé	Les Avirons	Saint Louis	Saint Leu
Saint Pierre	Saint Louis	Pointe Rivière d'Abord	Saint Pierre

2.2. Bilan des captures et des marquages

Pour chaque jour de pêche, le nombre de captures de requins bouledogue est calculé par zones et par techniques de pêche. L'influence de l'effort de pêche sur le nombre de captures par zone est étudiée à travers l'analyse des coefficients de corrélation de Spearman (test non-

paramétrique) entre l'effort de pêche et le nombre de captures (total, par zone et par technique de pêche).

La variabilité spatiale et temporelle des captures est étudiée à travers celle des CPUE. Les CPUE par jour, par zone et par technique de pêche sont obtenues en divisant le nombre de requins capturés par l'effort de pêche. Pour éviter des valeurs ayant trop de décimales, les résultats sont présentés en nombre de requins capturés par 100 hameçons.heure. Dans la cadre de ces analyses, les différentes techniques de pêche ne sont pas prises en compte. Les CPUE par jour et par zone représentent le taux de capture global de la zone ce jour là, toutes techniques de pêche confondues. Les CPUE par mois sont obtenus en faisant la moyenne des CPUE par jour sur l'ensemble du mois. La variabilité des CPUE par zone et par mois est étudiée en utilisant des tests non paramétriques d'analyses de la variance (tests de Kruskal Wallis) et des tests Post hoc (test de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner).

Le bilan des marquages est décrit en %, obtenu en divisant le nombre de requins bouledogue marqués par le nombre total de requins bouledogue capturés.

2.3. Bio-morphologie : sexe ratio et taille des individus

Du fait que le sexe et la taille des requins capturés et relâchés sans marquage n'ont pas pu être enregistrés, seuls les requins capturés et marqués ont été pris en compte dans cette analyse. L'équilibre du rapport Femelle/Mâle a été étudié pour les individus adultes à l'aide d'un test du Khi-deux d'indépendance par rapport à une population théorique uniformément répartie entre femelles et mâles. La taille des individus en fonction du sexe est comparée à l'aide du test de rangs non paramétriques de Mann & Whitney. La taille des individus par sexe est également comparée à la taille de première maturité et la taille moyenne des individus adultes observés ailleurs dans le monde (Afrique du Sud, Australie, Etat-Unis,…). Cette analyse permet de décrire le stade de maturité des individus marqués et ainsi de définir le potentiel reproducteur de la population suivie. La taille de première maturité des femelles requins bouledogue est de 200 cm Lt et de 190 cm Lt chez les mâles (Brandstetter et Stiles 1987 ; Cruz-Martinez et al. 2004 ; Natanson et al. 2014). La taille moyenne observée à travers le monde est définie à 240 cm Lt (Snelson 1984; Branstetter and Stiles 1987; Cruz-Martinez et al. 2004; Carlson et al. 2010).

Toutes les analyses ont été faites avec le logiciel Statistica 6.1 (StatSoft Inc.). Le seuil de significativité de tous les tests statistiques a été défini pour p=0,05.

3. Résultats

3.1. L'Effort de pêche

Entre novembre 2011 et janvier 2014, 99 sorties en mer ont été réalisées dont 74 dans le cadre du programme CHARC et 25 dans le cadre de la collaboration avec le CRESSM, la LRS et le programme WEST. La durée moyenne des sorties était de 8,9 ± 3,9 h avec un minimum de 4,5 h et un maximum de 32,5 h. L'ensemble des sorties en mer représente un effort de pêche de 6404 hameçons déployés sur 1186 heures en pêche. L'effort de pêche était deux fois plus important le jour que la nuit (790 heures de pêche le jour et 395 heures de pêche la nuit).
Si toutes les zones de pêche ont été échantillonnées au moins une fois, les efforts de pêche les plus importants ont été réalisés dans les zones de Saint-Gilles et Saint-Paul (**Figure 21**). Les efforts de pêche dans les zones au sud de Saint Gilles ont été les plus faibles avec des valeurs représentant moins de 10% de l'effort total. Les trois techniques de pêche ont été utilisées au moins une fois dans chaque zone de pêche, excepté à l'Etang Salé et à Saint Pierre où la palangre horizontale de surface n'a pas été utilisée (**Figure 21**). L'effort de pêche des différentes techniques a été variable dans l'ensemble de la zone d'étude et au sein des différentes zones de pêche. La palangre horizontale de fond, avec un peu moins des 2/3 de l'effort de pêche total, a été la technique la plus utilisée dans l'ensemble des zones de pêche excepté à Boucan Canot et à Saint-Leu. La palangre horizontale dérivante de surface représente un peu plus d'1/4 de l'effort de pêche total et a été majoritairement utilisée à Boucan Canot et à Saint Paul. La palangre verticale a été la technique la moins utilisée (moins de 1/10 de l'effort de pêche total), excepté à Boucan Canot où elle représente la technique la plus utilisée. Elle a souvent été déployée en même temps qu'une autre technique et/ou à des endroits difficilement accessibles aux deux autres techniques, comme les zones récifales peu profondes de Boucan Canot. Il est en effet dangereux de déployer des engins de pêche trop grands et/ou difficilement manœuvrables en milieu récifal car un ou plusieurs avançons peuvent s'accrocher dans les massifs coralliens. Cela peut entrainer la casse ou la perte de matériel ou la mort à l'hameçon d'un poisson qui a coincé l'avançon dans une patate de récif

et ne peut plus bouger pour s'oxygéner. Saint-Leu est la seule zone où les trois techniques ont été utilisées de manière équivalente.

L'effort de pêche n'a pas été constant au cours du temps. Si au moins une sortie a été réalisée chaque mois, l'effort de pêche a été plus important au cours des mois de mars, mai, octobre, novembre et décembre (**Figure 22**). Cette variation temporelle de l'effort de pêche est principalement due aux conditions marines et météorologiques au cours de la campagne de marquage. Au cœur de l'hiver austral (juin, juillet et aout), les houles australes et d'alizés rendent régulièrement l'océan impraticable pour des opérations de marquage. De même, les mois de janvier et février sont souvent des périodes marqués par des houles cycloniques empêchant toute sortie en mer.

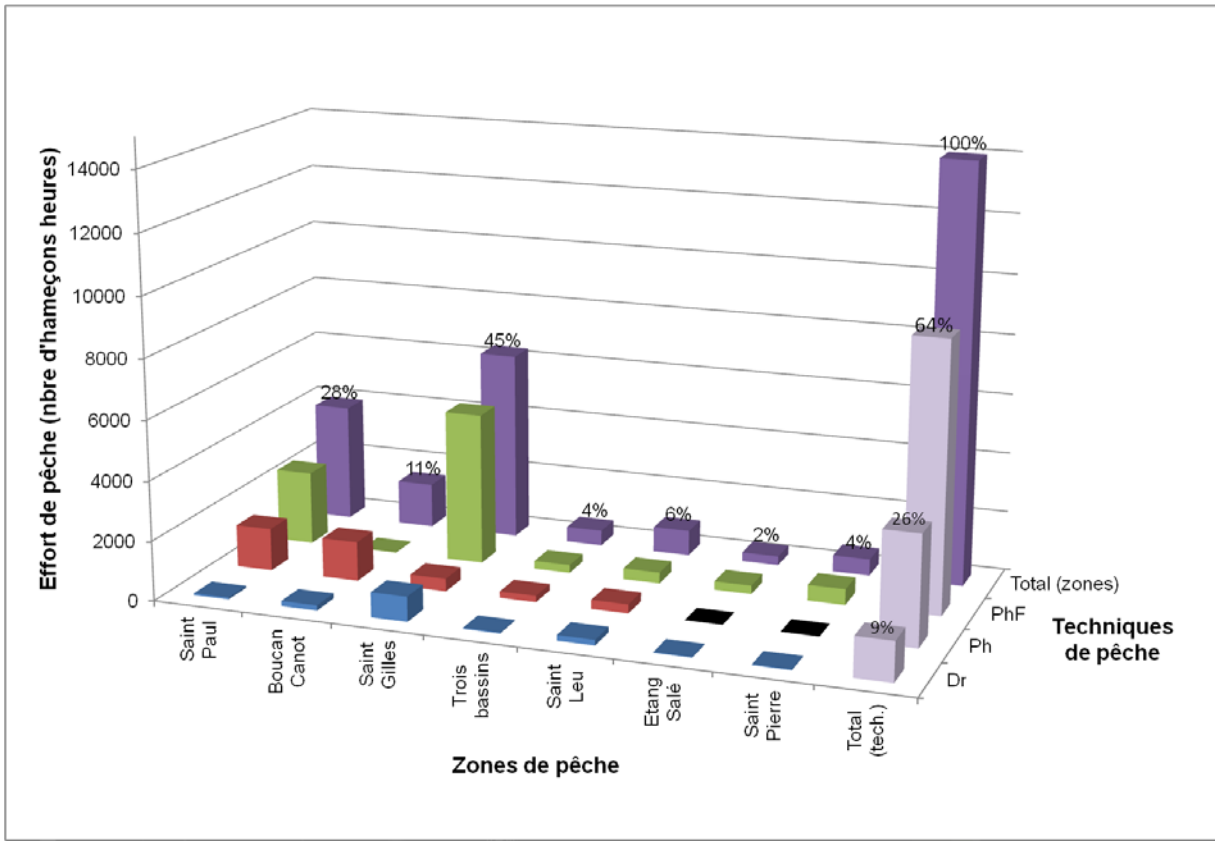


Figure 21. Répartition spatiale de l'effort de pêche en fonction des techniques employées.
En noir : technique de pêche non utilisée dans la zone
PhF : Palangres horizontales de fond ; Ph : Palangres horizontales dérivante de surface ; Dr : Palangres verticales

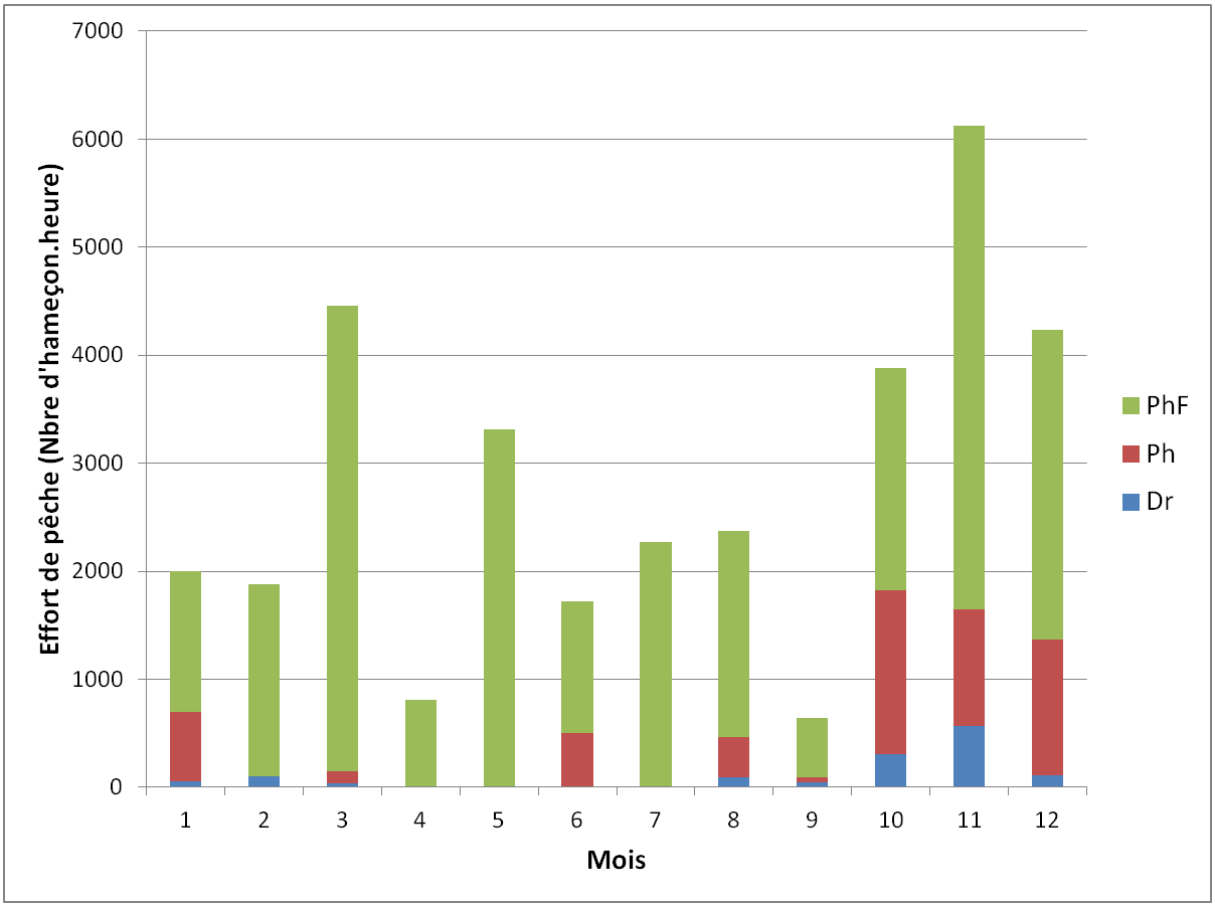


Figure 22. Répartition mensuelle de l'effort de pêche en fonction des techniques employées.
PhF : Palangres horizontales de fond ; Ph : Palangres horizontales dérivante de surface ; Dr : Palangres verticales

3.2.Bilan des captures et des marquages

3.2.1. Bilan des captures

Au cours des 99 sorties en mer, 43 requins bouledogue ont été capturés (**Figure 23**). Au moins un requin bouledogue a été capturé dans chaque zone excepté à Boucan Canot et à Saint-Leu où aucune prise n'a été réalisée. La majorité des requins bouledogue a été capturée à Saint Gilles (58% des captures de requins bouledogue). La deuxième zone avec le plus de captures est Saint-Pierre suivi de Saint-Paul (respectivement : 19% et 14% des captures de requins bouledogue). Dans les deux zones restantes, Trois Bassins et Etang Salé, le nombre de captures est faible (respectivement : 7% et 2% des captures de requins bouledogue). La moitié des requins ont été capturé en première partie de nuit (entre 19h00 et 00h00). L'autre moitié des requins ont été capturé en fin d'après-midi (18% ; entre 15h00 et 16h00) et au crépuscule (29% ; entre 17h00 et 18h00). La technique ayant produit le plus grand nombre de captures est la palangre horizontale de fond avec 86% des requins bouledogue capturés. Les autres

requins bouledogue ont été capturés sur des palangres verticales (14% des captures de requins bouledogue). Aucun requin bouledogue n'a été capturé avec la palangre horizontale dérivante de surface.

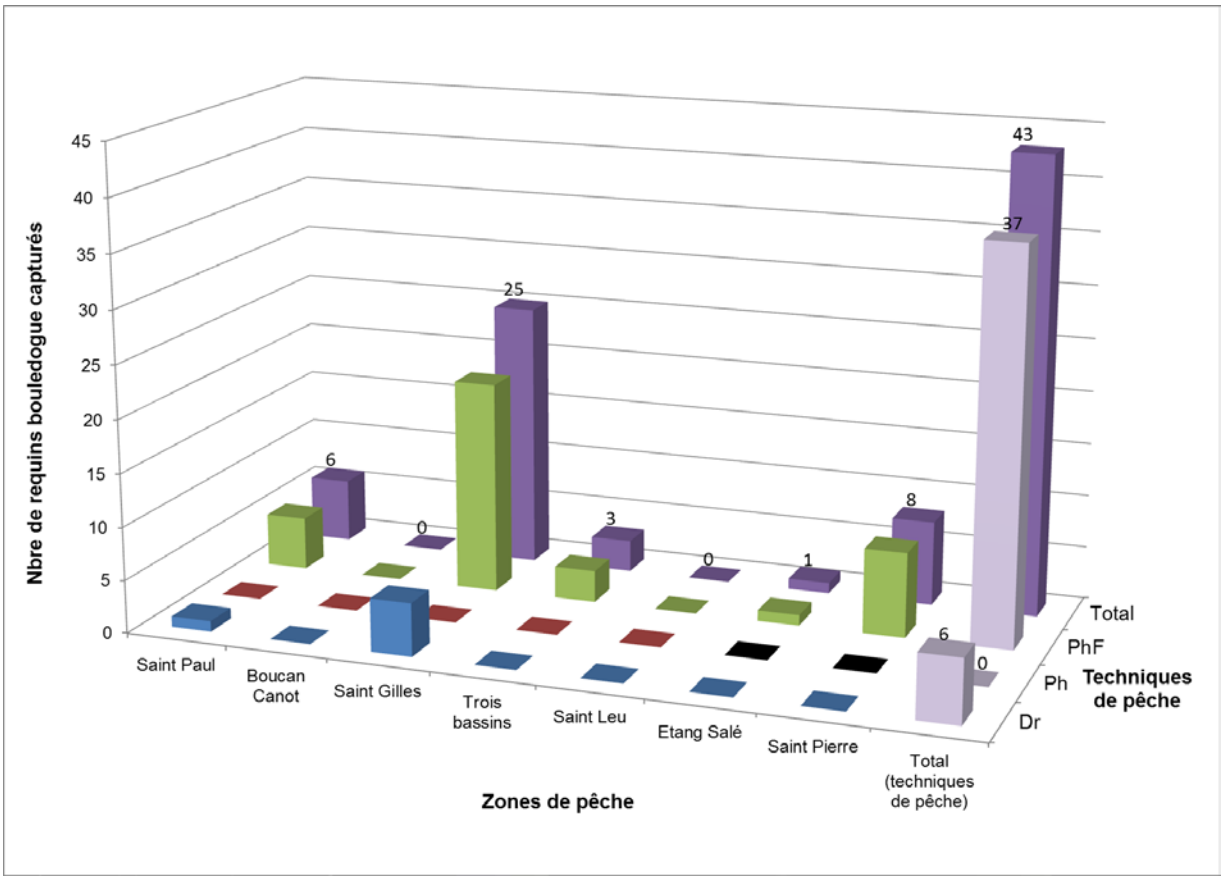


Figure 23. Répartition spatiale des captures de requins bouledogue (N=43) en fonction des techniques de pêches utilisées.

L'étude montre qu'il n'y a pas de corrélation significative entre l'effort de pêche dans une zone et le nombre de captures de requins bouledogue dans cette zone (N=7, test de corrélation de Spearman : Rho=0,3424 ; p>0,05 ; **Figure 24**). Par contre, il existe une forte corrélation positive entre les captures de requins bouledogue dans une zone et l'effort de pêche des palangres horizontales de fond dans cette zone (N=7, test de corrélation de Spearman : Rho=0,7748 ; p<0.05). Les corrélations entre le nombre de requins bouledogue capturés et l'effort de pêche des deux autres techniques de pêche sont faibles et non significatives (N=7, test de corrélation de Spearman : palangre verticale : Rho=0,0180 ; palangre horizontale dérivante de surface : Rho=0,2052 ; p>0.05). Ainsi, la distribution spatiale des captures de requins bouledogue est fortement liée à l'effort de pêche de la palangre horizontale de fond dans chaque zone et non à l'effort de pêche total.

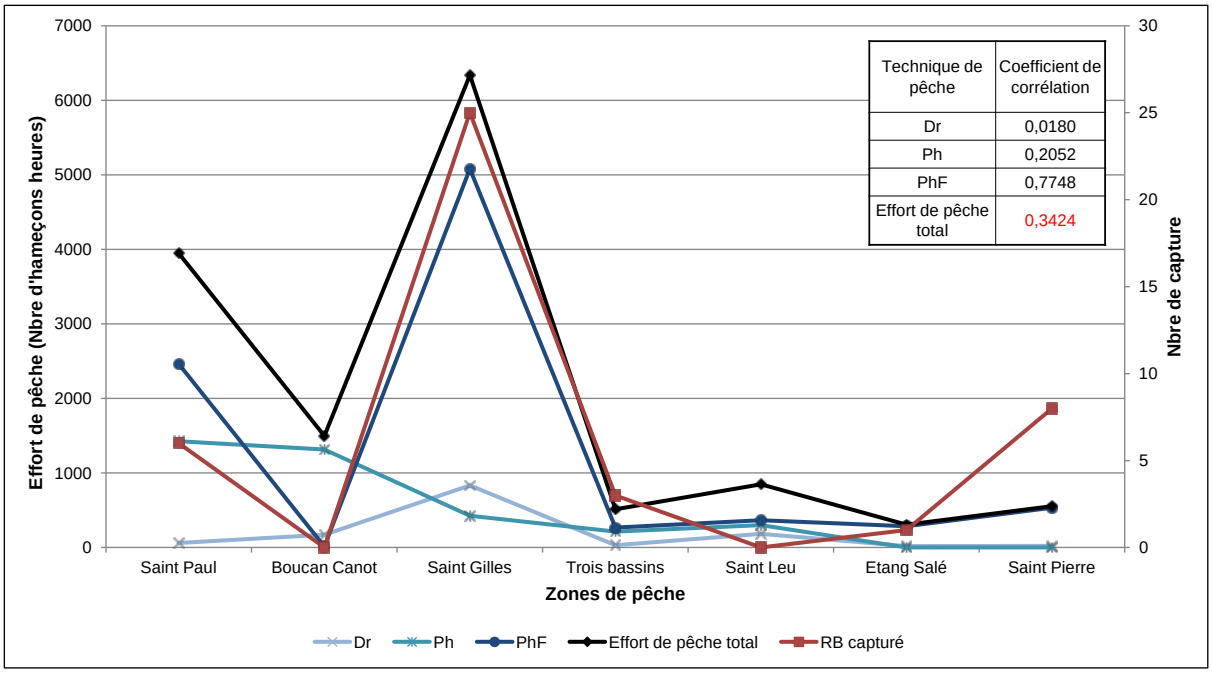


Figure 24. Effort de pêche et captures de requins bouledogue par zones et par techniques de pêche. Coefficients de corrélation de Spearman entre le nombre de capture de requins bouledogue et les efforts de pêches (en rouge : valeur significative pour p<0,05).

3.2.2. Bilan des CPUE

Les CPUE étaient variables dans l'ensemble des zones de pêche. La moyenne des CPUE toutes zones de pêches confondues était de 0,35 ±1,07 requins capturés par 100 hameçons.heure, avec aucune capture à Boucan Canot et Saint-Leu et une moyenne maximale de 0,72 ±1,05(EC) requins capturés par 100 hameçons.heure à Saint-Pierre. Les CPUE des requins bouledogue n'ont pas varié de façon significative en fonction des zones (N=115 ; Test de Kruskal Wallis : H=11,8, p=0,07 ; **Tableau 8a**). On observe, cependant, des taux de capture plus élevés à Saint-Pierre et à Saint-Gilles, avec la plus grande CPUE enregistrée à Saint-Gilles de 6,25 requins capturés par 100 hameçons.heure.

L'étude de l'évolution des CPUE des requins bouledogue en fonction des mois a montré qu'elles variaient significativement en fonction du temps (N=115 ; Test de Kruskal Wallis : H=38,9, p<0,0001 ; Test Post Hoc de Duncan : Mc Inter=0,00010, dl=103 ; **Tableau 8b**), avec des CPUE en janvier, février et septembre significativement plus grandes que les autres mois.

Tableau 8a et 8b. CPUE des requins bouledogue en fonction des zones de pêche (8a) et des mois (8b) au cours de la campagne de marquage. Les valeurs les plus faibles sont surlignées en bleu clair et les valeurs les plus grandes, en bleu foncé.

8a	CPUE (nbre de captures.hameçon^{-1}.heure^{-1})			
Zones de pêche	**Moyenne**	**Écartype**	**Min**	**Max**
Saint Paul	0,18	0,55	0,00	2,44
Boucan Canot	0,00	0,00	0,00	0,00
Saint Gilles	0,49	1,35	0,00	6,25
Trois bassins	0,25	0,40	0,00	0,95
Saint Leu	0,00	0,00	0,00	0,00
Etang Salé	0,10	0,21	0,00	0,42
Saint Pierre	0,72	1,05	0,00	2,73
Total général	**0,35**	**1,07**	**0,00**	**6,25**

8b	CPUE (nbre de captures.hameçon^{-1}.heure^{-1})			
Mois	**Moyenne**	**Écartype**	**Min**	**Max**
1	1,19	2,25	0,00	6,25
2	1,62	2,11	0,00	6,25
3	0,40	0,71	0,00	2,44
4	0,00	0,00	0,00	0,00
5	0,00	0,00	0,00	0,00
6	0,19	0,43	0,00	0,95
7	0,00	0,00	0,00	0,00
8	0,00	0,00	0,00	0,00
9	1,27	1,55	0,00	3,33
10	0,03	0,12	0,00	0,43
11	0,06	0,17	0,00	0,60
12	0,33	1,25	0,00	5,00

3.2.3. Bilan des campagnes de marquage

Sur les 43 requins bouledogue capturés, 37 requins bouledogue ont été marqués, soit 88% individus. Les 6 requins capturés et non marqués ont été relâchés pour une des raisons suivantes : l'animal était trop gravement blessé par l'hameçon (cas pour un requin), le nombre de requins capturés en même temps était trop important (cas pour 2 requins), la ligne s'est cassée avant que le requin soit attaché au bateau de marquage (cas pour 2 requins). Un requin bouledogue a été retrouvé mort sur une palangre verticale après s'être emmêlé dans la ligne mère et l'avançon.

La majorité des requins a été marqués à Saint Gilles (24 individus, dont 18 femelles (Numéro d'identifiant des requins : 1, 3, 7, 9, 10, 11, 12 14, 17, 18, 20, 25, 27, 28, 32, 33, 34 et 76) et 6 mâles (4, 19, 23, 26, 73 et 72). Les autres requins ont été marqués à Saint-Pierre (5 individus, dont 2 femelles (5 et 22) et 3 mâles (6, 16 et 75), à Saint-Paul (4 individus, dont 3 femelles (15, 30 et 31) et 1 mâle (29) et à Trois Bassins (3 individus, dont une femelle (21) et 2 mâles (24 et 74).

3.3.Bio-morphologie de la population de requins bouledogue et de requins tigre

La taille des requins bouledogue marqués varie de 183 à 329 cm Lt (n=37) avec une taille moyenne de 284 ±33 cm Lt (**Tableau 9**). Le sex ratio est 1:2 (M:F) c'est-à-dire en faveur des femelles ($N_{mâle}$=13; $N_{femelle}$=24). Les femelles sont significativement plus grandes que les mâles ($N_{mâle}$=13; $N_{femelle}$=24 ; test de Mann-Whitney : U=84,0, p=0,022) avec un taille moyenne des femelles de 290 ±36 cm Lt (Min. : 183 cm Lt, Max. : 329 cm Lt) et des mâles de 273 ±22 cm Lt (Min. : 240 cm Lt, Max. : 308 cm Lt) (**Tableau 9**). Tous les requins marqués ont une taille supérieure à celle de première maturité (Femelle : 210-220 cm Lt, mâle : 190-200 cm Lt ; Cruz-Martinez et al. 2004), exceptés 2 individus femelles, de 183 et 205 cm Lt, qui ont été considérés comme sub-adultes (**Figure 25**). 86% des femelles et 92% des mâles ont une taille (Lt) supérieure à la taille moyenne observée dans le monde (240 cm Lt chez les adultes).

Tableau 9. Taille des requins bouledogue marqués en fonction du sexe et du stade de maturité. Adlt : Adulte ; Sub : Subadulte. EC : Ecart-type

Stade de maturité	Sexe	Nbre d'individus	Longueur totale (cm)			
			Moyenne	EC	Min	Max
Adlt	F	22	298	23	238	329
	M	13	273	22	240	308
	Total	***35***	***289***	***26***	***238***	***329***
Sub	F	2	194	16	183	205
Total général		**37**	**284**	**33**	**183**	**329**

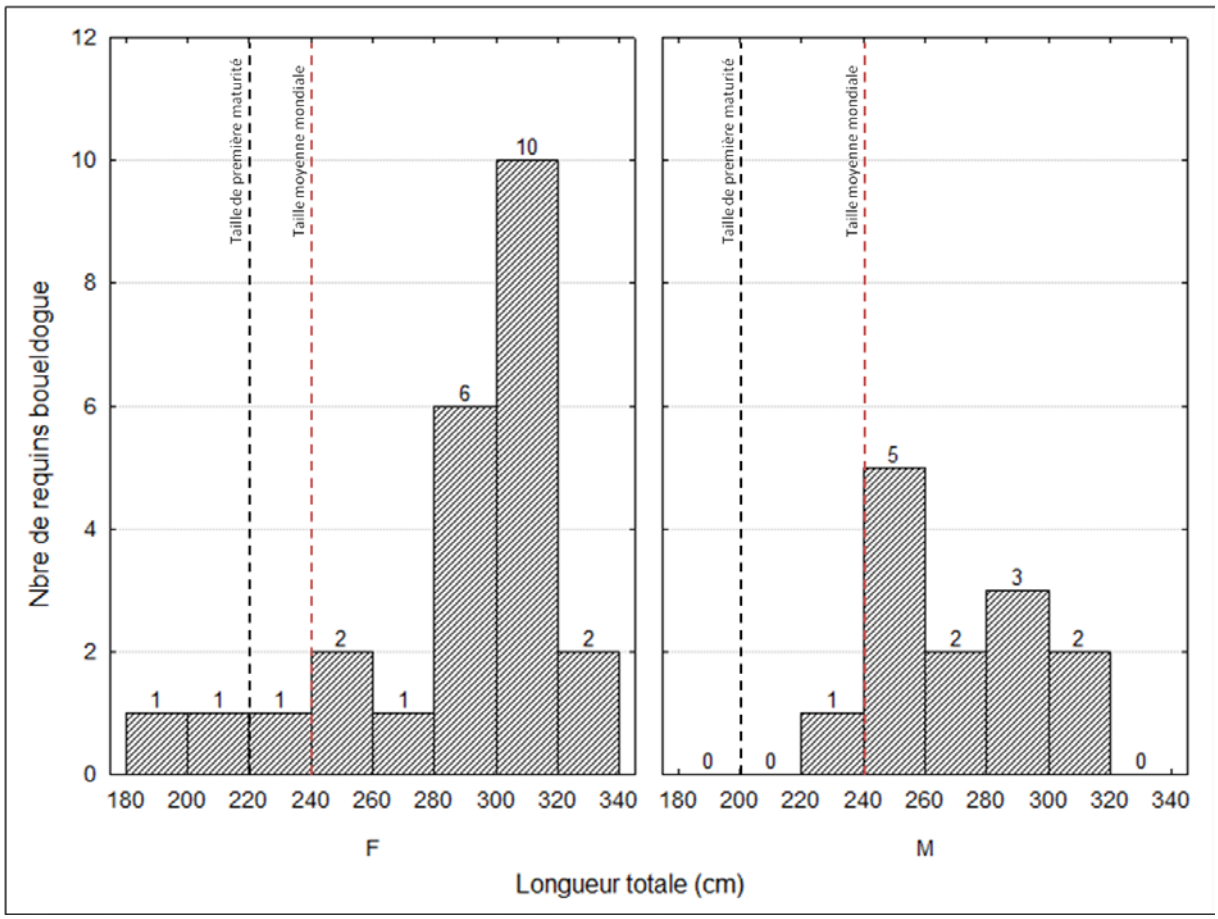


Figure 25. Histogramme de la distribution des tailles des requins marqués par intervalle de 20 cm en fonction du sexe ($N_{Femelles}$=24, $N_{Mâles}$=13). La ligne pointillée noire représente la taille de première maturité pour chaque sexe (Cruz-Martinez et al. 2004) et celle en pointillé rouge la taille moyenne mondiale (cf. chapitre 1, 2.5 Age et développement).

4. Discussion

L'effort de pêche

Au cours des 37 mois de campagne de marquage, un gros effort de pêche a été réalisé dans la zone d'étude en utilisant trois techniques de pêche différentes : la palangre horizontale de fond, la palangre horizontale de surface et la palangre verticale. L'effort de pêche et l'utilisation des différentes techniques n'ont pas été homogènes au sein des différentes zones de pêche définies. Si toutes les zones de pêche ont été échantillonnées au moins une fois, les efforts de pêche à Saint-Gilles et à Saint-Paul représentent les 3/4 de l'effort de pêche total. De même, l'effort de pêche à la palangre horizontale de fond représente près de 2/3 de l'effort total. Ces biais dans la répartition géographique de l'échantillonnage et des techniques de pêche utilisées sont essentiellement dus aux contraintes liées au programme CHARC qui avait pour objectif de marquer 40 requins bouledogue et 40 requins tigre au cours de la campagne

de marquage. Dans cet objectif, après avoir échantillonné chaque zone de pêche et expérimenté les 3 techniques de capture, il a été décidé d'intensité l'effort de pêche dans les zones où le nombre de captures était le plus élevé avec la technique la plus efficace. D'autres facteurs, comme les conditions marines ou la nature des fonds marins, ont également influencé le choix des zones et des techniques de pêche. Le sud de la zone étant plus exposé aux vents et aux houles australes et d'alizés que le nord de la zone, les zones de pêche de Saint-Pierre et d'Etang-Salé ont été moins souvent praticables pour des opérations de marquage que la zone de Saint-Gilles et de Saint-Paul. La palangre dérivante de surface n'a pas été utilisée dans le sud de la zone d'étude dû au nombre relativement restreint de jours de sortie dans ces zones qui a limité le nombre de méthodes utilisées. Par ailleurs, la présence de nombreux massifs coralliens très près des côtes dans d'autres zones comme celle de Boucan-Canot ou de Trois Bassin a rendu difficile le déploiement de palangre horizontale de fond à la côte. Dans ces zones, la palangre verticale y a souvent été préférée pour éviter que de trop grandes lignes ne se prennent dans les récifs coralliens.

Taux de capture des requins bouledogue

Au terme de la campagne de marquage, 43 requins bouledogue ont été capturés dont 37 marqués acoustiquement. **Les CPUE des requins bouledogues n'ont pas varié de manière significative entre les différentes zones de pêche**, bien qu'on observe des CPUE plus élevées à Saint Gilles et à Saint Pierre. Si la différence de CPUE en fonction des zones n'est pas significative, **les CPUE des requins bouledogue ont varié de manière significative en fonction du temps**, avec des CPUE plus élevées en janvier, février et septembre. **Les techniques de pêche semblent également influencer les CPUE avec plus de 80% des CPUE positives issues de la palangre horizontale de fond**. Les valeurs des CPUE obtenues dans cette étude sont difficilement comparables aux autres études car les méthodes de calcul des CPUE changent beaucoup en fonction des auteurs. Par exemple, lors d'une étude sur l'abondance relative des requins bouledogue dans le nord-ouest de l'océan Atlantique, Carlson et al. (2012) ont calculé des CPUE en nombre de requins capturés par 10000 hameçons. En Afrique du Sud, Cliff et Dudley (1991) ont estimé les taux de captures des requins bouledogue dans les filets du Natal Shark Board en calculant des CPUE en nombre de requins capturés par km de filet.année. En Australie, Werry (2010) a calculé des CPUE de requins bouledogue en nombre de requins capturés par hameçon.jour. Cette diversité de méthodes de calcul du taux de capture est essentiellement due aux techniques de pêche qui

varient entre et au sein des études. Comme dans notre étude, il est alors nécessaire de standardiser les données de pêches en fonction des techniques utilisées, du nombre d'hameçons déployés et du temps de déploiement de chaque technique de pêche pour pallier à d'éventuelle différences de capturabilité. S'il est difficile de confronter les CPUE des différentes études, il est possible de comparer leur évolution dans le temps et l'espace. Les résultats de notre étude se rapprochent de ceux trouvés à travers le monde. Ainsi, dans le nord-ouest de l'océan Atlantique, plusieurs études ont mis en évidence une variabilité spatiale et temporelle des CPUE de requins bouledogue en Floride, au Texas et en Louisiane (Carlson 1984 ; O'Connel et al. 2007 ; Carlson et al. 2012 ; Froeschke et al. 2012 ; Matich and Heithaus 2015). En Floride (Etats-Unis), une étude des variations mensuelles des CPUE de requins bouledogue a démontré une saisonnalité avec des valeurs plus élevées en hiver (Hammerschlag et al. 2012). Sur la côte est du Queensland (Australie), une autre étude a également trouvé une variabilité saisonnière des CPUE de requins bouledogue, mais contrairement à l'étude américaine les valeurs étaient plus élevées en été (Werry 2010). D'autres études ont trouvé une différence de CPUE en fonction des techniques de pêche utilisées. En Louisiane, dans le lac Pontchartrain, la totalité des captures de requins bouledogue a été réalisée avec des filets et des sennes de plage alors qu'aucune capture n'a été faite au chalut (O'Connell et al. 2007). Au Brésil, Hazin et Afonso (2013) ont enregistré des CPUE de requins bouledogue plus élevées pour les palangres verticales que pour les palangres horizontales de fond bien que la majorité des requins bouledogue aient été capturés avec cette dernière méthode.

Dans notre étude, l'absence de différence significative des CPUE en fonction des zones pourrait s'expliquer par la faible valeur et la grande variabilité des taux de captures quelles que soient les zones de pêche et par l'existence de plusieurs valeurs extrêmes. En effet, excepté à Saint-Pierre, le nombre de sorties avec des CPUE positives représente moins de 40% des cas. De plus, le nombre de sorties avec une CPUE élevée est très faible, avec seulement 5 sorties avec plus de deux requins bouledogue capturés. Ainsi, la faible valeur moyenne des CPUE et leur variabilité ne permettent pas de mettre en évidence de différences potentielles entre les zones. Il est également possible que la zone d'étude ait été trop petite pour observer des variations spatiales significatives. En effet, la majorité des études mettant en évidence des variations spatiales des CPUE de requins bouledogues a été réalisée à l'échelle d'un état, d'un continent voire d'un océan ce qui représente un linéaire côtier au moins 13 fois plus grand que dans notre étude (entre 1000 et 2800 km ; Werry 2010 ; Carlson et al. 2012 ; Froeschke et al. 2012).

La variabilité temporelle des CPUE, observée dans notre étude, peut s'expliquer de plusieurs manières. A La Réunion, les mois de janvier et février correspondent à l'été austral caractérisé notamment par des fortes précipitations et une température moyenne de l'océan de 28°C (SST ; Piton and Taquet 1992 ; Conand et al. 2007). Ces mois correspondent également à la saison cyclonique de l'océan Indien. Au cours de la campagne de marquage, trois cyclones sont passés près de La Réunion : du 1er au 3 janvier 2013, le cyclone tropical intense « Dumile » est passé à 180 km de La Réunion, du 28 Janvier au 2 Février 2013, le cyclone tropical intense « Felleng » s'est approché à 400 km de l'île et le 1er et 2 janvier 2014, le cyclone tropical intense « Bejisa » a longé les côtes ouest et sud de La Réunion. Ces trois cyclones ont provoqué de fortes pluies qui ont engendré d'importants panaches turbides sur les côtes réunionnaises (Piper and Normak 2009 ; Revillion et al. 2015). S'il est difficile de faire un lien direct entre ces évènements et la variabilité des CPUE des requins bouledogue à La Réunion, plusieurs études ont montré que la présence de requins bouledogue est fortement influencée par la température de l'eau, la salinité, la turbidité et l'apport d'eau douce (Simpfendorfer et al. 2005 ; Ortega et al. 2009 ; Froeschke et al. 2010 ; Drymon et al. 2014). Ils semblent ainsi préférer les eaux chaudes (Afrique du Sud : 20-24°C, McCord and Lamberth 2009 ; Bahamas : 25-26°C, Brunnschweiler and Buskirk 2006; Brunnschweiler et al. 2010 ; Nord du Golfe du Mexique : 30-32°C, Carlson et al. 2010). S'ils tolèrent une grande gamme de salinité et sont ainsi observés dans en eaux douces, saumâtres ou salées (Pillans et al. 2006 ; Drymon et al. 2014), ils se trouvent le plus souvent dans des eaux avec une salinité comprise entre 7 et 29‰ (Heupel and Simpfendorfer 2008 ; Curtis 2008). De même, durant la journée, ils évoluent préférentiellement dans des eaux troubles (McCord and Lamberth 2009 ; Ortega et al. 2009). Les requins utiliseraient les eaux troubles pour augmenter leur capacité de camouflage et ainsi améliorer leur succès de prédation. En se basant sur nos observations, on peut donc émettre l'hypothèse que les CPUE plus élevées en été austral durant la saison cyclonique sont le résultat de conditions environnementales qui favorisent la présence et/ou la capturabilité des requins bouledogue près des côtes réunionnaises. Cette hypothèse n'explique cependant pas la CPUE plus élevée, observé en fin d'hiver austral (septembre). Cette saison est, en effet, caractérisée par des conditions environnementales très différentes de l'été austral : les températures de l'air et de l'eau baissent, les précipitations sont beaucoup moins abondante et les périodes de fortes houles sont plus nombreuses. Ces deux pics du taux de capture pourraient également s'expliquer par différents facteurs :

- Une présence accrue des requins au cours de ces mois qui augmenterait l'accessibilité des requins.

- Un biais lié à l'hétérogénéité de l'effort de pêche dans le temps. L'effort de pêche du mois de septembre est le plus faible enregistré. Il est donc possible que le nombre de captures au cours des sorties réalisées durant ce mois ait été exceptionnel et la CPUE résultante ne serait pas représentative de l'abondance des requins bouledogue près de la côte à cette période. L'analyse des campagnes de pêche actuelles devrait pouvoir apporter de nouveaux éléments pour confirmer ou infirmer cette hypothèse.
- Des facteurs environnementaux biotiques, comme la disponibilité en proies ou la présence/absence d'autres prédateurs. Une étude sud-africaine sur des requins bouledogue marqués acoustiquement, a montré que l'augmentation du nombre de requins dans certaines zones correspondait à l'arrivée de nombreux bancs de carangues (*Caranx ignobilis*, *Carangoides fulvoguttatus*, *Carangoides gymnostethus* and *Caranx sexfasciatus*) (Daly et al 2014). Les auteurs n'ont pas pu établir le ou les type(s) d'interaction(s) entre les différentes espèces mais émettent l'hypothèse que cette augmentation temporaire du nombre de proies potentielles dans une zone a pu induire une augmentation du nombre de requins bouledogue détectés. Ces facteurs influencent positivement l'accessibilité (présence des requins) mais peuvent diminuer la vulnérabilité des requins (comportement face aux engins de pêche). En effet, il se peut que l'augmentation du nombre de proies naturelles dans une zone rentre en compétition avec les appâts du pêcheur et diminuent le nombre de captures dans cette zone.
- le cycle de vie de l'espèce, notamment la reproduction. Il existe très peu de données sur le cycle de vie du requin bouledogue, en particulier sur les phases d'accouplement et de mise bas. Au Brésil, aux Seychelles, au Fidji et en Australie, la période d'accouplement se déroulerait entre mars et juin et la période de parturition est estimée entre novembre-décembre et janvier-février (Sadowsky 1971 ; Brunnschweiler and Baensch 2011 ; Lea et al 2015 ; Espinoza et al. 2016). En Floride et au Costa Rica, ces deux périodes seraient plutôt situées en milieu d'année avec une période d'accouplement entre juillet et août et une période de parturition entre avril et juin (Jenson 1976 ; Snelson 1984). En Afrique du Sud, la faible présence de femelles, suivies acoustiquement, sur les côtes entre juin et août pourrait être associée à un départ des femelles pour aller se reproduire (Daly et al 2014). Ainsi, bien que méconnues à l'heure actuelle et d'apparence variable en fonction de la localisation, ces deux périodes du cycle de vie des requins bouledogue pourraient expliquer une variation saisonnière des CPUE à la côte. L'étude sur l'activité des

requins réalisée dans le chapitre 5 devrait permettre de définir la présence d'une période de reproduction et/ou de mise bas à La Réunion et ainsi, valider ou infirmer leur rôle dans la variabilité saisonnière des CPUE.

Pour conclure, l'étude des taux de capture des requins bouledogue nous apporte des premières hypothèses sur la répartition spatiale et temporelle des requins bouledogue sur la côte ouest de La Réunion. Etant donné les biais liés à la pêche (capturabilité de l'espèce ciblée, caractère ponctuel des observations, hétérogénéité de l'effort de pêche), il est nécessaire de continuer le suivi des CPUE de cette espèce pour valider ou infirmer ces premières observations et d'utiliser d'autres techniques d'étude pour pallier aux limites des données de capture. La télémétrie acoustique apparaît être le meilleur moyen actuel pour suivre sur une longue période la présence/absence des requins bouledogue le long des côtes réunionnaises. Elle s'affranchie de la variabilité des captures et permet une observation de longue durée et continue dans le temps de plusieurs individus simultanément. Les résultats de la télémétrie acoustique des requins bouledogue sont présentés dans les deux chapitres suivants.

Bio-morphologie de la population de requins bouledogue observés à La Réunion

Le nombre important de requins bouledogue de grande taille capturés dans cette étude (i.e. plus grand que la taille de première maturité de 190 cm Lt pour les mâles et de 200 cm Lt pour les femelles ; Cruz-Martinez et al. 2004) indique que les côtes réunionnaises font partie de **l'habitat d'individus adultes des deux sexes**. La différence dans le sex ratio et la distribution des tailles des individus par sexe suggèrent que **les femelles sont deux fois plus nombreuses et aussi plus grandes que les mâles**. Ces résultats confirment ceux démontrés par d'autres études, notamment dans le Golfe du Mexique (Neer et al. 2005 ; Carlson et al 2010). Cette différence de taille serait une adaptation des femelles pour mieux supporter les comportements d'accouplement des mâles qui occasionnent des morsures sur le flanc des femelles (Pratt and Carrier 2001). La différence dans le sex ratio peut également provenir d'une distribution spatiale différente des deux sexes en dehors de la période de reproduction. En effet, l'effort de pêche n'a pas été homogène tant au niveau spatial que temporel et la probabilité de capture d'un sexe par rapport à l'autre n'est pas nécessairement aléatoire. L'effort de pêche dans les zones de Saint-Gilles et de Saint-Paul a été plus important que dans les autres zones, notamment durant les mois de mars, mai, octobre, novembre et décembre.

Il est donc possible que le sex ratio dans les captures reflète une capturabilité plus importante pour les femelles dans ces zones au cours de ces périodes. L'étude de l'occupation spatiale et temporelle des requins marqués permettra de valider ou non cette hypothèse.

La taille moyenne des individus capturés dans cette étude (mâles et femelles confondus) était supérieure à celle trouvée ailleurs dans le monde. Dans le nord-ouest de l'océan Atlantique, la taille des requins bouledogue capturés est comprise entre 125 et 269 cm Lt (Graham et al. 2016). Dans le nord du Golfe du Mexique, le plus grand requin bouledogue capturé faisait 268 cm Lt (Branstetter and Stiles 1987; Cruz-Martinez et al. 2004; Carlson et al. 2010). En Floride, la taille moyenne des femelles et des mâles était de 125-180 cm Lt, avec une taille maximum enregistrée de 249 cm Lt lors d'une étude en 1984 et de 197 cm Lt avec une taille maximum enregistrée de 245 cm Lt en 2012 (Snelson 1984 ; Hammerschlag et al. 2012). Sur la côte est de l'Afrique du sud, le plus grand requin bouledogue capturé dans les filets anti-requin mesurait 263 cm Lt (Cliff and Dudley 1991). Lors d'une étude plus récente à Breede River, au sud de l'Afrique du Sud, un requin bouledogue de 400 cm Lt a été marqué et suivi le long des côtes sud-africaines pendant plusieurs mois (McCord and Lamberth 2009). La présence d'autres individus de cette taille n'a cependant pas été observée au cours d'autres études dans cette région du monde. Au sud du Mozambique, la taille moyenne des individus étudiés était de 250 cm Lt (Daly et al 2014). En Australie, la taille moyenne des requins bouledogue étudiés était sensiblement la même (202+/-25 cm Longueur à la fourche (Lf) ; Espinoza et al. 2016). A l'heure actuelle, la seule population connue de requins bouledogue avec des individus plus grands que 260 cm Lt en moyenne se trouve au Costa Rica où une partie des individus font 400 cm Lt (Arauz et al. 2012, Programa Restauración de Tortugas Marinas (PRETOMA), unpublished data). Les raisons de cette différence de taille d'individus en fonction des régions ne sont pas très bien comprises. Généralement, il est admis que les populations comptant les plus grands individus sont celles qui subissent une pression de pêche moins importante que les autres (Shin and Cury 2004). Cependant, une étude sur les requins bouledogue dans le nord- ouest de l'océan Atlantique n'a pas démontré de variations significatives de la taille des individus de cette population malgré une pression de pêche qui a durée plus de 15 ans (Carlson et al 2012).

Le nombre très réduit de captures des sub-adultes et l'absence de juvéniles posent la question de leur localisation. Dans cette étude, l'effort de pêche a été réalisé exclusivement sur la côte ouest de La Réunion. Il est donc possible que l'habitat des sub-adultes et des

juvéniles se trouve sur les autres parties de la bande côtière réunionnaise ou plus au large. Dans le Golfe du Mexique et notamment en Floride, il a été montré que les requins bouledogue sub-adultes sont capables d'utiliser le milieu côtier, zone préférentielle, comme le milieu pélagique (Yeiser et al 2008, Carlson et al 2010). Carlson et al (2010) a également mis en évidence des comportements migratoires chez certains individus sub-adultes. Un requin marqué avec une balise satellite archive est allé de la Floride au Texas en 85 jours. Etant donné que les pêches se sont réalisées essentiellement en milieu côtier, les hypothèses d'une présence plus pélagique des requins bouledogue sub-adultes à La Réunion ou d'une présence saisonnière due à un comportement migratoire pourraient être possibles. Par contre, les conditions bathymétriques du Golfe du Mexique sont très différentes de celles à La Réunion. Dans le Golfe du Mexique, le plateau continental s'étend sur plus de 250 km au large des côtes. A l'inverse, à La Réunion, le plateau insulaire est pratiquement inexistant et les fonds océaniques descendent très vite en dessous des 300 m. Dans l'état actuel des connaissances sur les requins bouledogue sub-adultes à La Réunion, il est donc impossible de valider ou d'infirmer une de ces deux hypothèses. L'étude des déplacements des deux individus sub-adultes marqués à La Réunion pourra apporter des éléments comportementaux sur leur présence autour de l'île. Les résultats de ces suivis sont présentés dans le chapitre suivant (cf. Chapitre 4. Stratégies d'occupations spatiales et temporelles des requins bouledogues).

Plusieurs études ont montré que les requins bouledogue juvéniles vivent préférentiellement en milieu très côtier, dans des eaux très peu profondes où ils restent jusqu'à l'âge de leur première maturité (Simpfendorfer et al. 2005; Curtis 2008). Ces zones sont couramment nommées « nurserie » (Heupel et al 2007). Il est présumé que ce choix d'habitat leur permet d'éviter la prédation des plus grands requins (dont les requins bouledogue adultes) ou autres animaux marins de grande taille. A l'heure actuelle et au cours de notre étude, aucune nurserie n'a été trouvée à La Réunion. Cependant, la présence d'individus juvéniles dans les eaux réunionnaises très peu profondes a été confirmée par plusieurs observations dans les lagons ou les ports (notamment à l'entrée nord du lagon de Saint Leu, dans le port du Port et en baie de Saint Paul) à certaines périodes de l'année. Certains pêcheurs réunionnais ont également capturé des requins bouledogue juvéniles dans des eaux très peu profondes près des embouchures de ravines ou dans les ports (Guyomard D, CRPMEM, comm. pers.). Ces pêcheurs très côtiers (à moins de 300 m des côtes) utilisent des sennes de plage, des petites palangres de fond horizontales ou verticales équipées de petits d'hameçons. Dans notre étude, les pêches ont été réalisées à plus de 300 m des côtes avec des hameçons de grandes tailles ce

qui a pu induire un biais dans l'échantillonnage en évitant les zones de présence les plus probables des juvéniles et en diminuant la capacité à les capturer avec des hameçons de trop grande taille. Enfin, de même que pour les individus sub-adultes, il est possible qu'une nurserie soit située dans des zones de l'île qui n'ont pas été prospectées (Nord, Sud et Est de l'ile).

Pour conclure, les requins bouledogue marqués dans le cadre de cette étude sont essentiellement de grands individus adultes des deux sexes. La présence simultanée d'individus matures des deux sexes implique la possibilité de comportement de reproduction comme l'accouplement. La présence de grandes femelles suggère également la présence de zones de mise bas. Ces informations pourront s'avérer utiles lors de l'étude du comportement des requins à plus fine échelle présentée dans les chapitres suivants.

Chapitre 4. Stratégies d’occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue sur les côtes réunionnaises

1. Introduction

Il est généralement admis que les prédateurs supérieurs ont un rôle fondamental dans la dynamique des écosystèmes, notamment par un fort effet de cascade trophique (Estes et al 2011). En effet, dans les écosystèmes océaniques côtiers, les grands requins prédateurs, comme le requin bouledogue, le requin tigre ou encore le requin blanc, sont considérés comme des espèces clés qui influencent leur écosystème à travers les relations proies-prédateurs, comme la prédation ou le changement de comportement des proies (Myers et al. 2007 ; Heithaus et al. 2008). Bien que de récentes études minimisent leur rôle en milieu récifal, la présence de ces prédateurs reste importante pour les fonctions écologiques qui leurs sont associées (Roff et al. 2016). Connaître l'utilisation de l'habitat par ces prédateurs supérieurs constitue donc un élément majeur pour comprendre leur place et leur rôle dans les écosystèmes (Brown et al 1999). Cette connaissance est également essentielle pour mieux appréhender la problématique des interactions humains/requins.

Contrairement à leurs homologues terrestres, les prédateurs supérieurs marins comme les requins sont difficilement accessibles et sont souvent répartis sur une très grande aire géographique. Observer et étudier leurs déplacements dans l'espace et dans le temps représente un véritable défi qui a évolué avec les nouvelles technologies. La pêche a été le premier et longtemps le seul moyen d'observer des requins en milieu naturel. Elle permet notamment de déterminer les caractéristiques morphologiques de la population en mesurant et en identifiant chaque individu capturé. Cependant, cette technique ne donne qu'une idée ponctuelle et partielle de l'occupation spatio-temporelle des requins en limitant le temps d'observation par individu. Elle peut également être biaisée par le comportement des pêcheurs qui sélectionnent leurs zones de pêche et les techniques de pêche employées. Plus récemment, l'arrivée de la télémétrie acoustique a considérablement augmenté notre capacité d'observation d'un individu, d'un groupe voir d'une population. Cette nouvelle technique permet de suivre simultanément un grand nombre d'individus à petite et moyenne échelle spatiale sur des périodes de quelques jours à plusieurs années.

Grâce à ces nouvelles données, il a été mis en évidence que les requins bouledogue ont une occupation spatiale très variable qui semble spécifique à la région où ils sont observés (Brunnschweiler et al 2010). Au sein de ces régions, il existe également une différence d'occupation en fonction du stade de maturité : les juvéniles vivent très près des côtes, notamment dans les estuaires, où leurs déplacements sont très restreints (Simpfendorfer et al. 2005 ; Curtis 2008 ; Heithaus et al. 2009 ; Ortega et al. 2009 ; Drymon et al. 2014), alors que

les adultes vivent le long des côtes dans des habitats très diversifiés et sont capables de déplacement à moyenne et grande échelle (Daly et al. 2014 ; Heupel et al. 2015 ; Léa et al. 2015 ; Espinoza et al. 2016). Ces dernières études sur les requins bouledogue adultes ont également mis en évidence une grande variabilité individuelle. Une étude australienne a ainsi montré qu'au sein de sa zone d'étude, pour la population étudiée, certains individus pouvaient être présents sur de longues périodes alors que d'autres avaient une présence saisonnière (Espinoza et al 2016). L'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue apparait donc très complexe et nécessite des études régionales multi-échelles pour mieux la connaitre.
L'objectif de ce chapitre est d'étudier les stratégies d'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue sur les côtes réunionnaises à l'aide de la télémétrie acoustique. Il s'agira de déterminer si l'occupation spatiale est homogène ou non le long des côtes réunionnaises, d'étudier la saisonnalité de la présence des requins suivis dans les eaux régionales et de savoir si l'occupation spatiale observée varie dans le temps. Les données sont étudiées en fonction du sexe pour déterminer s'il existe une ségrégation sexuelle. Ces résultats sont ensuite comparés à ceux trouvés dans d'autres régions du monde afin de déterminer les particularités régionales de la population de requins bouledogue observés à La Réunion.

2. Matériels et Méthodes

2.1. Rappel des paramètres de l'étude : zone d'étude, stations d'écoute prises en compte, individus étudiés

L'étude de l'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue a été réalisée en utilisant la méthode de la télémétrie acoustique passive, décrite dans le chapitre 2 (cf. Chap.2, 3.). Les résultats sont issus du suivi acoustique de 33 individus adultes et 2 individus sub-adultes (**Tableau 10**) le long des côtes réunionnaises entre novembre 2012 et avril 2014 (cf. Chap.2, 6.). Deux requins bouledogue adultes femelles n'ont pas été pris en compte dans l'étude car leur marque acoustique a cessé d'émettre en août 2012. Au cours de cette période, la zone d'étude compte 41 stations d'écoute dont 39 sur la côte Ouest, répartie entre Le Port et Saint-Pierre et 2 sur la côte Est, une à Sainte-Marie et une à Sainte-Rose (**Tableau 11, Figure 26**).

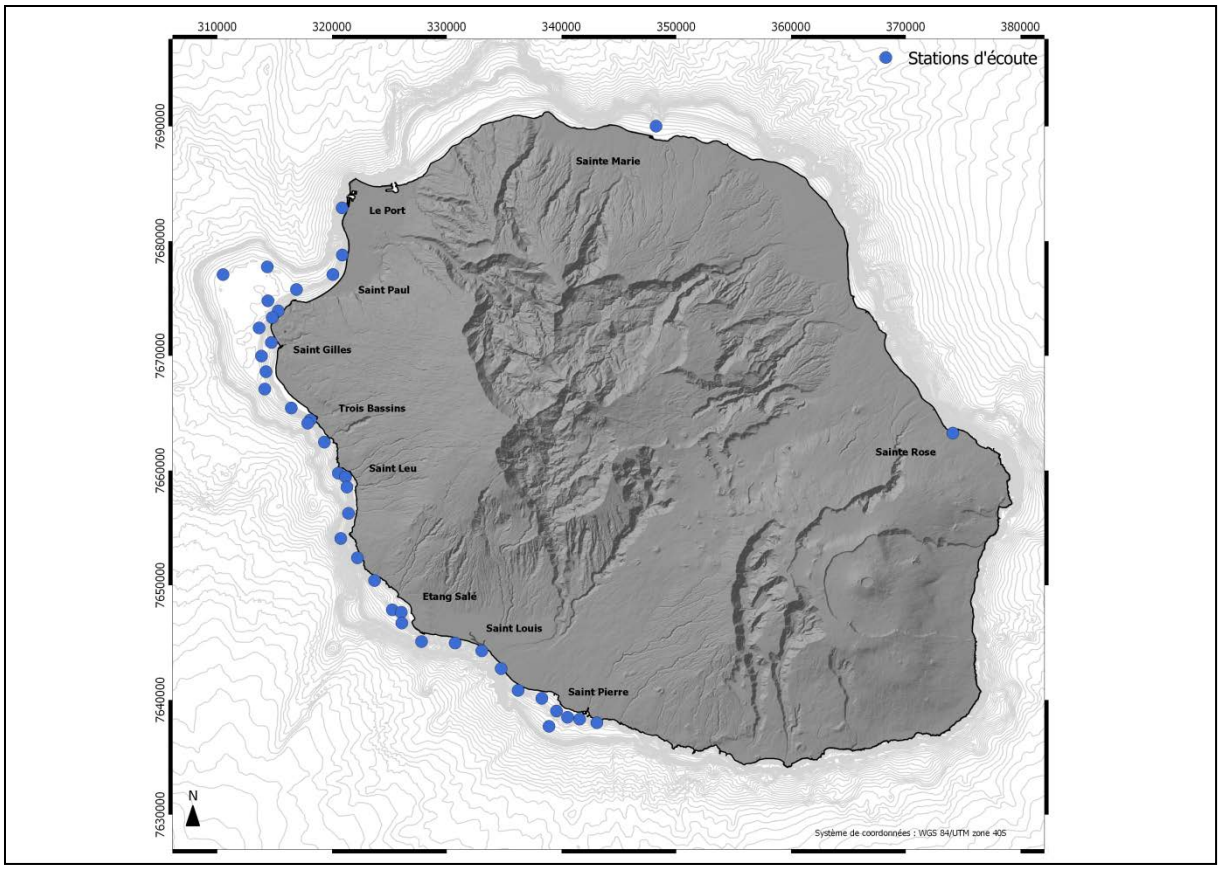


Figure 26. Répartition des 41 stations d'écoute VR2W prises en compte dans l'analyse spatio-temporelle.

Tableau 10. Caractéristiques des requins bouledogue suivis entre novembre 2012 et avril 2014. La date d'expiration des marques acoustiques est celle estimée par le constructeur (VEMCO). Le stade de maturité sépare les adultes (Adlt) et les subadultes (Sub).

Code Requin	Date de début du suivi	Date de fin du suivi	Durée du suivi (jours)	Sexe	TL (cm)	Stade de maturité
3	01/11/2012	19/06/2013	230	F	300	Adlt
4	01/11/2012	18/03/2014	502	M	250	Adlt
11	01/11/2012	19/06/2013	230	F	314	Adlt
12	01/11/2012	19/06/2013	230	F	308	Adlt
23	01/11/2012	08/07/2013	249	M	240	Adlt
81	01/11/2012	30/04/2014	545	M	250	Adlt
14	01/11/2012	30/04/2014	545	F	310	Adlt
17	01/11/2012	30/04/2014	545	F	250	Adlt
18	01/11/2012	30/04/2014	545	F	329	Adlt
20	01/11/2012	30/04/2014	545	F	274	Adlt
24	01/11/2012	30/04/2014	545	M	290	Adlt
25	05/11/2012	30/04/2014	541	F	314	Adlt
26	05/11/2012	30/04/2014	541	M	305	Adlt
82	22/11/2012	30/04/2014	524	F	300	Adlt
28	29/12/2012	30/04/2014	487	F	310	Adlt
29	06/01/2013	30/04/2014	479	M	308	Adlt
30	06/01/2013	30/04/2014	479	F	238	Adlt
31	06/01/2013	30/04/2014	479	F	305	Adlt
32	10/01/2013	30/04/2014	475	F	312	Adlt
33	10/01/2013	30/04/2014	475	F	308	Adlt
34	06/02/2013	30/04/2014	448	F	300	Adlt
5	20/02/2013	30/04/2014	434	F	260	Adlt
6	20/02/2013	30/04/2014	434	M	260	Adlt
10	27/02/2013	30/04/2014	427	F	300	Adlt
13	01/03/2013	30/04/2014	425	M	269	Adlt
15	05/03/2013	30/04/2014	421	F	290	Adlt
16	15/03/2013	30/04/2014	411	M	290	Adlt
19	19/03/2013	30/04/2014	407	M	260	Adlt
21	24/03/2013	30/04/2014	402	F	307	Adlt
83	24/03/2013	30/04/2014	402	M	276	Adlt
22	26/03/2013	30/04/2014	400	M	294	Adlt
84	26/03/2013	30/04/2014	400	F	325	Adlt
72	08/09/2013	30/04/2014	234	M	250	Adlt
1	01/11/2012	26/02/2014	482	F	205	Sub
27	29/11/2012	30/04/2014	517	F	183	Sub

Tableau 11. Caractéristiques des stations d'écoute déployées dans la zone d'étude entre novembre 2012 et avril 2014. Houlo : Houlographe, CM : Corps Mort, BR : Bouée Réserve, Releaser : fixation sur fond >60m, Cage : cage de la ferme aquacole de la baie de Saint Paul.

Code stations	Milieu	Nom	Déploiement (jours)	Lat.	Long.	Prof. Fond	Prof. Station	Structure
1	Côtier	HOULO	397	-20.963047	55.273339	28	11	Houlo
2	Côtier	RIVDGAL	545	-20.982820	55.276990	22	20	CM
3	Large	ARDA	414	-20.998053	55.268969	42	30	Cage
4	Large	CAPLAHOU	545	-21.009577	55.238278	50	19	BR
5	Large	BRBOUCAN	309	-21.018239	55.214268	55	18	BR
7	Côtier	BOUCANCM	309	-21.026260	55.222790	21	20	CM
10	Côtier	AIGRCM	545	-21.034170	55.214970	21	20	CM
11	Large	AIGRBR	156	-21.039500	55.206600	52	17	BR
12	Côtier	RONOIR	545	-21.051083	55.216833	17	16	BP
14	Large	BRBRIS	545	-21.061667	55.208333	43	19	BR
15	Large	SUDBRIS	545	-21.074006	55.211982	32	16	BR
16	Large	ERMITA	307	-21.087670	55.210792	17	12	BR
17	Côtier	SALINE	545	-21.102791	55.232843	17	14	BR
18	Côtier	3BASSCM	545	-21.112365	55.248706	21	20	CM
19	Large	BR3BASS	545	-21.114949	55.246506	45	16	BR
20	Côtier	GRRAVI	545	-21.129963	55.260295	25	24	CM
21	Côtier	POINTCHA	545	-21.154523	55.271751	27	15	BR
22	Côtier	NDSTLEUBS	545	-21.157541	55.277703	21	18	BR
23	Large	NDSTLEUCM	545	-21.161664	55.277042	26	25	CM
24	Large	SUDSTLEU	545	-21.186267	55.279907	51	17	BR
26	Large	PTSELSUD	306	-21.205959	55.273157	100	32	BR
27	Côtier	SOUFFLE	503	-21.221361	55.286972	20	19	CM
28	Côtier	RAVSABL	503	-21.239361	55.301139	20	19	CM
29	Large	RAVAVIR	305	-21.262607	55.315752	37	30	BR
30	Côtier	ETSALCM	545	-21.264583	55.32325	23	22	BP
31	Large	ETSALBR	328	-21.273099	55.323640	47	17	BR
32	Large	PTOISEAU	545	-21.287811	55.340051	43	18	BR
33	Côtier	GOLFETSAL	503	-21.28925	55.36825	25	24	CM
34	Côtier	ETDUGOL	545	-21.295611	55.390556	24	23	CM
35	Côtier	RIVSTETIE	545	-21.309778	55.406639	24	23	CM
36	Côtier	AEPIERFD	545	-21.327028	55.420750	22	21	CM
37	Côtier	PTDIABL	545	-21.333500	55.440639	21	20	CM
38	Côtier	STPJUMBO	545	-21.343583	55.452806	21	20	CM
39	Côtier	RAVBLANC	343	-21.348639	55.462056	25	24	CM
40	Côtier	STPIERPOR	545	-21.350167	55.472194	20	19	CM
41	Côtier	PTRIVABOR	545	-21.353167	55.486639	21	20	CM
46	Large	CM-BSSG	260	-20.997167	55.176917	66	65	Releaser
48	Large	CM-LCLH	260	-20.991517	55.214067	61	60	Releaser
50	Large	CM - LSP	202	-21.355583	55.446417	62	63	Releaser
51	Côtier	STMARIE	428	-20.883806	55.541000	18	16	CM
52	Côtier	STROSE	374	-21.127500	55.787639	21	20	CM

2.2.Analyses descriptives des données acoustiques

Une première analyse descriptive des données acoustiques a été réalisée, utilisant le nombre de requins détectés, le nombre de détections, le nombre de visites, la durée moyenne des visites et la somme des temps de présence. Les valeurs présentées sont les moyennes et les écart-types (Moy. ± EC) calculées sur l'ensemble des stations utilisées.

Ces variables ont ensuite été comparées selon le sexe en utilisant des tests de rang non-paramétriques de Mann-Whitney. Lors de cette comparaison, le nombre de détections et de visites a été pondéré par le nombre d'individus de chaque sexe. L'ensemble des analyses a été effectué en séparant les individus adultes et sub-adultes.

L'analyse descriptive des données permet d'avoir une première approche sur la distribution spatiale et temporelle des requins bouledogue suivis.

2.3. Analyses spatiales

Dans cette analyse, les stations d'écoute représentent les individus statistiques. Les variables de présence prises en compte pour chaque station sont :

- L'indice de présence (sans unité) : nombre de visites/nombre de jours d'observation.
- L'indice de fréquentation (sans unité) : somme des temps de présence sur la station (jours)/ nombre de jours d'observation.
- Le pourcentage du nombre de requins détectés (%) : nombre de requins différents détectés/nombre de requins marqués (détectables) * 100.
- Durée moyenne des visites (min) : la somme des durées de chaque visite sur la station divisée par le nombre de visites.
- Coefficient de variation des temps de présence (sans unité) : $Cv = \sigma/\mu$ avec σ l'écart type et μ la moyenne des temps de présence.

L'analyse de l'occupation spatiale des requins bouledogues sur la bande côtière de La Réunion s'est déroulée en deux étapes. Dans un premier temps, les différentes variables ont été comparées selon le critère côte/large des stations (côte : moins de 500 m de la côte sur des fonds compris entre 10 et 30 m ; large : plus de 500 m de la côte ou/et sur des fonds compris entre 20 et 100 m ; cf. Chapitre 2. 2.2.2. Réseaux de stations d'écoute) à l'aide de tests de rang non paramétriques de Mann-Whitney. Cette analyse permet de savoir si les requins

bouledogue marqués ont utilisé davantage la zone côtière (entre le littoral et 500 m au large de la côte), la zone du large (au-delà des 500 m de la côte) ou l'intégralité de la bande côtière (zone côtière + zone du large) de manière équivalente. Dans un deuxième temps, la stratégie d'occupation spatiale est étudiée selon un protocole d'analyses statistiques, défini ci-dessus, qui est basé sur la classification des stations en fonction des variables de présence :

1) Un test de normalité de Shapiro-Wilk est réalisé pour vérifier si la distribution des variables de présence suivent ou non une loi normale. Les variables ayant des unités de mesures différentes, pour homogénéiser les variances et pouvoir comparer les variables dans les futures analyses multivariées, il est ensuite nécessaire de les centrer-réduire (=standardiser).

2) Un test de rang de Spearman est réalisé entre les différentes variables. Ces dernières seront exclues des analyses multivariées si Rho< 0,3 ou Rho>0,8 (Bourque et al 2006). Si Rho est trop grand (>0,8), le risque de colinéarité des variables est trop important et risque de fausser les résultats. Si Rho est trop petit (<0,3), la probabilité que la variance des observations soit expliquée par des combinaisons d'indices devient trop faible.

3) Une Analyse en Composante Principale (ACP) est réalisée avec les variables retenues. Cette première analyse multivariée vise : - à rechercher les variables corrélées ; - à mieux comprendre la structure des données ; - et à condenser les informations contenues dans les variables en un ensemble restreint de nouveaux facteurs, tout en limitant la perte d'information. Le nombre de facteurs pris en compte est déterminé par la « valeur propre initiale » de ces derniers. Les facteurs avec une valeur propre initiale supérieure ou égale à 1 sont considérés comme impactant significativement la distribution des observations et sont conservés pour la suite de l'analyse.

4) Une classification Ascendante Hiérarchique (CAH) est effectuée en utilisant les stations comme les observations et les facteurs définis par l'ACP comme les variables de classement. La méthode d'agrégation de Ward (Ward 1963) est utilisée pour créer les groupes de stations (=clusters). Cette méthode, dis « pas-à-pas », minimise la variance à l'intérieur des groupes : l'algorithme recherche la

paire de stations ou de groupes de stations dont la fusion augmente le moins possible la somme des carrés des distances entre les stations et les centroïdes des groupes. Le choix du nombre de groupes retenus est fait à l'aide du graphique des niveaux de fusion. C'est une représentation graphique du nombre de groupes en fonction des niveaux de fusion. Le niveau de coupure du dendrogramme est réalisé lorsque les sauts d'un niveau de fusions au suivant deviennent les plus grands (longueurs des branches sur le graphique).

5) Une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) est réalisée pour vérifier que les groupes issus de la CAH sont bien distincts. Plus généralement, cette méthode permet de modéliser l'appartenance des individus à un groupe en fonction des valeurs des variables puis de déterminer le groupe le plus probable pour un individu, connaissant uniquement la valeur des variables qui le caractérise. Dans cette étude, les groupes théoriques sont issus des résultats de la CAH. Le lambda de Wilks est utilisé pour évaluer le modèle (Rao 1951). Si celui-ci est faible et significatif à 0,05, la variation intra-groupe est faible et la variation intergroupe est forte.

6) La valeur des différentes variables est comparée en fonction des groupes à l'aide de tests non-paramétriques d'analyse de variances de Kruskal-Wallis. Des tests non-paramétriques de comparaison multiples (tests Post Hoc) sont effectués lorsqu'une différence significative est trouvée. Cette dernière étape a pour objectif de caractériser les différents groupes de stations en fonction de la présence des requins. A partir de ces résultats, nous définissons l'existence d'une ou plusieurs stratégies d'occupation spatiale de la zone d'étude par les requins bouledogue suivis.

L'ensemble de l'analyse a été réalisé en séparant les adultes et les sub-adultes. Chez les adultes, l'occupation spatiale a été définie sur l'ensemble des individus puis en séparant les femelles et les mâles. Les différences en fonction du sexe sont étudiées par la suite à l'aide de tests des rangs signés de Wilcoxon.

2.4.Analyses temporelles

Dans cette analyse, le nombre de visites, la somme des temps de présence, le nombre de requins détectés, la durée moyenne des visites et le coefficient de variation des durées des visites ont été calculés pour chacun des 18 mois de la période d'étude. Pour prendre en compte les deux paramètres qui évoluent en fonction du temps, soit le nombre de requins marqués et le nombre de stations d'écoute déployées, il est nécessaire de pondérer les variables de présence par ce ou ces deux paramètres. Afin de choisir le mode de pondération des différentes variables, un test de corrélation de rang de Spearman a été effectué entre les variables et ces deux paramètres (**Tableau 12**). Les variables qui ont un coefficient de corrélation supérieur à 0,5 avec un des deux paramètres ont été pondérées par ce ou ces paramètres dans la suite de l'analyse.

Tableau 12. Coefficient de corrélation de rang de Spearman. Corrélations significatives marquées par une * à p<0,05.

	Femelles et Mâles adultes	
	Nbre de requins marqués F+M	Nbre de stations d'écoute déployées
Nbre de visites	0,7*	0,5
Sommes de temps de présence	0,7*	0,3
Nbre de requins détectés	0,8*	0,6*
Durée moyenne des visites	0,0	-0,3
Cv des durées des visites	0,3	0,2

Les nouvelles variables prises en compte pour chaque mois sont :

- Indice de présence (sans unité) : nombre de visites/nombre de requins marqués.
- Indice de fréquentation (sans unité) : sommes des temps de présence sur toutes les stations/nombre de requins marqués.
- Indice du nombre de requins détectés : (nombre de requins détectés/(nombre de requins marqués*nombre de stations déployées))*100.
- Durée moyenne des visites (min) : moyenne des temps de présence enregistrés sur l'ensemble des stations.
- Coefficient de variation des temps de présence (sans unité) : $Cv = \sigma/\mu$ avec σ l'écart type et μ la moyenne

Dans la suite de l'étude, les 18 mois ont été regroupés sur les 12 mois d'une année-type. Pour les mois en double (janvier, février, mars, avril, novembre et décembre), l'indice du nombre de requins détectés, l'indice de présence et l'indice de fréquentation ont été déterminés en calculant la moyenne des deux valeurs mensuelles. La durée moyenne des visites et le coefficient de variation des durées des visites ont été calculés en prenant en compte l'ensemble des données pour chaque mois de l'année (i.e. pour le mois double de janvier, la durée moyenne des visites est égale à la moyenne des temps de présence, enregistrée en janvier 2013 et en janvier 2014).

Après une analyse descriptive de chaque variable, la valeur mensuelle des différentes variables est comparée en fonction des mois à l'aide de tests non-paramétriques d'analyse de variances de Kruskal-Wallis. Des tests non-paramétriques de comparaison multiples (tests Post Hoc de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner) sont effectués lorsqu'une différence significative est trouvée. Les mois sont ensuite caractérisés en fonction du classement des valeurs de chaque variable selon que cette variable est significativement très faible, faible, élevée ou très élevée. Ce classement permet de mettre en évidence le patron mensuel de la présence des requins bouledogue au sein de la zone d'étude et, par la même, l'existence potentielle d'une saisonnalité.

L'ensemble de l'analyse temporelle a été réalisé en séparant les adultes et les sub-adultes. Chez les adultes, l'occupation temporelle a été étudiée sur l'ensemble des individus puis en séparant les femelles et les mâles. Les différences en fonction du sexe sont ensuite définies à l'aide de tests de rangs de Mann-Whitney. L'analyse temporelle chez la femelle sub-adulte a été réalisée directement avec le nombre de visites et la somme des temps de présence. En effet, l'étude étant réalisé sur un seul individu, il n'est pas nécessaire de pondérer ces variables par le nombre de requins marqués.

2.5.Variation temporelle de l'occupation spatiale

La variation temporelle de l'occupation spatiale a été étudiée en comparant l'évolution de l'occupation spatiale sur une année. Les 12 mois de l'année ont été regroupés en périodes correspondantes à celles définies dans l'analyse temporelle. Le protocole d'analyse spatiale a été effectué selon ces périodes permettant ainsi de définir l'occupation spatiale des requins bouledogue au sein de la zone pour chaque période. L'occupation spatiale des différentes

périodes est, ensuite, comparée à l'aide de tests des rangs signés de Wilcoxon pour étudier la variation temporelle de l'occupation spatiale.
Ces analyses ont été réalisées uniquement chez les adultes, en prenant en compte, dans un premier temps, l'ensemble des individus puis en séparant les femelles et les mâles.

3. Résultats

3.1.Stratégie d'occupation spatiale

3.1.1. Analyses descriptives des données acoustiques (Tableau 13)

Sur les 33 requins bouledogue adultes suivis, 26 individus (79%) ont été détectés de manière discontinue sur la totalité de la période (la première détection a été enregistrée le 02 novembre 2012 à 14h26 et la dernière détection le 30 Avril 2014 à 23h03).
Les individus adultes des deux sexes ont été détectés dans l'ensemble de la zone d'étude (i.e. au moins un individu de chaque sexe détecté sur les 41 stations) produisant 110313 détections. Vingt quatre des 26 requins adultes détectés ont généré 10668 visites. Deux femelles adultes n'ont jamais été détectées plus de 2 minutes successives sur une même station et n'ont donc pas produit de visite. Quel que soit le sexe, au moins une visite a été enregistrée sur chaque station d'écoute, avec un minimum de 5 visites sur AIGRCM et un maximum de 762 visites sur ETDUGOL pour les femelles et un minimum d'une visite sur AIGRCM et un maximum de 567 sur GOLFETSAL pour les mâles.
Bien que les femelles aient généré environ deux fois plus de détections et de visites que les mâles (femelles : 74918 détections et 6786 visites ; mâles : 35395 détections et 3882 visites), les nombres moyens de détections et de visites par station en fonction du sexe ne sont pas statistiquement différents lorsqu'ils sont pondérés par le nombre d'individus de chaque sexe ($N_{stations}$=41 ; Test de Mann-Whitney : nombre de détections : U=771,0, p=0,519 ; nombre de visites : U=744,0, p=0,371).
La durée moyenne des visites était significativement plus élevée chez les femelles que chez les mâles ($N_{Femelles}$=6786 ; $N_{Mâles}$=3882 ; Test de Mann-Whitney : U=9,6, p<0,0001). Elle était de 26 ±45 min chez les femelles et de 20 ±47 min chez les mâles. Le plus long temps de présence a été néanmoins enregistré chez un mâle qui est resté 1970 minutes (≈33h) d'affilées

sur la station GRRAVI. Le plus grand temps de présence enregistré chez les femelles est de 790 minutes (≈13h) sur la station BRBOUCAN.

Chez les adultes, le temps de présence cumulé dans le réseau de stations d'écoute était en moyenne de 7,4 ±1,7 jours sur l'ensemble de la période d'étude (1,5% de la durée d'observation des individus), avec un minimum de 8,0 minutes (<1% de la durée d'observation de l'individu) et un maximum de 24,3 jours (6% de la durée d'observation de l'individu).

Les deux femelles requins bouledogue sub-adultes suivies ont été détectées mais une seule est restée suffisamment longtemps pour générer des visites.

La première des deux femelles sub-adultes a été détectée 18 fois, répartie sur 7 stations différentes, situées majoritairement au nord d'Etang Salé. Elle n'est jamais restée plus de 2 minutes successives sur une même station et n'a donc pas été comptabilisée comme présente dans le réseau.

La deuxième femelle sub-adulte a été détectée 40426 fois, répartie sur 10 stations, toutes au sud d'Etang salé, avec un minimum de 5 détections à PTRIVABOR et un maximum de 35213 détections à ETDUGOL. Elle a généré 2101 visites dont 1570 à ETDUGOL et 430 à GOLFETSAL, soit 95% du total des visites. La moyenne des temps de présence était de 82 ±120 min avec un minimum de 2 min et un maximum de 1166 min (≈19h). La somme des temps de présence de la femelle sub-adulte dans le réseau de station d'écoute était de 119,1 jours, soit 22% du temps d'observation.

Cette première analyse descriptive montre que les individus adultes, femelles et mâles, sont très mobiles et utilisent l'ensemble des côtes réunionnaises. Cette utilisation de la bande côtière apparaît cependant hétérogène dans l'espace (écart-type à la moyenne important pour l'ensemble des variables). Il faut également noter que la somme des temps de présence des requins adultes suivis est faible par rapport au temps d'observation, ce qui signifie que les requins adultes passent la majorité de leur temps hors du réseau de stations d'écoute, soit en milieu pélagique soit dans des zones de la bande côtière sans couverture acoustique (i.e. nord, est ou sud de l'île).

L'analyse descriptive des données acoustiques de l'individu sub-adulte suggère que sa distribution spatiale diffère de celle des adultes. Si l'analyse n'a pu être faite que sur un individu, celui-ci limite ses mouvements à une zone restreinte où ils restent significativement plus longtemps que les adultes.

Tableau 13. Analyses descriptives des données acoustiques issues des stations d'écoute. Les pourcentages de requins détectés ou ayant généré au moins une visite sont calculés par rapport au nombre total de requins marqués par catégories. ±EC : Ecart-type.

	Femelles Adultes	Mâles Adultes	Total Adultes	Femelles Sub-adultes
Nbre de requins suivis	20	13	33	2
% de requins détectés au moins une fois	85%	69%	79%	100%
% de stations avec au moins une détection	100%	100%	100%	37%
Nombre de détections	74918 (50%)	35395 (23%)	110313 (73%)	40444 (27%)
Nbre moyen de détections par stations	1827 ±2521	863 ±1295	2691 ±3510	2696 ±9069
% de requins ayant généré au moins une visite	75%	69%	73%	50%
% du nombre de visites	53%	30%	83%	17%
Nbre moyen de visites par station	166 ±180	95 ±125	260 ±282	210 ±496
Durée moyenne des visites (min)	26,0 ±45,1	20,1 ±46,6	23,8 ±45,7	81,7 ±119,8
Temps de présence cumulés (jours)	8,2 ±8,1	6,0 ±8,0	7,4 ±1,7	119,1

3.1.2. Répartition spatiale côte/large

Les requins bouledogue adultes

La représentation graphique des différentes variables selon le critère côte/large met en évidence la présence de valeurs extrêmes pour chaque variable (**Figure 27**). Plusieurs zones semblent avoir des caractéristiques particulières, indépendamment du critère côte/large (**Annexe 2**) : la zone côtière de Sainte-Marie (STMARIE), l'embouchure de la rivière des Galets dans la baie de Saint-Paul (RIVDGAL) et la zone au large de Saint-Pierre (CM-LSP) ont des indices de fréquentation très forts. La zone au large de Saint-Gilles (AIGRBR et BRBRIS) et la zone côtière de Saint-Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) cumulent les indices de présence et de fréquentation les plus élevés. La zone au large de Saint-Gilles a également une des plus grandes moyennes de temps de présence (BRBRIS). A l'inverse, dans d'autres zones, des valeurs minimales extrêmes ont été enregistrées, comme un nombre de requins détectés très faible au large du Cap la Houssaye (CM-LCLH). On note également le cas particulier de la zone côtière de Grande Ravine (GRRAVI) où la moyenne des temps de présence y est la plus élevée. Cette dernière est essentiellement due à un seul temps de présence de 1970 minutes. Si on retire cette valeur de l'analyse, la moyenne des

temps de présence dans cette zone n'est pas différente de celles enregistrées sur les autres stations d'écoute (hors BRBRIS). Que l'on prenne en compte ou non les valeurs extrêmes, les variables de présence entre les stations de la côte et du large ne sont pas significativement différentes (**Tableau 14**).

Comme pour l'ensemble des adultes, l'étude de la répartition spatiale des femelles et des mâles ne montre pas de différence significative selon le critère côte/large des stations d'écoute (**tableau 14**). Par contre, elle montre des différences dans la répartition des valeurs extrêmes sur les stations d'écoute entre les femelles et les mâles (**Figure 28a et b**). Trois cas sont observés (**Annexe 2**) :

1- une valeur extrême est enregistrée sur la station pour les deux sexes (cas de la zone côtière de Saint-Louis : GOLFETSAL et ETDUGOL).
2- une valeur extrême est observée sur la station pour les femelles (zone côtière de Sainte-Marie (STMARIE), baie de Saint-Paul (RIVDGAL et ARDA), zone côtière et du large de Saint-Gilles (AIGRBR, RONOIR, BRBRIS)).
3- une valeur extrême est enregistrée sur la station pour les individus mâles (le Cap La Houssaye (CAPLAHOU), la zone côtière de Saint-Leu (SUDSTLEU) et la zone au large de Saint-Pierre (CM-LSP)).

Ainsi la répartition spatiale des requins bouledogue adultes ne semble pas être définie par un critère côte/large mais par des zones côtières et larges très localisées où l'ensemble ou une majorité des variables de présence ont des valeurs fortes. A l'inverse, d'autres zones, côtières et au large, semblent peu utilisées par les requins bouledogue. Il faut toutefois noter que si l'on ne prend pas en compte les valeurs extrêmes, les indices de présence et de fréquentation tendent à être plus élevés au large qu'à la côte (p=0,06 ; **Tableau 14**). En d'autres termes, les requins utiliseraient plus le large que la côte en dehors des zones très utilisées.
Pour conclure, cette première approche de l'occupation spatiale des requins bouledogue le long des côtes réunionnaises montre sa complexité et la nécessité d'une étude à plus fine échelle pour pouvoir mieux la décrire et la comprendre.

Tableau 14. Comparaison des différentes variables en fonction du critère côte (C)/large (L) des stations d'écoute à l'aide de tests de Mann-Whitney. Résultats significatifs à p<0,05.

						Sans valeurs extrêmes			
Individus	**Variables**	**$N_{côte}$**	**N_{large}**	**U**	**niv. p**	**$N_{côte}$**	**N_{large}**	**U**	**niv. p**
Femelles + Mâles	Indice de présence	24	17	147,0	0,131	22	16	113,0	0,063
	Indice de fréquentation	24	17	157,5	0,216	20	15	93,5	0,060
	% de requins détectés	24	17	191,5	0,741	24	16	191,5	0,989
	Durée moy. des visites (min)	24	17	188,0	0,672	23	16	166,0	0,607
	Cv des temps de présence	24	17	197,5	0,863	19	13	97,5	0,318
Femelles	Indice de présence	24	17	160,0	0,244	22	15	129,0	0,265
	Indice de fréquentation	24	17	169,0	0,354	19	14	92,0	0,135
	% de requins détectés	24	17	175,5	0,451	24	16	175,5	0,649
	Durée moy. des visites (min)	24	17	192,0	0,751	24	14	126,0	0,204
	Cv des temps de présence	24	17	185,5	0,624	20	11	103,0	0,773
Mâles	Indice de présence	24	17	141,0	0,095	22	14	107,0	0,127
	Indice de fréquentation	24	17	147,5	0,135	22	13	112,0	0,290
	% de requins détectés	24	17	190,0	0,711	24	17	190,0	0,711
	Durée moy. des visites (min)	24	17	181,5	0,552	23	15	164,5	0,811
	Cv des temps de présence	23	17	145,5	0,171	21	17	145,5	0,333
Subadulte Femelle	Indice de présence	7	3	10,0	0,909				
	Indice de fréquentation	7	3	7,0	0,425				
	% de requins détectés	7	3	7,5	0,494				
	Durée moy. des visites (min)	7	3	9,0	0,732				
	Cv des temps de présence	4	2	1,0	0,165				

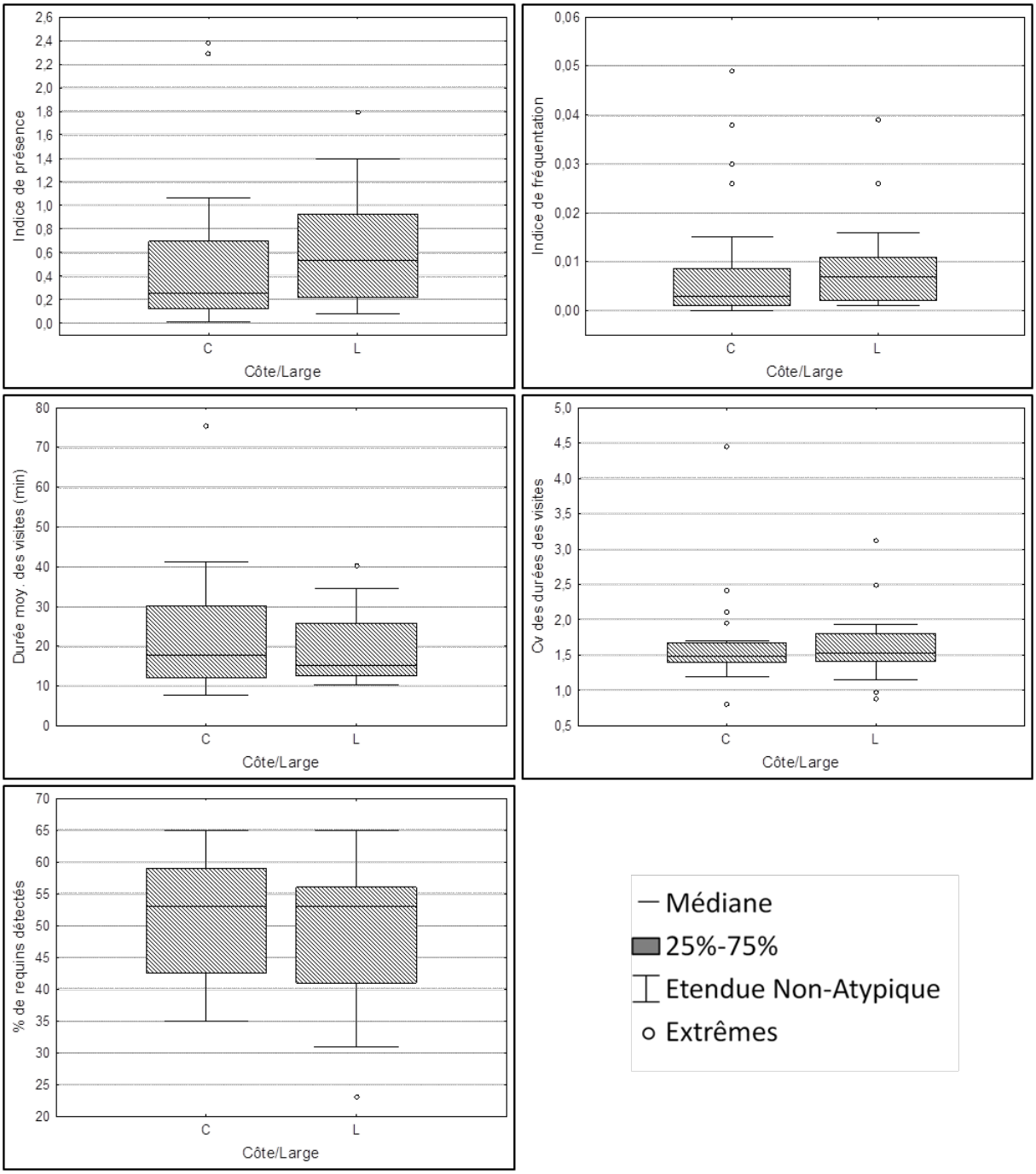


Figure 27. Boites à moustache des différentes variables selon le critère côte (C)/large (L) des stations. ($N_{Côte}$=24, N_{Large}=17) pour l'ensemble des adultes.

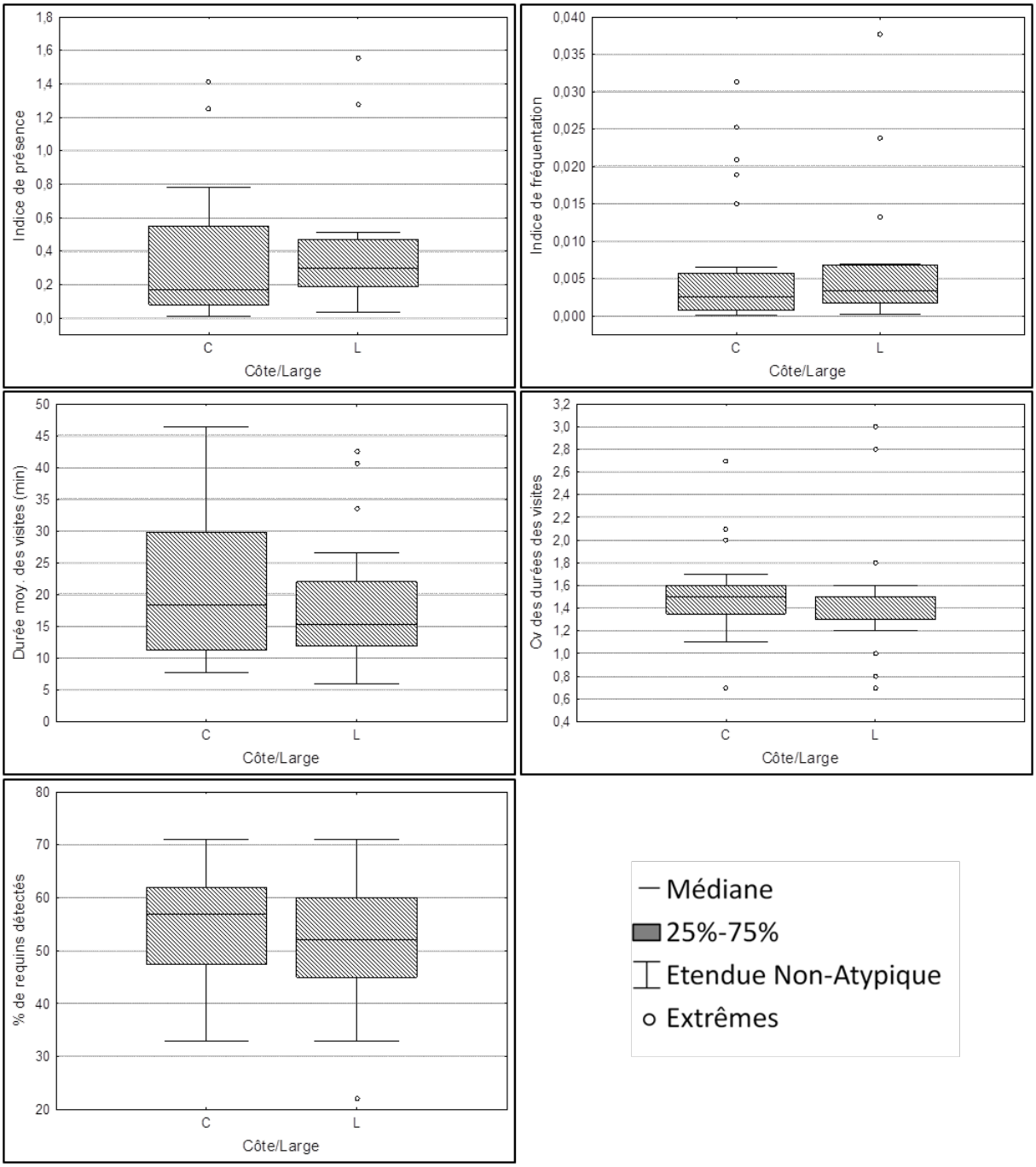


Figure 28a. Boites à moustache des différentes variables selon le critère côte (C)/large (L) des stations. ($N_{Côte}$=24, N_{Large}=17) pour les femelles adultes.

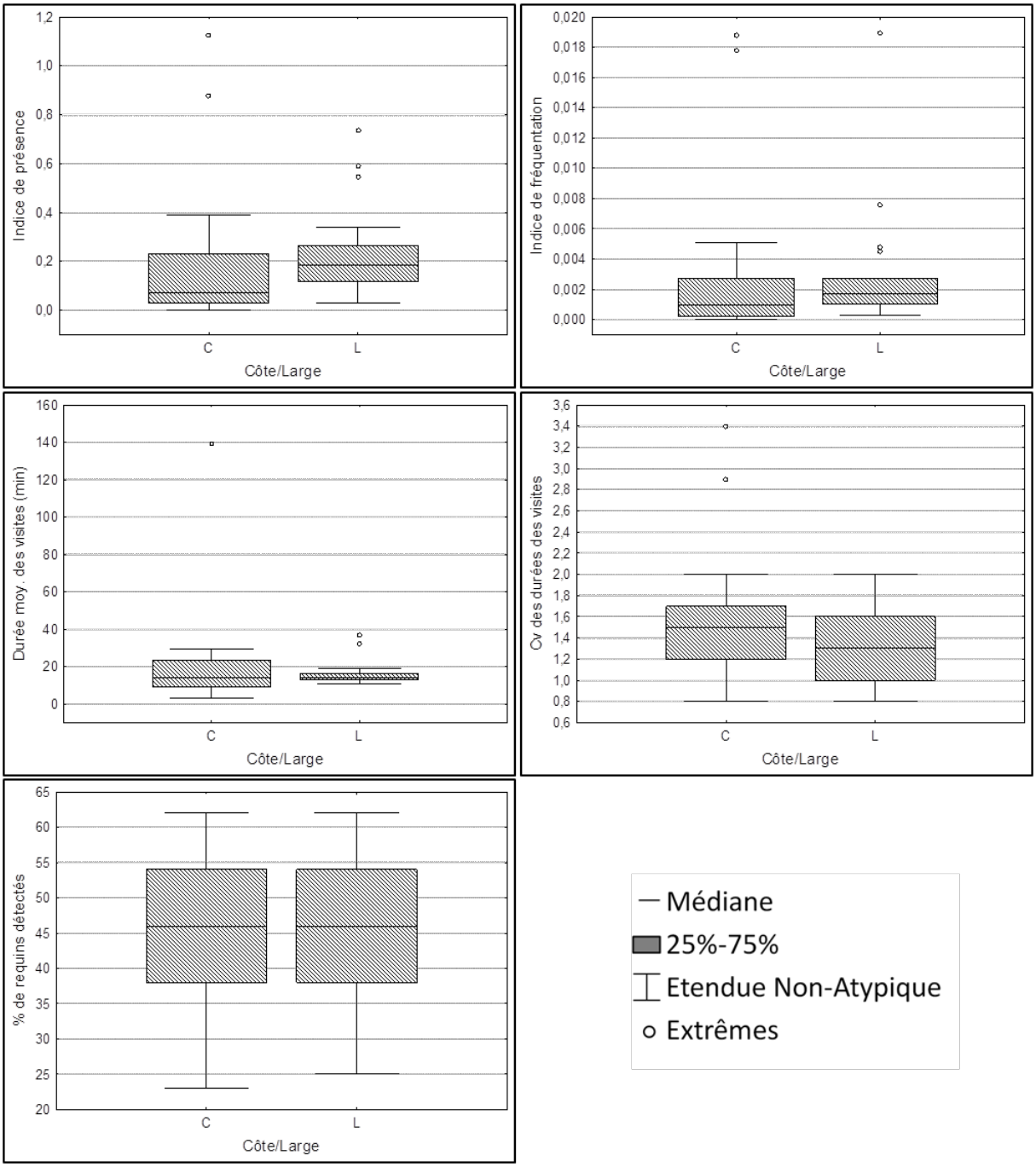


Figure 28b. Boites à moustache des différentes variables selon le critère côte (C)/large (L) des stations. ($N_{Côte}$=24, N_{Large}=17) pour les mâles adultes.

Le requin bouledogue sub-adulte

Le requin bouledogue sub-adulte femelle a été détecté sur 10 stations dont 7 côtières et 3 au large. Comme pour les adultes, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre l'utilisation de la côte et du large (**Tableau 14**). Cependant la quasi-totalité des visites (95%) et presque l'intégralité des temps de présence (98%) ont été enregistrées sur deux stations d'écoute côtière : GOLFETSAL et ETDUGOL. Il semble donc que la répartition

spatiale de la femelle sub-adulte soit restreinte à une zone côtière très localisée où l'ensemble des variables a des valeurs fortes alors que le reste de la zone d'étude, côtière et large confondues, est très peu utilisé.

3.1.3. Occupation spatiale des requins bouledogue adultes

L'étude a été réalisée sans prendre en compte la visite la plus longue effectuée à GRRAVI en décembre 2013 par un mâle requin bouledogue adulte (visite de 1970 min comparée à une durée moyenne des visites comprise entre 10 et 48 min, soit plus de 40 fois la valeur moyenne). L'analyse spatiale a permis de mettre en évidence plusieurs types de zones le long des côtes réunionnaises, définies en fonction des variables de présence. La présence et le nombre des différents types de zone et leurs répartitions spatiales représentent les stratégies d'occupation spatiale utilisées par les requins bouledogues suivis. Ces dernières sont expliquées en détails dans la suite de cette partie, en distinguant les cas selon que l'on considère l'ensemble des adultes ou seulement l'un des deux sexes.

Stratégie d'occupation spatiale des individus adultes (femelles + mâles)

Le protocole d'analyse spatiale a permis de définir 4 groupes de stations représentant 4 stratégies d'occupation spatiale différentes chez les adultes (**Figures 29, 30 et 31 ; Tableau 15**) :

- Groupe 1 ou Zones Peu Utilisées (ZPU) (6 stations d'écoute) : Dans ces zones, le nombre de requins détectés, l'indice de présence et l'indice de fréquentation sont les plus faibles. La durée moyenne des visites est également très courte. Elles sont situées majoritairement au nord, notamment sur le sec de Saint-Paul, et à l'est, à Sainte-Rose.

- Groupe 2 ou Zones Transitoires (ZT) (20 stations d'écoute) : Ces zones sont définies par un nombre important de requins détectés mais qui effectuent très peu de visites et généralement de courtes durées. Cela se traduit par un indice de fréquentation faible. Elles sont réparties le long de la côte ouest entre Saint-Gilles et l'extrémité sud de Saint-Pierre.

- Groupe 3 ou Zones Secondaires d'Occupation (ZSO) (11 stations d'écoute) : Ces zones sont caractérisées par un nombre élevé de requins détectés associé à un indice de présence fort et une durée moyenne des visites très élevée. Il en résulte un indice de fréquentation élevé. Elles se situent à Sainte-Marie, en baie de Saint-Paul, au large de Boucan-Canot et au large de Saint-Pierre.

- Groupe 4 ou Zones Principales d'Occupation (ZPO) (4 stations d'écoute) : Ces zones sont caractérisées par le plus grand nombre de requins détectés, les plus forts indices de présence (deux fois plus de visites que dans les ZSO) et une durée moyenne des visites très élevée. L'indice de fréquentation est très fort, environ deux fois supérieur à celui trouvé dans les ZSO. Elles se situent à Saint-Gilles et en baie de Saint-Louis.

Si les requins bouledogue adultes utilisent l'ensemble de la zone d'étude, l'occupation spatiale est très hétérogène. Sur les 41 stations d'écoute, 15 (37%) ont été plus utilisées que les autres (ZSO + ZPO : Sainte-Marie, baie de Saint-Paul, large Boucan, Saint-Gilles, baie de Saint-Louis et large Saint-Pierre ; **Figure 30**). Le reste de la zone d'étude (63%) est moins utilisée par les requins marqués et pourrait représenter soit des zones de passage (ZT : notamment entre Saint-Gilles et Saint-Pierre), soit des zones de moindre intérêt (ZPU : extrémité Nord et Sud de la zone). La forte valeur des coefficients de variation des durées des visites pour l'ensemble des groupes semblent également indiquer une variabilité comportementale des requins dans leur utilisation des différentes zones, au cours de l'étude. Cet aspect sera étudié plus en détails dans le chapitre 5 qui se concentre sur les comportements individuels.

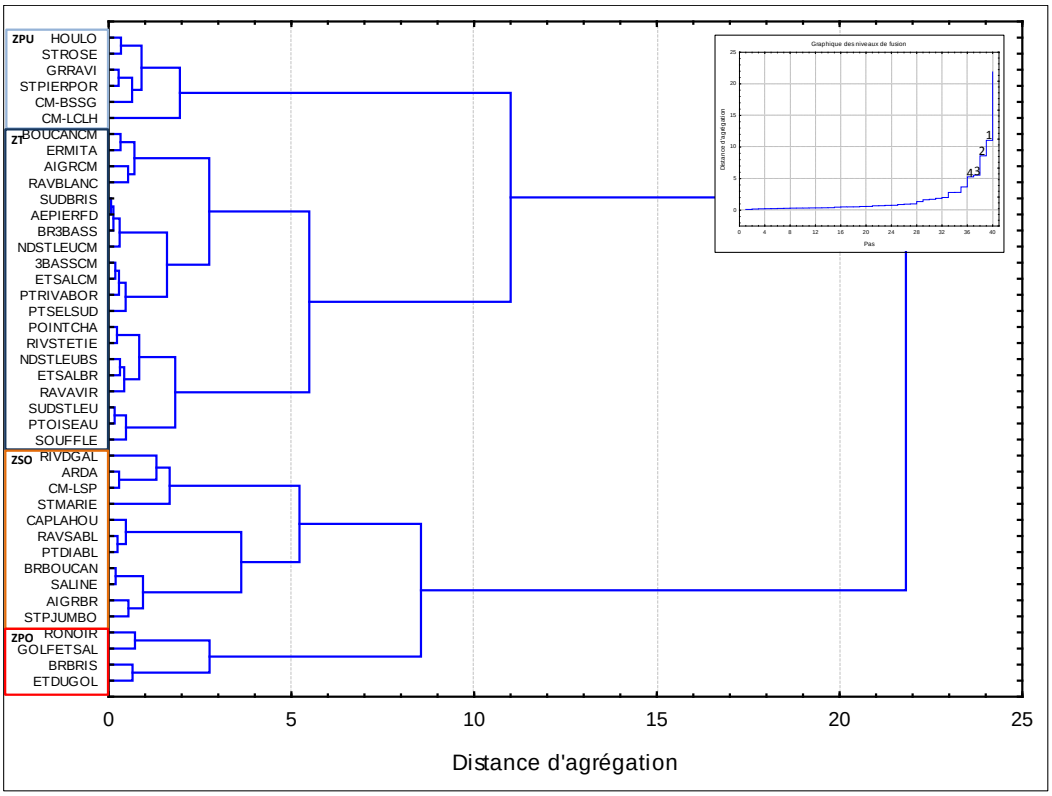
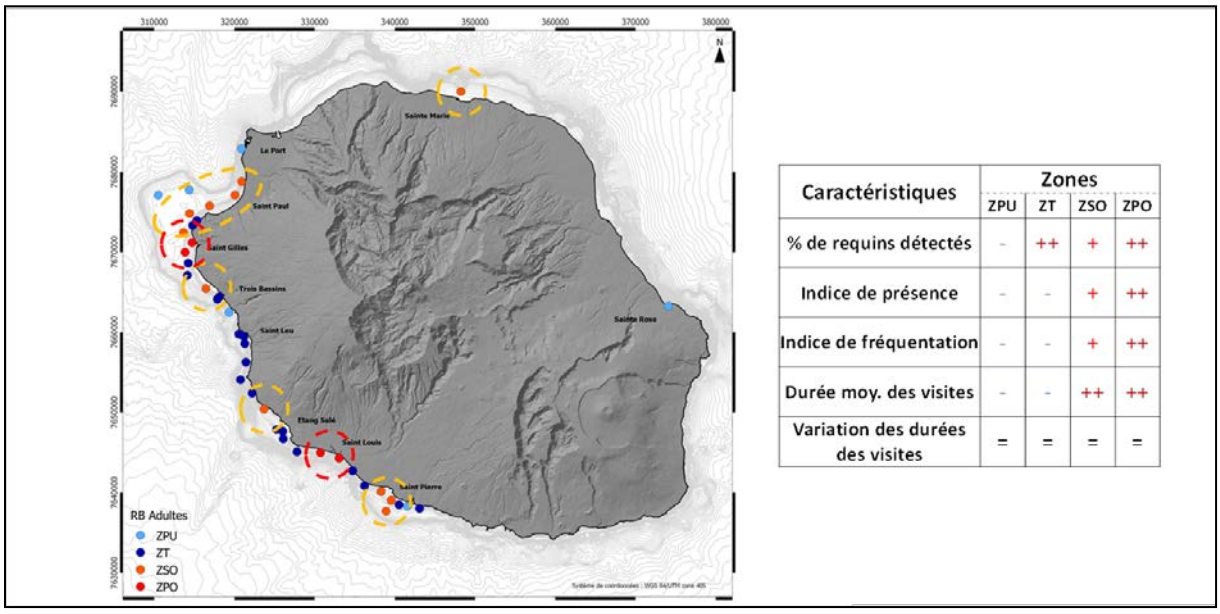


Figure 29. Dendrogramme des groupes de stations d'écoute basés sur les différentes variables de présence des requins bouledogue (Méthode de Ward, Distance euclidienne) et graphique des niveaux de fusions avec le nombre de groupe.



Caractéristiques	Zones			
	ZPU	ZT	ZSO	ZPO
% de requins détectés	-	++	+	++
Indice de présence	-	-	+	++
Indice de fréquentation	-	-	+	++
Durée moy. des visites	-	-	++	++
Variation des durées des visites	=	=	=	=

Figure 30. Occupation spatiale des requins bouledogue adultes le long des côtes réunionnaises.
Les cercles en pointillés rouges et orange délimitent les zones les plus utilisées.
ZPU : Zones Peu Utilisées ; ZT : Zones Transitoires ; ZSO : Zones Secondaires d'Occupation ; ZPO : Zones Principales d'Occupation.

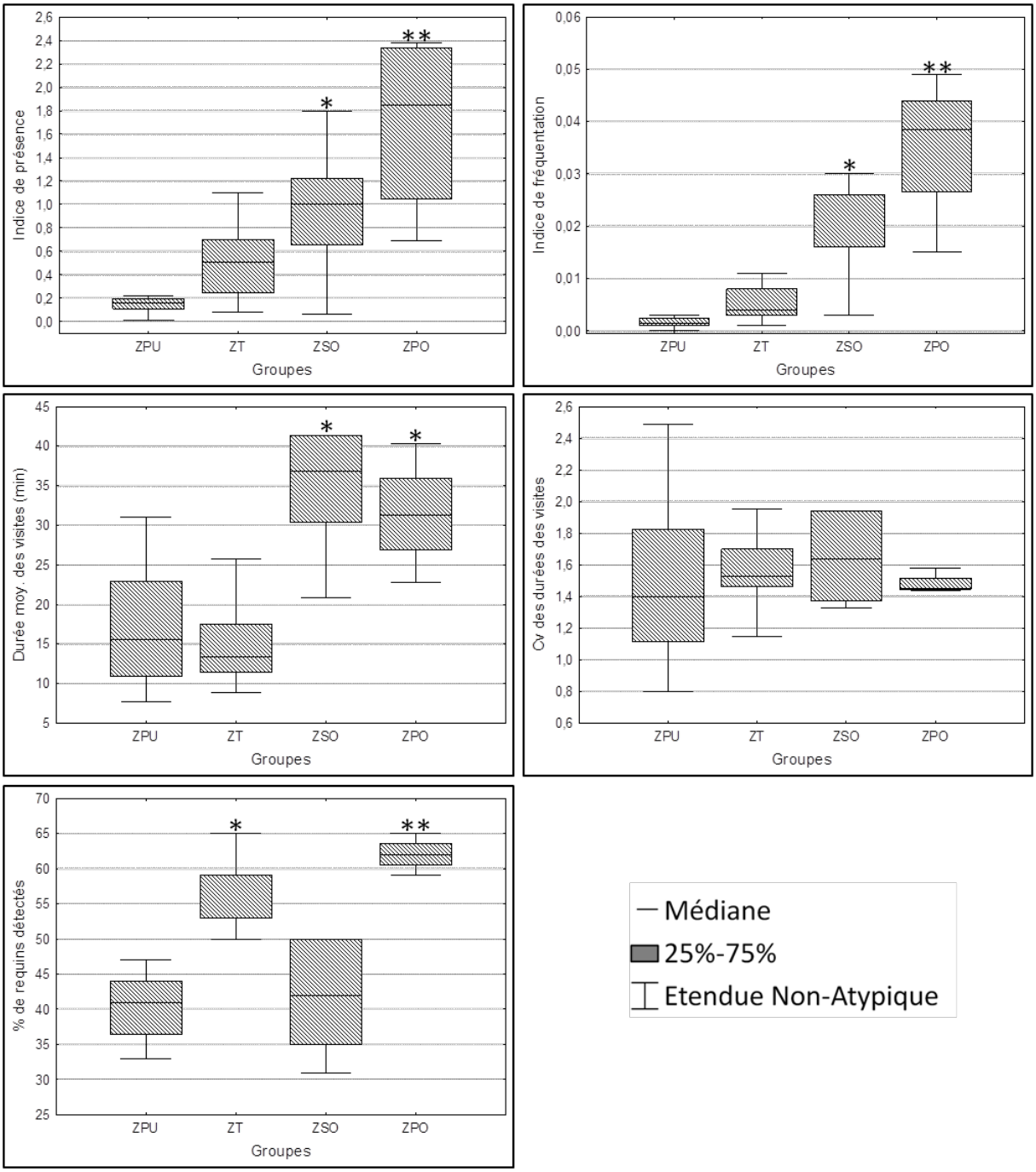


Figure 31. Boites à moustaches des variables de présence en fonction des groupes de stations chez les requins bouledogues adultes.

N_{ZPU}=6, N_{ZT}=20, N_{ZSO}=11, N_{ZPO}=4

Les groupes avec une ou plusieurs étoiles sont significativement différents des autres groupes pour la variable considérée.
Les groupes sans ou avec un même nombre d'étoiles ne sont pas significativement différents.

Tableau 15. Récapitulatif des valeurs des différentes variables en fonction des groupes de stations chez les requins bouledogues adultes.

Groupes	Nbre de stations	Indice de présence			
		Moy	Écartype	Min	Max
ZPU	6	0,14	0,07	0,06	0,19
ZT	20	0,44	0,33	0,01	1,10
ZSO	11	0,70	0,52	0,12	1,79
ZPO	4	1,69	0,80	0,69	2,38
Groupes	**Nbre de stations**	**Indice de fréquentation**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	6	0,0014	0,0008	0,0007	0,0025
ZT	20	0,0040	0,0028	0,0001	0,0099
ZSO	11	0,0145	0,0107	0,0025	0,0300
ZPO	4	0,0353	0,0143	0,0152	0,0492
Groupes	**Nbre de stations**	**Pourcentage de requins détectés**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	6	35	6	23	41
ZT	20	54	7	41	65
ZSO	11	44	8	31	53
ZPO	4	62	2	59	65
Groupes	**Nbre de stations**	**Durée moy. des visites**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	6	15,6	3,8	9,1	18,4
ZT	20	12,9	3,1	7,8	19,0
ZSO	11	29,9	6,5	20,8	41,3
ZPO	4	31,4	7,1	22,8	40,2
Groupes	**Nbre de stations**	**Cv des durées des visites**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	6	1,2	0,3	0,9	1,5
ZT	20	1,6	0,4	0,8	2,5
ZSO	11	1,8	0,5	1,3	3,1
ZPO	4	1,5	0,1	1,4	1,6

3.1.4. Occupation spatiales des requins bouledogue adultes en fonction du sexe

Les requins bouledogue adultes femelles

Le protocole d'analyse spatiale a défini 4 groupes de station représentant 4 modes d'occupation spatiale différents chez les femelles adultes (**Figures 32, 33 et 34 ; Tableau 16**) :

- Groupe 1 ou Zones Peu Utilisées (ZPU) (9 stations d'écoute) : Elles sont situées au nord, notamment sur le sec de Saint-Paul, au sud, à Saint-Pierre, et à l'est, à Sainte-Rose.

- Groupe 2 ou Zones Transitoires (ZT) (23 stations d'écoute) : Elles sont réparties sur l'ensemble de la côte ouest entre le Cap La Houssaye et Saint-Pierre.

- Groupe 3 ou Zones Secondaires d'Occupation (ZSO) (5 stations d'écoute) : Elles se situent au large de Boucan, en baie de Saint-Paul et à Sainte-Marie.

- Groupe 4 ou Zones Principales d'Occupation (ZPO) (4 stations d'écoute) : Ces zones sont caractérisées par un grand nombre de requins détectés, les plus forts indices de présence (quatre fois plus de visites que dans les ZSO) et de fréquentation (plus de 5 fois supérieur à ceux trouvés dans les ZSO). Elles se situent à Saint-Gilles et en baie de Saint-Louis.

L'occupation spatiale des femelles est très proche de celle observée chez l'ensemble des individus adultes. Si elles utilisent l'ensemble de la zone d'étude, l'occupation spatiale est très hétérogène et l'on retrouve les 4 stratégies différentes définies chez l'ensemble des adultes. Neuf stations d'écoute (22%) ont été plus utilisées que les autres. Les deux ZPO (Saint-Gilles et baie de Saint-Louis) sont les mêmes que celles mises en évidence chez l'ensemble des adultes. Par contre les ZSO (Sainte-Marie, baie de Saint-Paul, Large Boucan) sont moins nombreuses et exclusivement dans le nord de la zone d'étude. Le reste de la zone d'étude (78%), qui est moins utilisé par les femelles, pourrait représenter essentiellement des zones de passage (ZT : entre Saint-Gilles et Saint-Pierre) et des zones de moindre intérêt (ZPU : Sec de Saint-Paul, Sud de la côte ouest et Sainte-Rose). Les fortes valeurs des coefficients de variation des durées des visites pour l'ensemble des groupes indiquent une variabilité comportementale entre individus femelles dans leur utilisation des différentes zones, au cours de l'étude.

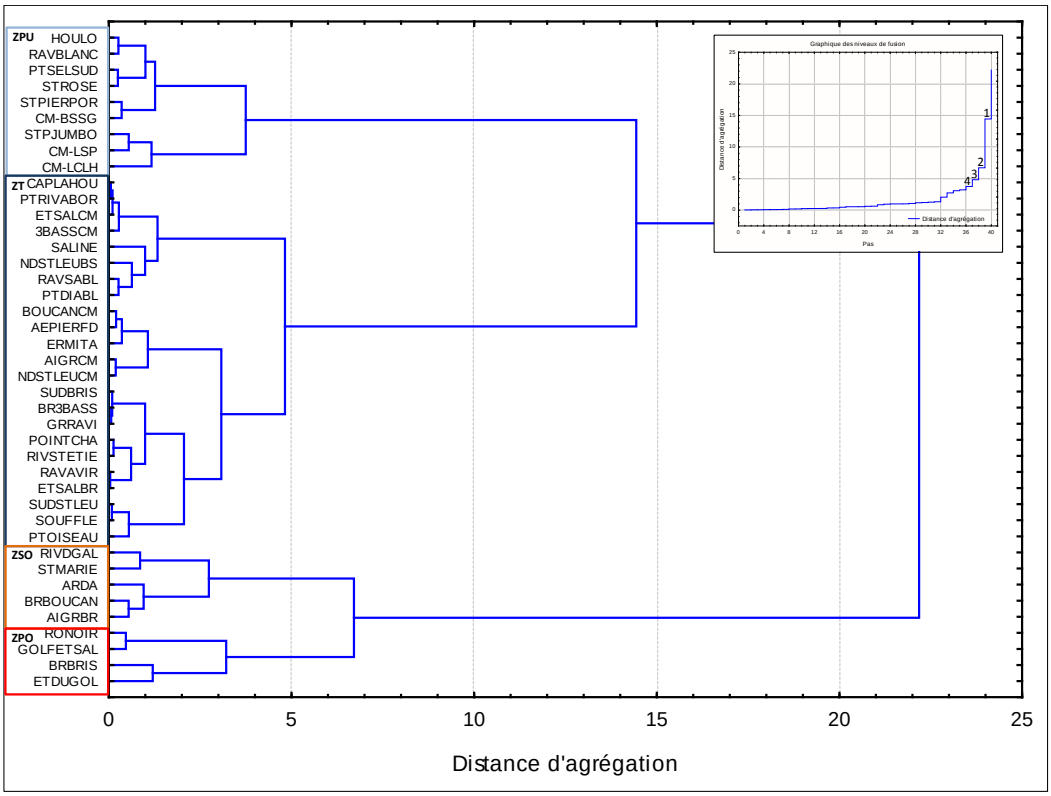
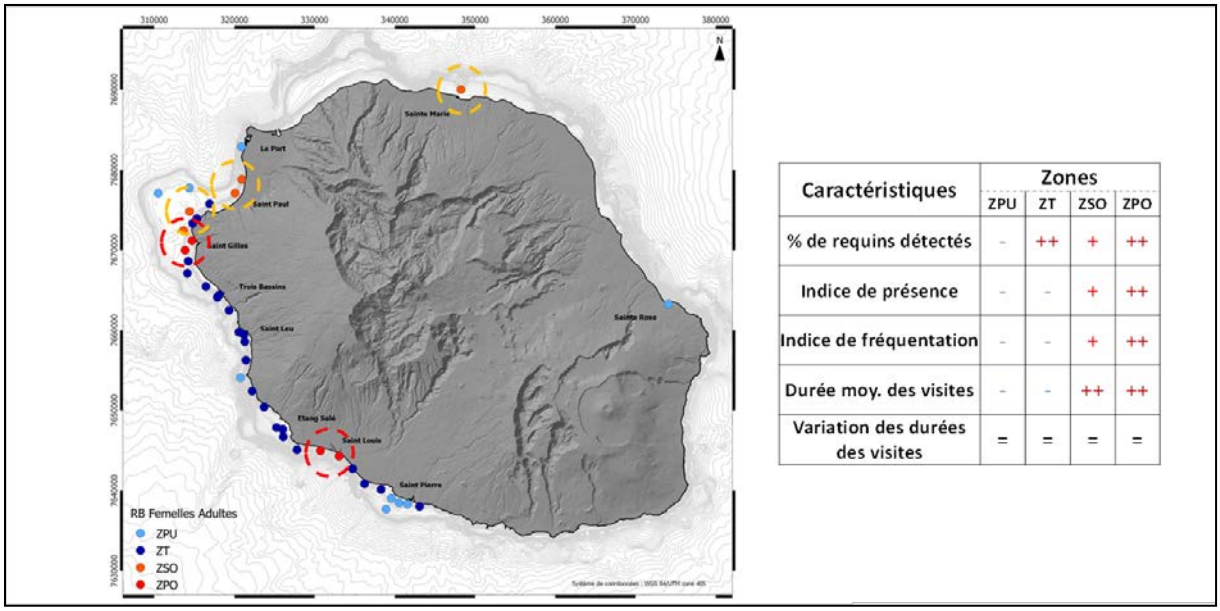


Figure 32. Dendrogramme des groupes de stations d'écoute basés sur les variables de la présence des requins bouledogue adultes femelles (Méthode de Ward, Distance euclidienne) et graphique des niveaux de fusions avec le nombre de groupe.



Caractéristiques	Zones			
	ZPU	ZT	ZSO	ZPO
% de requins détectés	-	++	+	++
Indice de présence	-	-	+	++
Indice de fréquentation	-	-	+	++
Durée moy. des visites	-	-	++	++
Variation des durées des visites	=	=	=	=

Figure 33. Occupation spatiale des requins bouledogue adultes femelles le long des côtes réunionnaises.Les cercles en pointillés rouges et oranges délimitent les zones les plus utilisées.

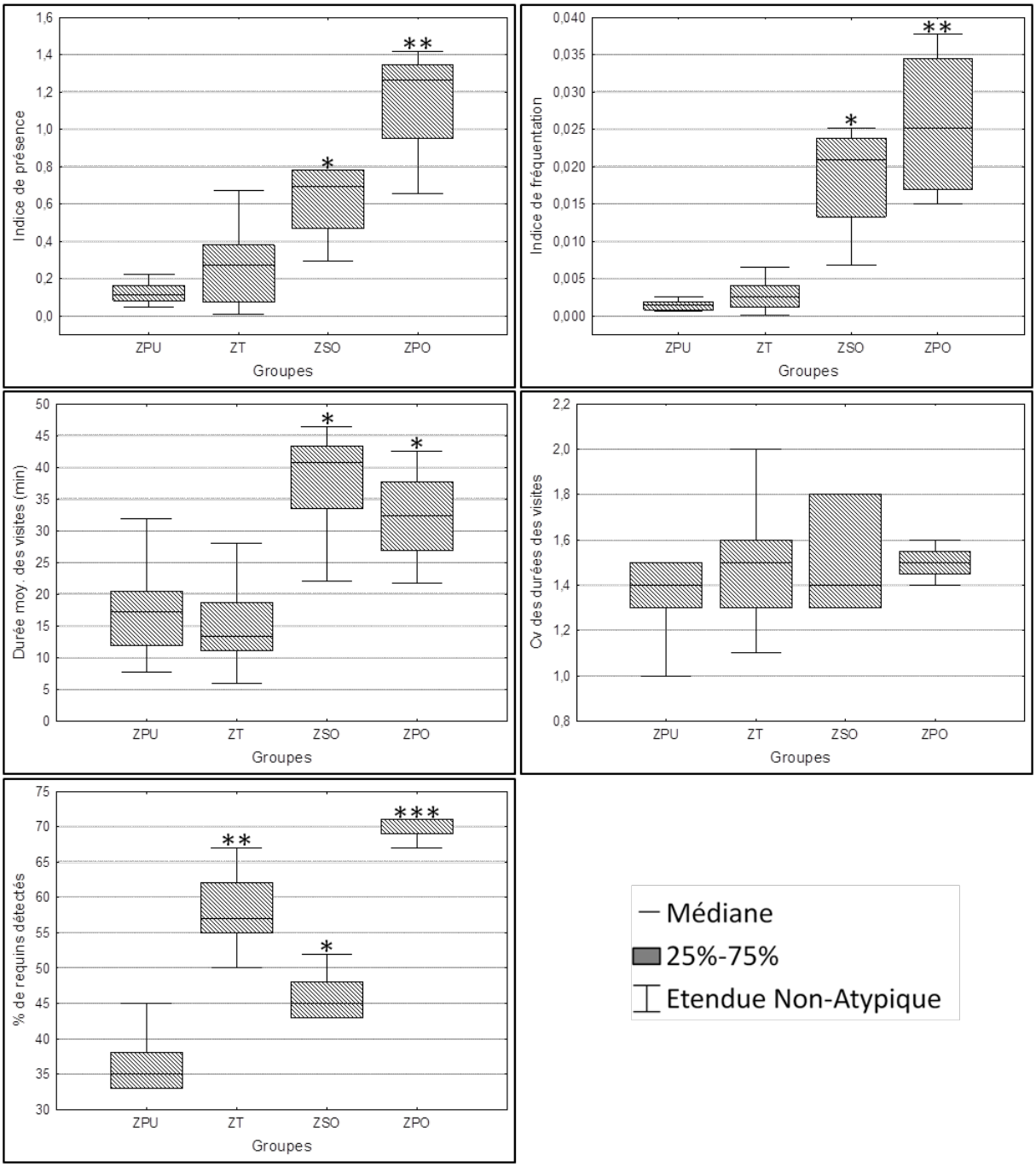


Figure 34. Boites à moustaches des variables de présence par groupes de stations chez les femelles adultes.
N_{ZPU}=9, N_{ZT}=23, N_{ZSO}=5, N_{ZPO}=4.
Les groupes avec une ou plusieurs étoiles sont significativement différents des autres groupes pour la variable considérée.
Les groupes sans ou avec un même nombre d'étoiles ne sont pas significativement différents.

Tableau 16. Récapitulatif des valeurs des différentes variables par groupes chez les femelles adultes.

Groupes	Nbre de stations	Indice de présence			
		Moy	Écartype	Min	Max
ZPU	9	0,16	0,13	0,05	0,49
ZT	23	0,25	0,18	0,01	0,67
ZSO	5	0,76	0,49	0,29	1,56
ZPO	4	1,15	0,34	0,66	1,41
Groupes	**Nbre de stations**	**Indice de fréquentation**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	9	0,0020	0,0020	0,0006	0,0069
ZT	23	0,0026	0,0018	0,0001	0,0065
ZSO	5	0,0180	0,0078	0,0068	0,0252
ZPO	4	0,0257	0,0106	0,0150	0,0377
Groupes	**Nbre de stations**	**Pourcentage de requins détectés**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	9	36	7	22	45
ZT	23	58	5	50	67
ZSO	5	45	6	35	52
ZPO	4	70	2	67	71
Groupes	**Nbre de stations**	**Durée moy. des visites**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	9	17,7	7,7	7,8	31,9
ZT	23	15,2	6,1	5,9	31,5
ZSO	5	37,2	9,8	22,0	46,4
ZPO	4	32,3	8,5	21,8	42,5
Groupes	**Nbre de stations**	**Cv des durées des visites**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	9	1,3	0,3	0,7	1,5
ZT	23	1,6	0,5	0,7	2,8
ZSO	5	1,8	0,7	1,3	3,0
ZPO	4	1,5	0,1	1,4	1,6

Les requins bouledogue adultes mâles

Le protocole d'analyse spatiale a permis de définir 4 groupes de stations représentant 5 modes d'occupation spatiale différentes chez les mâles adultes (**Figures 35, 36 et 37 ; Tableau 17**) :

- Groupe 1 ou Zones Peu Utilisées (ZPU) (8 stations d'écoute) : Elles sont situées au nord, notamment de Boucan Canot au Cap des Aigrettes et à l'est, à Sainte-Rose.

- Groupe 2 ou Zones Transitoires (ZT) (14 stations d'écoute) : Elles sont réparties sur la côte ouest entre Saint-Leu et Saint-Pierre.

- Groupe 3a ou Zones Secondaires d'Occupation 1 (ZSO1) (11 stations d'écoute) : Ces zones sont caractérisées par un nombre de requins détectés élevé qui réalisent peu de visites d'une durée moyenne élevée. L'indice de fréquentation reste faible. Elles se situent au sud de Saint-Gilles, à Etang-Salé et Saint-Pierre.

- Groupe 3b ou Zones Secondaires d'Occupation 2 (ZSO2) (3 stations d'écoute) : Ces zones ont un nombre de requins détectés faible qui effectuent un petit nombre de visites mais de très longues durées. Ces longues visites, bien que peu nombreuses, sont suffisantes pour induire un indice de fréquentation élevé. Elles se situent à La Saline, à Grande Ravine et Sainte-Marie.

- Groupe 4 ou Zones Principales d'Occupation (ZPO) (5 stations d'écoute) : Ces zones sont caractérisées par un grand nombre de requins détectés, les plus forts indices de présence (trois fois plus de visites que dans les ZSO) et de fréquentation (plus de 7 fois supérieur à ceux trouvés dans les ZSO). La durée moyenne des visites est également la plus élevée. Elles se situent en baie de Saint-Paul, en baie de Saint-Louis et au large de Saint-Pierre.

L'occupation spatiale des adultes mâles reflète celle observée chez l'ensemble des individus adultes avec quelques variations notables. S'ils utilisent l'ensemble de la zone, l'occupation spatiale est très hétérogène et l'on trouve 5 modes de répartition différents, soit une de plus que chez l'ensemble des adultes et les femelles. Dix-neuf stations (46%) ont été plus utilisées que les autres, soit 2 fois plus que chez les femelles. La ZPO de la baie Saint-Louis est la même que celle mise en évidence chez l'ensemble des adultes et chez les femelles. La baie de Saint-Paul, qui est une ZSO pour les femelles, représente une ZPO pour les mâles. La ZPO au large de Saint-Pierre concerne uniquement les mâles bien que la zone apparaît importante lors de l'analyse avec l'ensemble des adultes. Contrairement aux femelles, les ZSO des mâles sont réparties sur une zone plus large, notamment entre le sud de Saint-Gilles et Grande Ravine. Sainte-Marie, qui est une ZPO pour les femelles, est la seule ZSO des mâles au nord de Saint-Gilles. La ZSO à proximité d'Etang Salé ne concerne que les mâles même si la zone se distingue également lors de l'analyse avec l'ensemble des adultes. Le reste de la zone d'étude

(54%), qui est moins utilisé par les requins marqués, pourrait représenter essentiellement des zones de passage (ZT : entre Saint-Leu et Saint-Pierre) et des zones de moindre intérêt (ZPU : Sec de Saint-Paul, Boucan-Canot et Sainte-Rose). Comme pour les femelles, les fortes valeurs des coefficients de variation des durées des visites pour l'ensemble des groupes indiquent une variabilité comportementale entre les individus mâles dans leurs utilisations des différentes zones, au cours de l'étude.

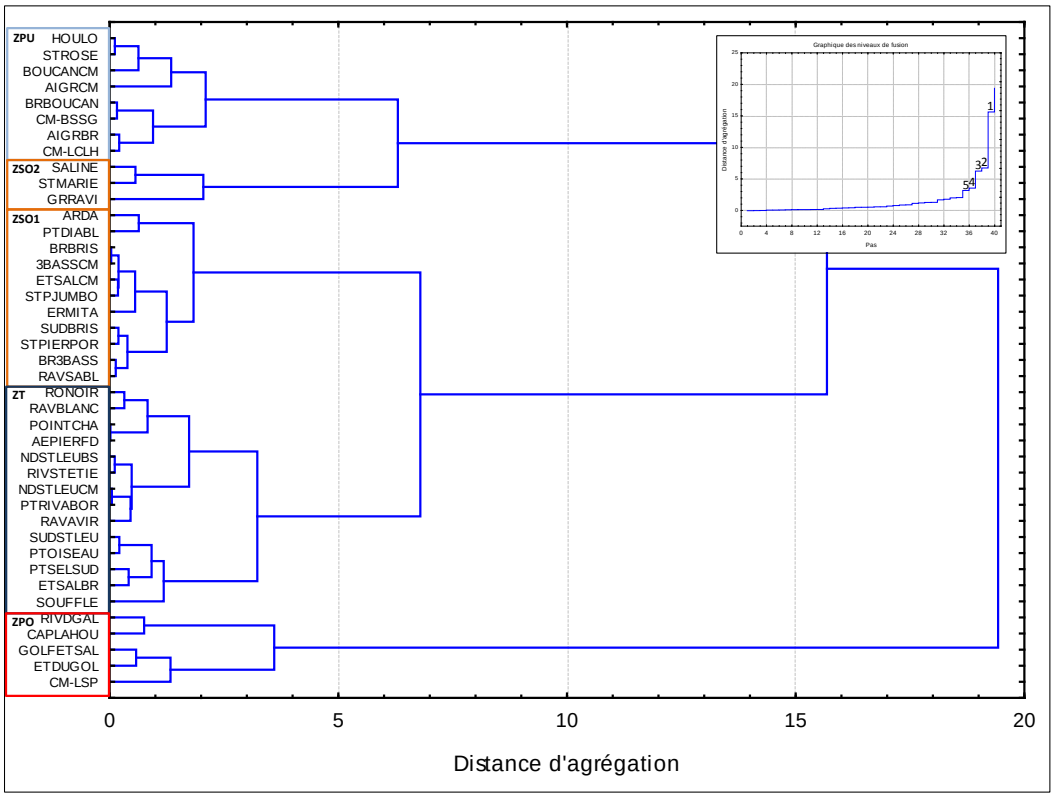
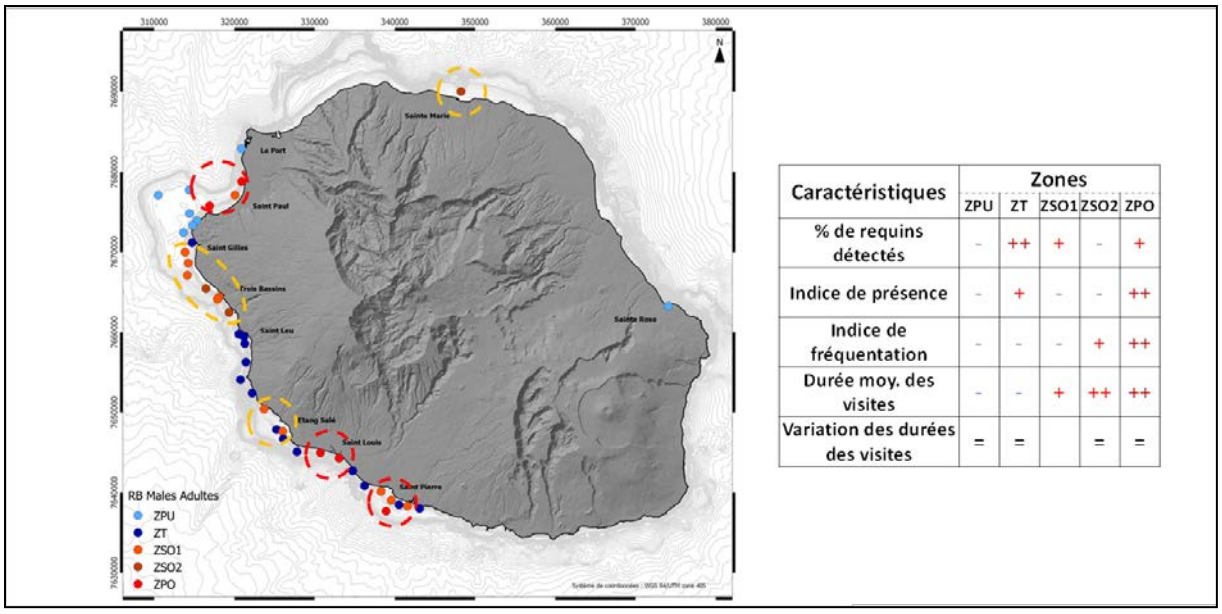


Figure 35. Dendrogramme des groupes de stations d'écoute basés sur les variables de présence des requins bouledogue adultes mâles (Méthode de Ward, Distance euclidienne) et graphique des niveaux de fusions avec le nombre de groupe.



Caractéristiques	Zones				
	ZPU	ZT	ZSO1	ZSO2	ZPO
% de requins détectés	-	++	+	-	+
Indice de présence	-	+	-	-	++
Indice de fréquentation	-	-	-	+	++
Durée moy. des visites	-	-	+	++	++
Variation des durées des visites	=	=		=	=

Figure 36. Occupation spatiale des mâles requins bouledogue adultes le long des côtes réunionnaises. Les cercles en pointillés rouges et oranges mettent en évidence les zones les plus utilisées (ZPO+ZSO1+ZSO2).

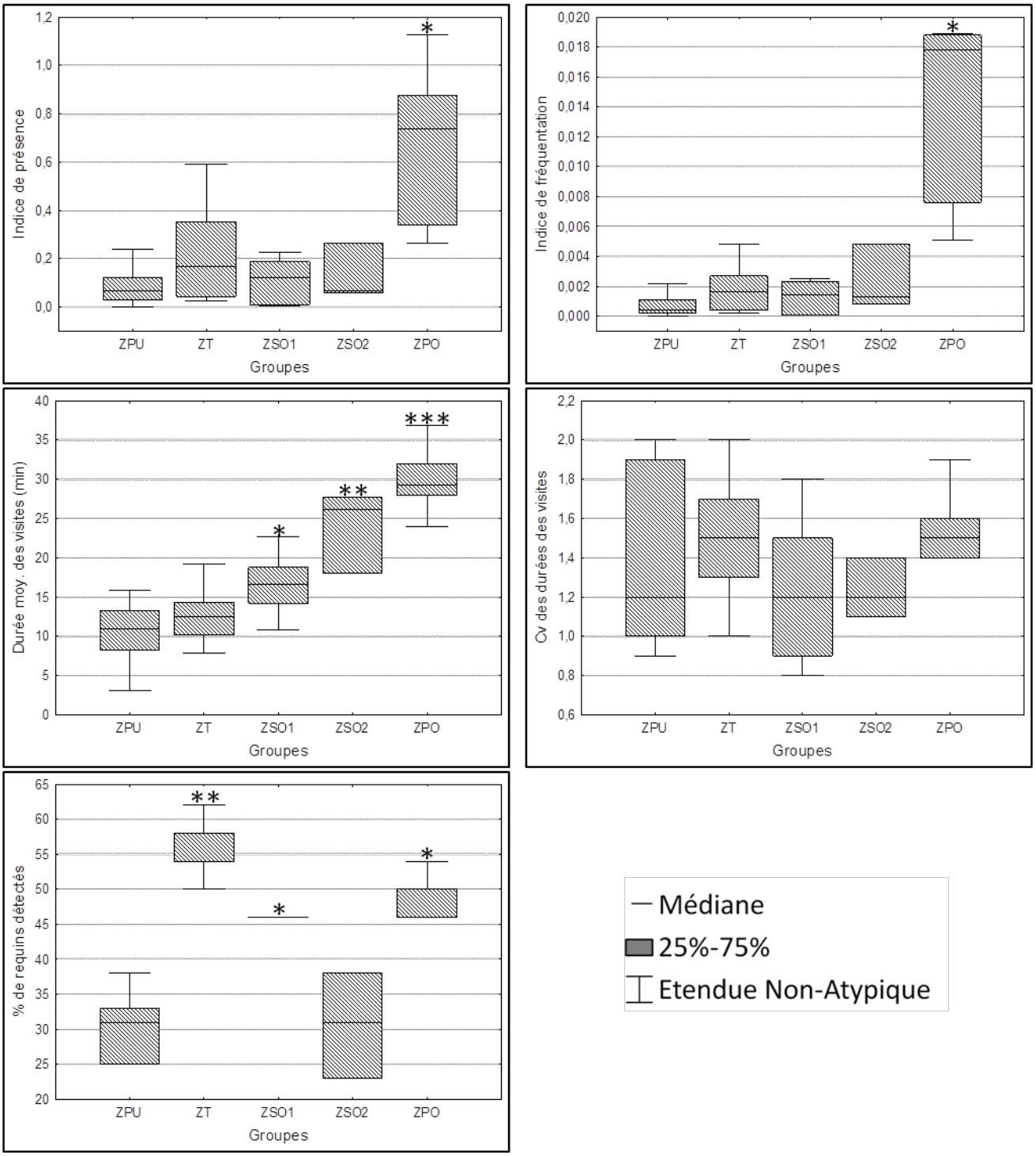


Figure 37. Boites à moustaches des variables de présence par groupes de stations chez les mâles adultes.
N_{ZPU}=8, N_{ZT}=14, N_{ZSO1}=11, N_{ZSO2}=3, N_{ZPO}=5.
Les groupes avec une ou plusieurs étoiles sont significativement différents des autres groupes pour la variable considérée.
Les groupes sans ou avec un même nombre d'étoiles ne sont pas significativement différents.

Tableau 17. Récapitulatif des valeurs des différentes variables par groupes de stations chez les mâles adultes

Groupes	Nbre de stations	Indice de présence			
		Moy	Écartype	Min	Max
ZPU	8	0,08	0,08	0,00	0,24
ZT	14	0,21	0,19	0,03	0,59
ZSO1	11	0,10	0,08	0,01	0,23
ZSO2	3	0,13	0,12	0,06	0,26
ZPO	5	0,67	0,36	0,26	1,13
Groupes	**Nbre de stations**	**Indice de fréquentation**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	8	0,0007	0,0007	0,0000	0,0022
ZT	14	0,0018	0,0016	0,0002	0,0048
ZSO1	11	0,0012	0,0010	0,0001	0,0025
ZSO2	3	0,0023	0,0022	0,0008	0,0048
ZPO	5	0,0136	0,0067	0,0051	0,0189
Groupes	**Nbre de stations**	**Pourcentage de requins détectés**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	8	30	5	25	38
ZT	14	55	5	46	62
ZSO1	11	45	3	38	46
ZSO2	3	31	8	23	38
ZPO	5	48	3	46	54
Groupes	**Nbre de stations**	**Durée moy. des visites**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	8	10,5	4,1	3,1	15,9
ZT	14	12,3	3,1	7,8	19,2
ZSO1	11	16,5	3,2	10,8	22,7
ZSO2	3	23,9	5,2	18,0	27,7
ZPO	5	30,0	4,8	24,0	36,9
Groupes	**Nbre de stations**	**Cv des durées des visites**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	8	1,3	0,4	0,9	2,0
ZT	14	1,6	0,5	1,0	2,9
ZSO1	11	1,2	0,3	0,8	1,8
ZSO2	3	1,2	0,2	1,1	1,4
ZPO	5	1,6	0,2	1,4	1,9

3.1.5. Comparaison de l'occupation spatiale entre femelles et mâles adultes

La comparaison des différentes variables par station en fonction du sexe a mis en évidence une variation significative des indices de présence et de fréquentation, du pourcentage de

requins détectés et de la durée moyenne des visites en fonction du sexe (**Tableau 18**). Le coefficient de variation des durées des visites ne varie pas de façon significative.

Tableau 18. Comparaison des variables par station en fonction du sexe à l'aide de tests de Wilcoxon. Résultats en rouge significatif à p<0.05

	N Actifs	Z	niv. P
Indice de présence F vs M	41	4,1	0,0000
Indice de fréquentation F vs M	41	3,8	0,0002
% de requins détectés F vs M	41	3,6	0,0003
Durée moyenne des visites F vs M	41	2,2	0,0258
Cv des durées des visites F vs M	41	0,1	0,9039

Les femelles et les mâles ont une occupation spatiale contrastée au sein de la zone d'étude, avec des zones utilisées de la même manière par les individus des deux sexes et d'autres qui sont significativement plus utilisées soit par les femelles, soit par les mâles. La baie de Saint-Louis (ZPO) et Sainte-Marie (ZSO) sont les deux seules zones utilisées de la même manière indépendamment du sexe. Les autres zones sont utilisées de manière différente en fonction du sexe : Saint Gilles est une ZPO pour les femelles alors qu'elle n'est que peu utilisée par les mâles. A l'inverse, Saint-Pierre est une ZPO pour les mâles alors que la présence de femelles y est moins importante. Dans la baie de Saint-Paul, la différence entre les deux sexes est moins prononcée car la zone est une ZSO pour les femelles et une ZPO pour les mâles. La zone au large de Boucan constitue une ZSO pour les femelles alors que c'est une zone peu utilisée par les mâles. Chez les femelles, la zone entre le sud de Saint-Gilles et la baie de Saint-Louis est composée principalement de zones transitoires alors que chez les mâles, la zone entre le sud de Saint-Gilles et Saint-Leu est une ZSO.

En résumé, les femelles et les mâles ont d'une part, des zones d'occupation communes, et d'autre part, des zones d'occupation spécifiques à chacun des sexes. Les zones secondaires d'occupation des femelles sont peu nombreuses et très restreintes alors que chez les mâles, les zones secondaires sont nombreuses et réparties sur de larges zones. Enfin, il faut noter que les ZSO des deux sexes n'ont pas les mêmes caractéristiques : chez les femelles, toutes les ZSO sont des zones où l'ensemble des variables de présence est élevé, notamment la durée moyenne des visites ; chez les mâles, les ZSO sont composées de deux types de zones, une où

les requins sont peu nombreux mais chaque visite dure longtemps et une où les requins sont plus nombreux mais restent moins longtemps à chaque visite.

3.1.6. Occupation spatiale du requin bouledogue sub-adulte femelle

Le protocole d'analyse spatiale a permis de définir 4 groupes de station représentant 3 modes d'occupation spatiale différentes chez la femelle sub-adulte (**Figures 38 et 39 ; Tableau 19**) :

- Groupe 0 ou Zones Non Utilisées (ZNU) (31 stations d'écoute) : La femelle subadulte n'a jamais été détecté dans ces zones : au nord, du Port à Etang Salé, au sud, sur la bande côtière de Saint-Pierre et à l'est, à Sainte-Marie et Sainte-Rose.

- Groupe 1 ou Zones Peu Utilisées (ZPU) (5 stations d'écoute) : Elles sont situées à l'Etang Salé, en face l'aéroport de Pierrefonds et au large de Saint-Pierre.

- Groupe 3 ou Zones Secondaires d'Occupation (ZSO) (4 stations d'écoute) : Elles se situent dans la baie de Saint-Louis et à la Pointe du Diable.

- Groupe 4 ou Zones Principales d'Occupation (ZPO) (1station d'écoute) : cette zone se situe à Etang du Gol. Elle est caractérisée par le plus grand indice de présence (30 fois plus de visite que dans les ZSO) et le plus grand indice de fréquentation (141 fois supérieur à ceux trouvés dans les ZSO). La durée moyenne des visites est également la plus élevée (plus de 8 fois la moyenne enregistrée dans les ZSO).

L'occupation spatiale de la femelle sub-adulte est très différente de celles observées chez les individus adultes. Seulement 12 stations (17%), réparties au sud-ouest de la zone d'étude, ont détecté l'individu sub-adulte. La ZPO et la majorité des ZSO sont dans la baie de Saint Louis. Le coefficient de variation des temps des durées des visites est faible dans les ZPU mais reste élevé dans les ZSO et la ZPO. Tout comme chez les adultes, cela indique une variation comportementale de la femelle sub-adulte dans l'utilisation des ZSO et ZPO au cours de l'étude.

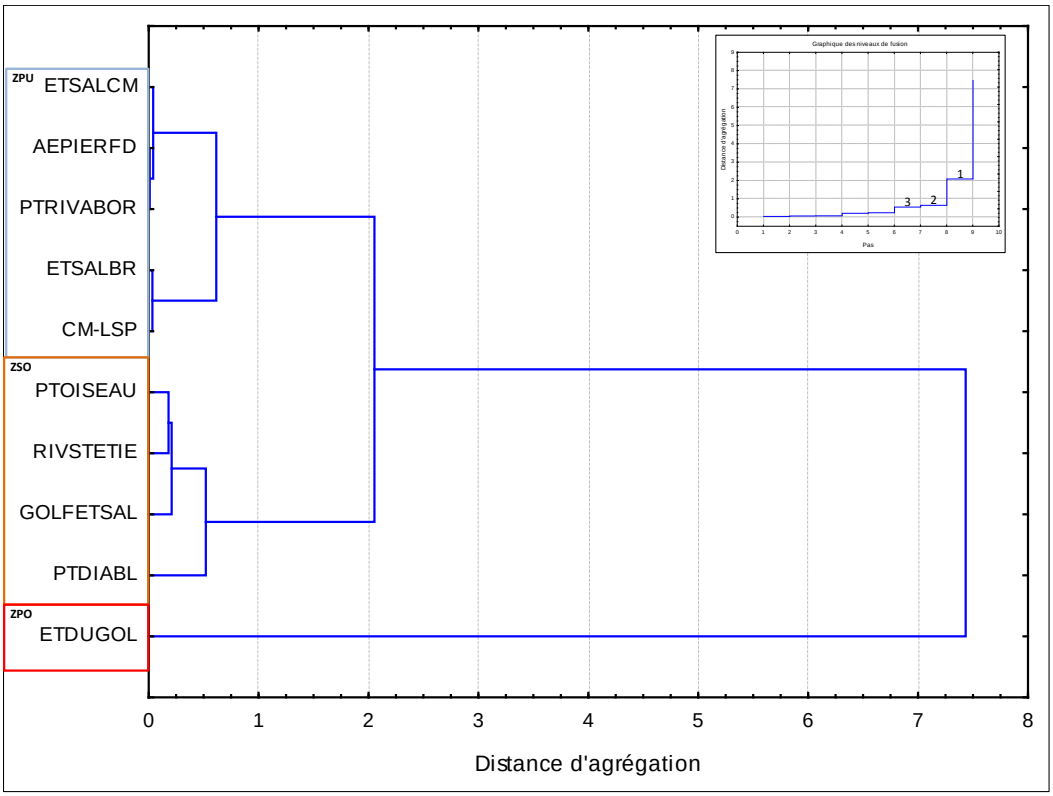
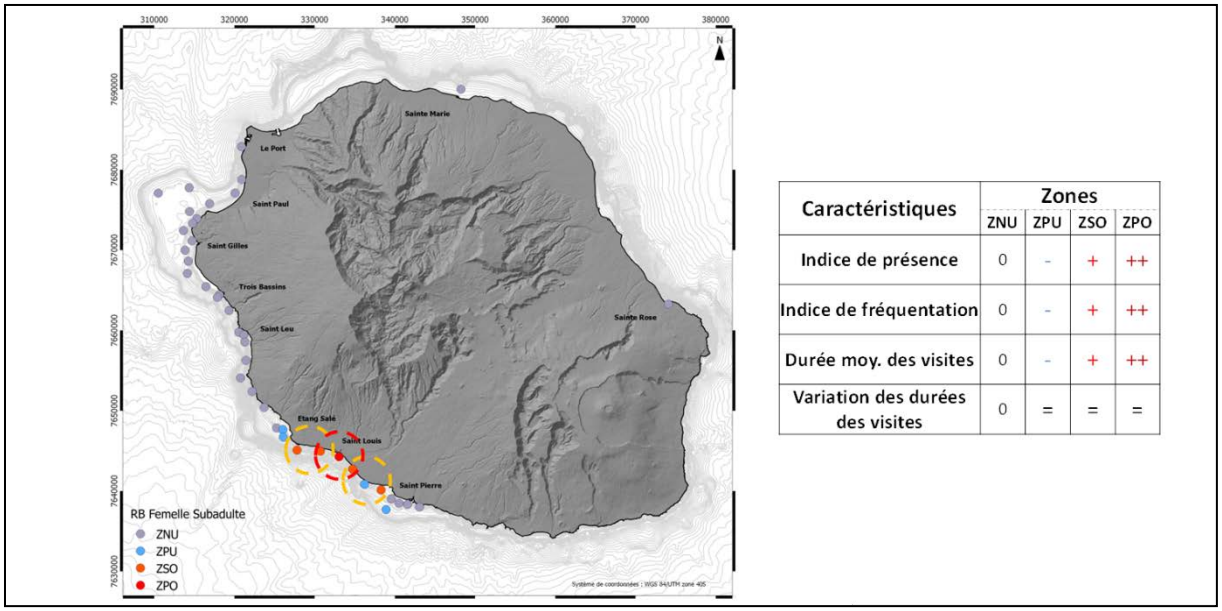


Figure 38. Dendrogramme des groupes de stations d'écoute basés sur les variables de présence du requin bouledogue sub-adulte (Méthode de Ward, Distance euclidienne). Et graphique des niveaux de fusions avec le nombre de groupe.



Caractéristiques	Zones			
	ZNU	ZPU	ZSO	ZPO
Indice de présence	0	-	+	++
Indice de fréquentation	0	-	+	++
Durée moy. des visites	0	-	+	++
Variation des durées des visites	0	=	=	=

Figure 39. Occupation spatiale du requin bouledogue sub-adulte femelle le long des côtes réunionnaises. Les cercles en pointillés rouges et oranges délimitent les zones les plus utilisées.

Tableau 19. Récapitulatif des valeurs des différentes variables en fonction des groupes de stations chez la femelle sub-adulte.

Groupes	Nbre de stations	Indice de présence			
		Moy	Écartype	Min	Max
ZPU	5	0,00	0,00	0,00	0,01
ZSO	4	0,26	0,40	0,01	0,85
ZPO	1	2,88	NA	2,88	2,88
Groupes	**Nbre de stations**	**Indice de fréquentation**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	5	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
ZSO	4	0,0039	0,0060	0,0001	0,0129
ZPO	1	0,2039	NA	0,2039	0,2039
Groupes	**Nbre de stations**	**Durée moy. des visites**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	5	6,1	4,5	2,4	11,5
ZSO	4	24,9	6,2	19,4	33,7
ZPO	1	101,9	NA	101,9	101,9
Groupes	**Nbre de stations**	**Cv des durées des visites**			
		Moy	**Écartype**	**Min**	**Max**
ZPU	5	0,1	NA	0,1	0,1
ZSO	4	1,0	0,5	0,3	1,3
ZPO	1	1,3	NA	1,3	1,3

3.2.Stratégie d'occupation temporelle

3.2.1. Analyses descriptives des données acoustiques (Tableau 20)

L'analyse descriptive des données en fonction des mois montre que les requins bouledogue adultes étaient présents dans la zone d'étude tout au long de la période d'observation. Cette présence n'est cependant pas homogène dans le temps. L'observation des données mensuelles met en évidence des mois où les variables de présence atteignent simultanément des minimums ou des maximums : en mai-juin, le nombre de requins détectés, les indices de présence et de fréquentation ainsi que le coefficient de variation des durées des visites sont les plus élevés enregistrés sur l'année ; à l'inverse, en novembre, ces mêmes indices ont les valeurs enregistrées les plus faibles de l'année. L'étude de l'évolution mensuelle des variables

de présence devrait permettre de mieux définir cette hétérogénéité et de mettre en évidence une éventuelle saisonnalité.

Tableau 20. Récapitulatif des valeurs des variables de présence sur une année. Les mois d'observations des valeurs minimums et maximums sont indiqués entre parenthèses. EC est l'écart-type à la moyenne. Tps : Temps ; Moy. : Moyenne ; Cv : Coefficient de Variation.

	N	Moy.	EC	Min	Max
Nbre de visite	12	624	272	200 (nov)	1125 (mai)
Sommes tps de présence (heures)	12	241	94	90 (nov)	430 (mai)
% de requins détectés	12	39	7	26 (nov)	50 (mai-juin)
Durée moy. des visites (min)	12	24,2	4,7	18,7 (août)	33,5 (déc)
Cv des durées des visites	12	1,3	0,1	1,1 (nov)	1,5 (juin)
Indice de présence	12	0,69	0,44	0,29 (nov)	1,13 (mai)
Indice de fréquentation	12	16,4	13,5	8,2 (nov)	26,0 (mai)
Indice du nbre de requins détectés	12	0,512	0,236	0,275 (nov)	0,711 (mai)

3.2.2. Occupation temporelle des requins bouledogue adultes

Au cours de la période d'étude, les indicateurs de présence des requins bouledogue adultes ont varié de manière significative en fonction des mois (**Figure 40** ; **Tableau 21**). En décembre et janvier, l'indice de présence et le nombre de requins détectés sont faibles. Par contre, la durée moyenne des visites au cours de ces deux mois est la plus élevée. Il en résulte un indice de fréquentation avec une valeur intermédiaire élevée. En février, l'indice de présence reste faible et la durée moyenne des visites diminue fortement. Ainsi, bien que le nombre de requins détectés augmente, l'indice de fréquentation diminue. En mars-avril, on observe une augmentation de l'ensemble des variables de présence notamment un nombre de requins détectés beaucoup plus important. En mai-juin, les indices de présence et de fréquentation ainsi que le nombre de requins détectés sont les plus élevées de l'année. La durée moyenne des visites reste faible bien que le coefficient de variation élevé durant cette période indique une grande variabilité de la durée des visites. En juillet-août, toutes les variables de présence baissent pour atteindre des valeurs intermédiaires faibles, excepté le nombre de requins détectés qui garde une valeur intermédiaire élevée. Entre septembre et novembre, alors que l'ensemble de variables continue de diminuer jusqu'à leurs plus faibles valeurs, la durée moyenne des visites augmente de façon progressive.

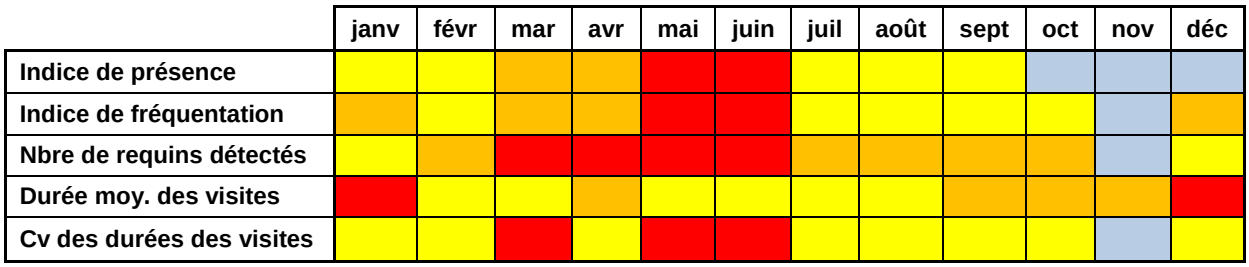


Figure 40. Variations mensuelles des variables de présence des requins bouledogue adultes sur une année. En gris, les valeurs significativement plus faibles, en jaune, les valeurs intermédiaires faibles, en orange, les valeurs intermédiaires élevées, et en rouge, les valeurs significativement plus élevées. Moy. : Moyenne ; Cv : Coefficient de Variation.

Tableau 21. Comparaison des différentes variables de présence en fonction des mois chez les requins bouledogue adultes. *p* significatif à 0,05.

	Tests de Kruskal-Wallis		
	N	**H**	***p***
Indice de présence	546	161,8	p<0,0001
Indice de fréquentation	546	71,9	p<0,0001
Nbre de requins détectés	546	179,0	p<0,0001
Durée moy. des visites	523	37,3	p<0,0001
Cv durées des visites	511	22,3	0,022

Ainsi, nous pouvons définir 3 types d'occupation en fonction du temps :

- type d'occupation 1 : les requins détectés sont peu nombreux. Ils effectuent peu de visites à la côte mais de longues durées. Dans notre étude, cette stratégie est observée entre novembre et janvier.
- type d'occupation 2 : A l'inverse de la première stratégie d'occupation, les requins détectés sont très nombreux. Ils viennent souvent à la côte mais pour de courtes durées. Dans notre étude, ce mode d'occupation est observé entre mars et juin, avec une augmentation continue des variables de présence entre mars et avril pour atteindre les plus fortes valeurs en mai et juin.
- type intermédiaire : l'ensemble des variables de présence ont des valeurs intermédiaires faibles, excepté le nombre de requins détectés qui garde des valeurs intermédiaires élevées. Dans notre étude, ce mode d'occupation est observé en février et entre juillet et octobre.

3.2.3. Occupation temporelle des requins bouledogue adultes en fonction du sexe

Les femelles adultes montrent une occupation temporelle très proche de celle décrite pour l'ensemble des individus adultes (**Figure 41 ; Tableau 22**). En novembre, décembre et janvier, on observe un mode d'occupation 1, avec un nombre de requins détectés faible effectuant peu de visites à la côte mais de longues durées. Entre mars et juin, on enregistre une augmentation progressive des indices de présence et de fréquentation similaire au mode d'occupation 2, avec des valeurs très élevées pour l'ensemble des variables, excepté la moyenne des temps de présence. Au cours des autres mois (février, juillet-octobre), on retrouve un mode intermédiaire avec un indice de fréquentation particulièrement faible alors que les autres variables ont des valeurs intermédiaires.

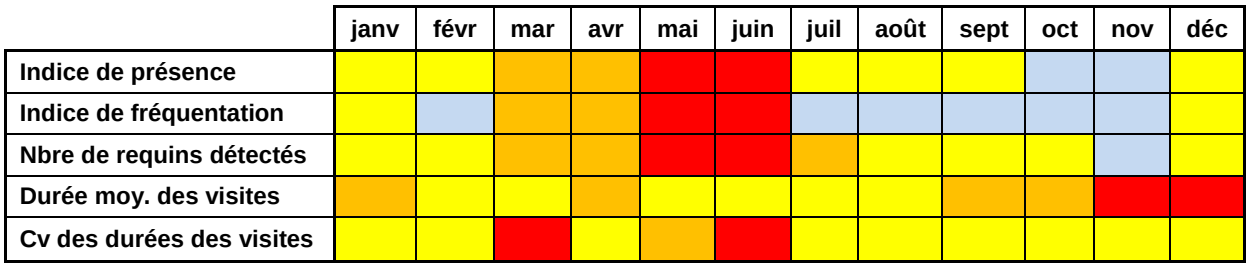


Figure 41. Variations mensuelles des variables de présence des requins bouledogue adultes femelles sur une année. En gris, les valeurs significativement plus faibles, en jaune, les valeurs intermédiaires faibles, en orange, les valeurs intermédiaires élevées, et en rouge, les valeurs significativement plus élevées. Tps : Temps ; Moy. : Moyenne ; Cv : Coefficient de Variation.

Tableau 22. Comparaison des différentes variables de présence en fonction des mois chez les requins bouledogue adultes femelles. *p* significatif à 0.05.

	Tests de Kruskal-Wallis		
	N	H	p
Indice de présence	546	142,8	p<0,0001
Indice de fréquentation	546	67,8	p<0,0001
Nbre de requins détectés	546	164,5	p<0,0001
Durée moy. des visites	513	31,6	p<0,0001
Cv durées des visites	498	38,1	p<0,0001

L'étude de l'occupation temporelle des mâles adultes montre que si l'on retrouve les mêmes types de modes que ceux décris chez l'ensemble des adultes, ils ne sont pas toujours observés sur les mêmes périodes (**Figure 42 ; Tableau 23**). Le mode d'occupation 1 est observé en décembre et janvier, avec un nombre de requins détectés et un indice de présence faible associés à des moyennes de temps de présence très élevées. De février à avril, on observe le mode d'occupation 2 avec un indice de présence et un nombre de requins détectés très élevé

et des durées moyennes des visites faibles. On note que l'indice de fréquentation reste à des valeurs intermédiaires élevées durant cette période. De mai à octobre, l'ensemble des variables de présence ont des valeurs intermédiaires ou très faibles, excepté en août où l'indice de présence est très élevé. En novembre, l'ensemble des variables de présence atteigne leur valeur la plus faible.

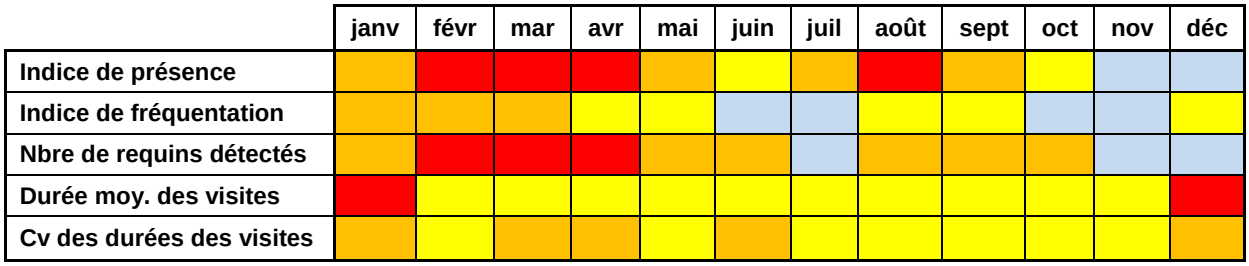


Figure 42. Variations mensuelles des variables de présence des requins bouledogue adultes mâles sur une année. En gris, les valeurs significativement plus faibles, en jaune, les valeurs intermédiaires faibles, en orange, les valeurs intermédiaires élevées, et en rouge, les valeurs significativement plus élevées. Tps : Temps ; Moy. : Moyenne ; Cv : Coefficient de Variation.

Tableau 23. Comparaison des différentes variables de présence en fonction des mois chez les requins bouledogue adultes mâles. *p* significatif à 0.05.

	Tests de Kruskal-Wallis		
	N	H	p
Indice de présence	546	122,1	p<0,0001
Indice de fréquentation	546	73,8	p<0,0001
Nbre de requins détectés	546	59,3	p<0,0001
Durée moy. des visites	435	30,3	0,001
Cv durées des visites	422	19,9	0,046

3.2.4. Comparaison de l'occupation temporelle entre femelles et mâles adultes

La comparaison mensuelle des variables en fonction du sexe met en évidence une différence de présence selon les mois et les variables (**Figure 43, Tableau 24**). L'indice de présence des mâles est significativement supérieur à celui des femelles en février, août et octobre. A l'inverse, celui des femelles est plus grand en mai, juin et décembre. L'indice de fréquentation des femelles est significativement plus élevé que celui des mâles d'avril à juillet et en novembre-décembre. Le nombre de mâles détectés est significativement plus grand en février et avril alors qu'en mai, juin, juillet, c'est le nombre de femelles détectées qui est le plus élevé. La durée moyenne des visites est significativement plus grande chez les femelles que chez les mâles sur l'ensemble de l'année, excepté en janvier, septembre et décembre où il n'y

a pas de différence significative. Enfin, le coefficient de variation des durées des visites est plus important pour les femelles en juin et en juillet.

En résumé, si les individus des deux sexes sont présents en même temps sur l'ensemble de l'année, on observe des variations de présence entre les femelles et les mâles en fonction des indices de présence et de fréquentation, du nombre d'individus et de la durée moyenne des visites. Les femelles sont plus présentes dans la zone d'étude que les mâles de mai à juillet et de novembre à décembre. A l'inverse, les mâles sont plus présents que les femelles en février. La différence d'indice de présence en août et octobre en faveur des mâles indique que les mâles effectuent un nombre de visites plus important que les femelles. Cela pourrait indiquer que ces derniers se déplacent beaucoup plus au sein de la zone d'étude que les femelles sur ces périodes. Le mois d'avril se distingue du reste de l'année avec un nombre plus important de mâles associé à un indice de fréquentation plus grand pour les femelles. Enfin, d'une manière générale, les femelles effectuent des visites beaucoup plus longues que les mâles. On peut donc émettre l'hypothèse que les femelles utilisent beaucoup plus la bande côtière que les mâles.

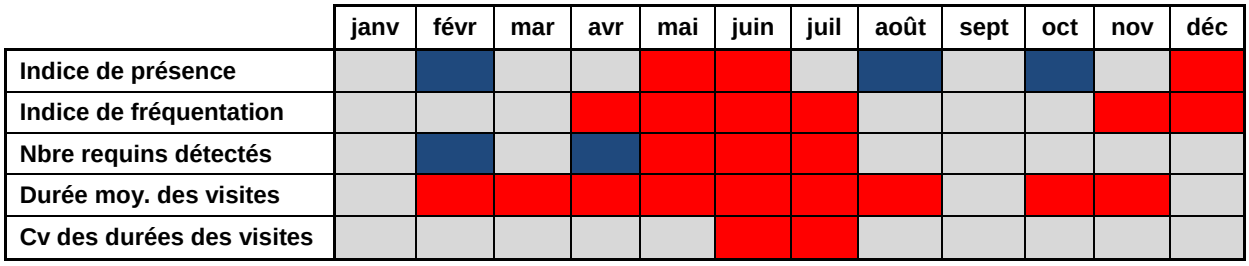


Figure 43. Comparaisons mensuelles des variables de présence entre les femelles et les mâles. En gris, pas de différence significative en fonction du sexe, en rouge, valeurs significativement plus grandes en faveur des femelles, en bleu, valeurs significativement plus grandes en faveur des mâles. Tps : Temps ; Moy. : Moyenne ; Cv : Coefficient de Variation.

Tableau 24. Comparaisons mensuelles des variables de présence en fonction du sexe (test de Mann-Whitney, en rouge : significatif à $p< 0.05$)

	Indice de presence				Indice de fréquentation			
Mois	**N Actif F**	**N Actif M**	**U**	***p***	**N Actif F**	**N Actif M**	**U**	***p***
1	31	31	366	0,107	31	31	462	0,795
2	28	28	197	0,001	28	28	297	0,120
3	31	31	477	0,955	31	31	373	0,130
4	30	30	385	0,337	30	30	295	0,022
5	31	31	171	0,000	31	31	200	0,000
6	30	30	71	0,000	30	30	63	0,000
7	31	31	376	0,141	31	31	244	0,001
8	31	31	273	0,003	31	31	474	0,927
9	30	30	364	0,204	30	30	400	0,460
10	31	31	313	0,018	31	31	438	0,550
11	30	30	367	0,220	30	30	217	0,001
12	31	31	202	0,000	31	31	263	0,002
	Durée moy. des visites				**Cv des durées des visites**			
Mois	**N Actif F**	**N Actif M**	**U**	***p***	**N Actif F**	**N Actif M**	**U**	***p***
1	31	31	422	0.410	30	31	409	0,419
2	28	28	253	0,023	28	28	356	0,555
3	31	31	308	0,015	31	31	359	0,087
4	30	30	303	0,030	30	30	392	0,391
5	31	31	302	0,012	31	29	367	0,222
6	30	28	253	0,009	30	27	234	0,006
7	31	29	266	0,007	31	29	292	0,020
8	31	31	306	0,014	31	31	354	0,075
9	30	30	340	0,102	29	30	364	0,282
10	31	31	307	0,014	31	30	457	0,908
11	28	29	116	0,000	26	27	290	0,278
12	31	30	395	0,309	31	31	442	0,588
	Nbre de requins détectés							
Mois	**N Actif F**	**N Actif M**	**U**	***p***				
1	31	31	345	0,056				
2	28	28	147	0,000				
3	31	31	389	0,198				
4	30	30	273	0,009				
5	31	31	157	0,000				
6	30	30	102	0,000				
7	31	31	102	0,000				
8	31	31	384	0,174				
9	30	30	335	0,089				
10	31	31	423	0,418				
11	30	30	450	1,000				
12	31	31	325	0,029				

3.2.5. Occupation temporelle du requin bouledogue sub-adulte femelle

L'étude de l'occupation temporelle de la femelle sub-adulte montre un schéma différent des individus adultes (**Figure 44** ; **Tableau 25**). Le nombre de visites, la somme des temps de présence et la durée moyenne des visites sont très élevés de janvier à juillet. En août et en septembre, toutes les variables sont très faibles. En octobre, le nombre de visites augmente et la somme et la durée moyenne des visites redeviennent très élevées. En novembre et décembre, toutes les variables sont faibles.

Ainsi, nous pouvons définir 2 modes d'occupation en fonction du temps :

- Mode d'occupation 1sub : l'individu vient souvent à la côte et y reste très longtemps. Dans cette étude, cette stratégie est observée de janvier à juillet et en octobre.
- Mode d'occupation 2sub : l'individu effectue peu de visites à la côte et de courtes durées. Dans notre étude, cette stratégie est observée d'août à septembre et de novembre à décembre.

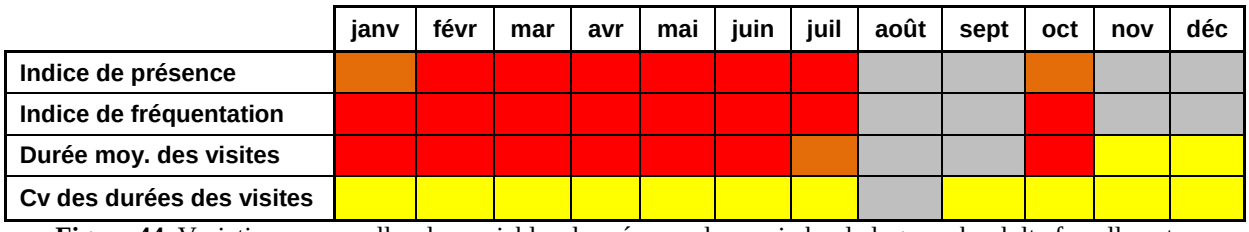


Figure 44. Variations mensuelles des variables de présence du requin bouledogue sub-adulte femelle entre novembre 2012 et avril 2014 sur la côte ouest de La Réunion. En gris-bleu, les valeurs significativement les plus faibles, en jaune, les valeurs intermédiaires faibles, en orange, les valeurs intermédiaires élevées, et en rouge, les valeurs significativement les plus élevées.

Tableau 25. Comparaison des différentes variables de présence en fonction des mois chez le requin bouledogue sub-adulte femelle. *p* significatif à 0,05.

	Tests de Kruskal-Wallis			Test de Duncan	
	N	H	*p*	MC inter	dl
Nombre de visite	546	148,2	p<0,0001	3,31	419
Somme des temps de présence	546	177,1	p<0,0001	841,00	419
Durée moy. des visites	478	81	p<0,0001	6129,40	419
Cv durées des visites	431	54,7	p<0,0001	20,04	419

3.3.Variation temporelle de l'occupation spatiale

L'étude de la variation temporelle de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes a été réalisée en comparant leur occupation spatiale au cours des différentes périodes de présence mises en évidence dans la partie précédemment. Pour rappel, l'année a pu être divisée en 5 à 7 périodes selon que l'on considère l'ensemble des requins adultes ou chacun des sexes séparemment (**Tableau 26**).

Tableau 26. Rappel des différentes périodes de présence des requins bouledogue adultes le long des côtes réunionnaises. Les adultes comprennent l'ensemble des femelles et les mâles.

	nov	déc	janv	févr	mar	avr	mai	juin	juil	août	sept	oct
Adultes	P1			P2	P3		P4		P5			
Femelle	P1			P2	P3		P4		P5			
Mâle	P1a	P1b		P2	P3		P4		P5a	P5b		

3.3.1. Variation temporelle de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes

L'étude de la variation temporelle de l'occupation spatiale de l'ensemble des requins bouledogue adultes n'a pas montré de différence significative de l'occupation spatiale en fonction des périodes (N_{P1}=41 ; N_{P2}=40 ; N_{P3}=41 ; N_{P4}=39 ; N_{P5}=40 ; Tests de Wilcoxon : **Tableau 27**).

La répartition spatiale des zones de forte de présence (en particulier les zones de Saint-Gilles, Saint-Louis et Saint-Pierre) est relativement constante au cours des différentes périodes de l'année (**Figure 45**). La baie de Saint-Louis représente une ZPO sur l'ensemble des périodes. La zone de Saint-Pierre et de Saint-Gilles sont également des zones de présence importante toute l'année, bien qu'elles soient des ZPO ou des ZSO selon les périodes. L'observation de l'évolution des zones de la baie de Saint-Paul, de large Boucan et de Sainte-Marie met cependant en évidence quelques variations temporelles notables. Si la baie de Saint-Paul est une zone de forte présence des requins bouledogue sur la majorité de l'année, elle ne semble que peu utilisée (ZPU+ZT) par les requins en mars-avril (P3). De même, la zone côtière de Sainte-Marie semble peu importante (ZPU) pour les requins de février à avril (P2 et P3) alors que le reste de l'année, elle représente une zone de forte présence (ZPO ou ZSO). Le large de Boucan est une zone secondaire entre novembre et janvier (P1) et mars-avril (P3) alors que c'est une zone peu utilisée le reste de l'année.

Tout comme les zones de forte présence, les zones peu utilisées et/ou transitoires (28 stations d'écoute) conservent ce même statut tout au long de l'année. Parmi ces stations, 20 gardent les mêmes caractéristiques d'occupation (ZPU ou ZT) sur l'ensemble des périodes. Les 8 autres stations varient de ZPU ou ZT au cours de périodes P1, P2 et P5 à ZSO ou ZPO au cours des périodes P3 ou P4. La variabilité la plus notable et la plus forte est aux Roches Noires (RONOIR), qui est peu utilisée (ZPU ou ZT) tout l'année excepté en mai-juin (P4) lorsque la zone devient une ZPO. Enfin, on peut noter que ces 8 stations sont côtières ce qui induit une occupation côtière plus importante entre mars et juin par rapport au reste de l'année.

Tableau 27. Comparaison de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes en fonction des périodes à l'aide de tests des rang signés de Wilcoxon. *p* signigicatif à 0,05.

Couple de variables	N Actifs	T	Z	*p*
P1 & P2	40	72	0,93	0,355
P1 & P3	40	142	0,23	0,819
P1 & P4	37	54	1,39	0,163
P1 & P5	39	53	0,00	1,000
P2 & P3	40	122	0,80	0,424
P2 & P4	37	76	0,41	0,679
P2 & P5	39	39	0,85	0,397
P3 & P4	37	117	1,22	0,221
P3 & P5	39	130	0,24	0,808
P4 & P5	36	38	1,58	0,115

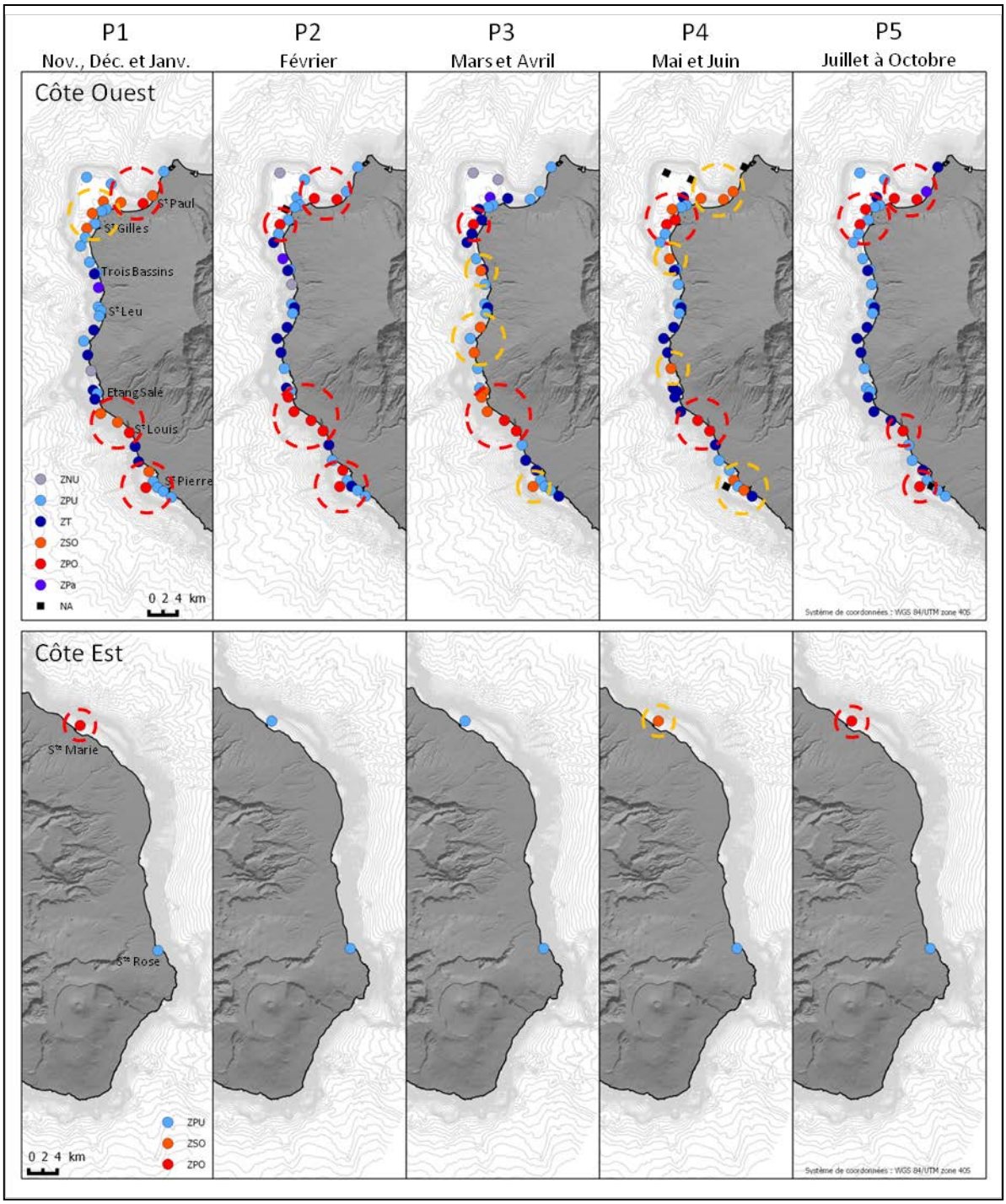


Figure 45. Variation temporelle de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes sur les côtes Ouest et Est de La Réunion. Les cercles en pointillés rouges représentent les zones principales d'occupation ; les cercles en pointillées oranges représentent les zones secondaires d'occupations.
ZNU : Zones Non utilisées ; ZPU : Zones Peu Utilisées ; ZT : Zones transitoires ; ZSO : Zones Secondaires d'Occupation ; ZPO : Zones Principales d'occupation ; NA : Pas de données.

En résumé, l'occupation spatiale des requins bouledogue varie très peu au cours de l'année avec des zones de forte présence et des zones peu utilisées récurrentes quelle que soit la période de l'année. Les zones de fortes présence sont concentrées aux extrêmités nord (la baie

de Saint-Paul et le large de Saint-Gilles) et sud (la baie de Saint-Louis et le large de Saint-Pierre) de la côte ouest et au nord de la côte est (Sainte-Marie). Le reste de la zone d'étude est peu utilisé. Cependant, de mars à juin, si cette occupation spatiale persiste, on observe une augmentation de la présence des requins bouledogue sur l'ensemble de la côte ouest.

3.3.2. Variation temporelle de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes femelles

L'étude de la variation temporelle de l'occupation spatiale des femelles adultes a mise en évidence une différence significative de l'occupation spatiale entre juillet et octobre (P5) et le reste de l'année (P1 à P4 ; N_{P1}=41 ; N_{P2}=40 ; N_{P3}=41 ; N_{P4}=39 ; N_{P5}=40 ; Tests de Wilcoxon : **Tableau 28**). Entre novembre et juin (P1 à P4), il n'y a pas eu de différence significative de l'occupation spatiale.

La représentation graphique de l'occupation spatiale en fonction des périodes (**Figure 46**) montre également des similarités et des différences entre toutes les périodes.

Les zones de forte présence (8 stations d'écoute) restent les mêmes tout au long de l'année. La zone de Saint-Gilles est définie comme une ZPO sur l'ensemble de l'année avec cependant quelques nuances. En effet, si de janvier à avril et de novembre à décembre (P1 à P3), la zone de forte présence des requins est située au large de Saint-Gilles, entre mai et octobre, les zones côtières de Saint-Gilles deviennent également des zones de forte présence. La baie de Saint-Paul est une zone importante pour les femelles sur toutes les périodes excepté en mars-avril (P3). De même, Sainte-Marie est une forte zone de présence pour les requins femelles excepté entre février et avril (P2 et P3) et la baie de Saint-Louis est une zone préférentielle pour les femelles excepté en mai-juin (P4).

Le nombre de Zones Secondaires d'Occupation est très variable selon les périodes. En P1 et P3, il n'y pas de ZSO. En P4, les ZSO sont peu nombreuses et très localisées (2 stations). En P2, les ZSO sont nombreuses (10 stations) et réparties dans la moitié sud de la zone d'étude (de la Pointe au Sel à Pointe Rivière d'Abord). En P5, les ZSO sont également nombreuses (13 stations) et réparties dans le nord (de Saint-Gilles au Houlographe) et dans la moitié sud de la zone.

Hormis ces variations, les zones peu utilisées et/ou transitoires ne varient pas avec 19 stations qui gardent ce statut (ZPU ou ZT) tout au long de l'année.

Tableau 28. Comparaison de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes femelles en fonction des périodes à l'aide de tests des rang signés de Wilcoxon. *p* signigicatif à 0,05.

Couple de variables	N Actifs	T	Z	niv. P
P1 & P2	40	117	0,64	0,523
P1 & P3	41	65	0,16	0,877
P1 & P4	37	48	1,03	0,301
P1 & P5	40	32	3,78	0,000
P2 & P3	40	71	1,80	0,071
P2 & P4	36	162	0,01	0,989
P2 & P5	39	72	2,63	0,009
P3 & P4	37	35	1,42	0,156
P3 & P5	40	43	3,52	0,000
P4 & P5	36	57	2,85	0,004

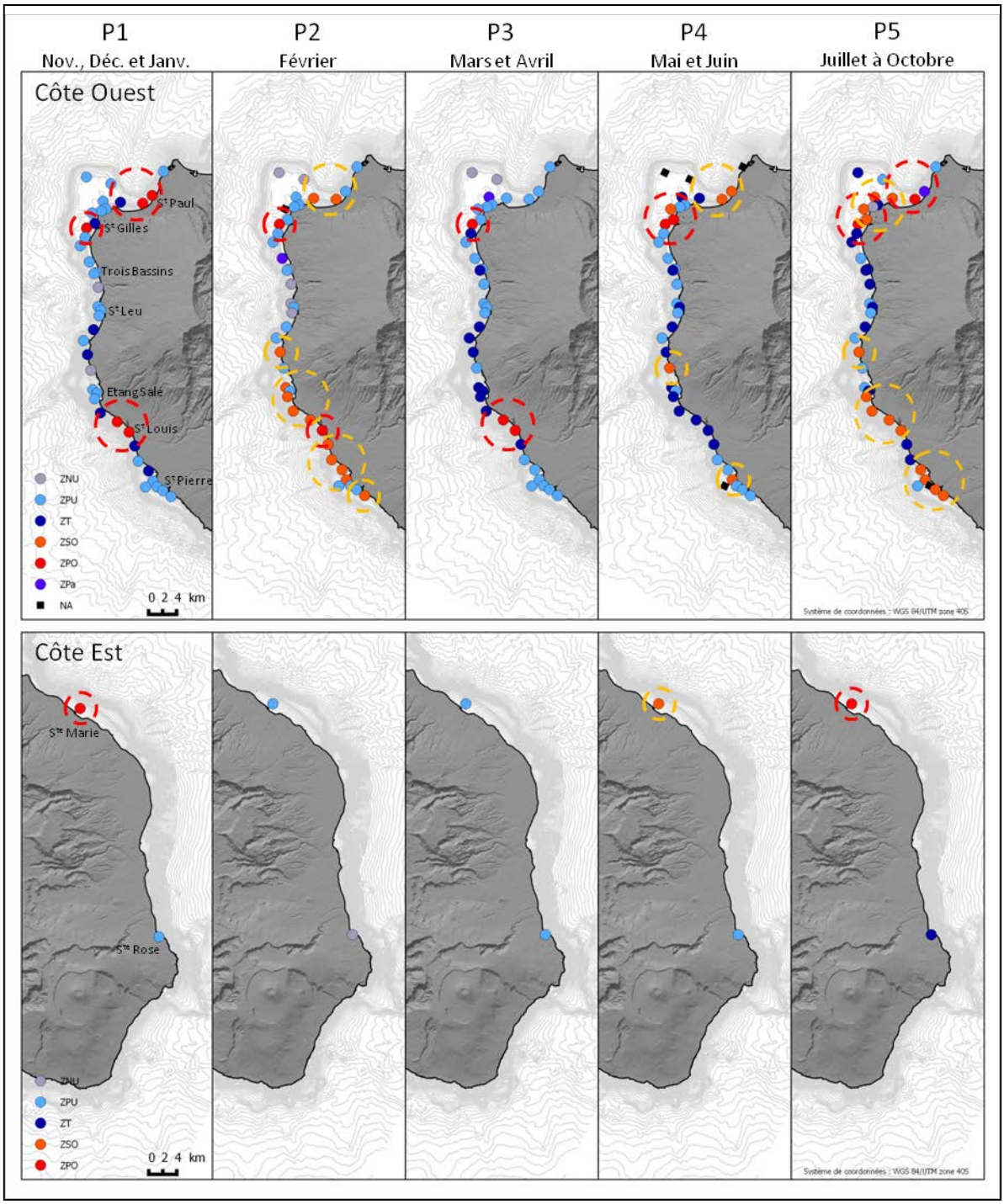


Figure 46. Variation temporelle de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes femelles sur les côtes Ouest et Est de La Réunion. Les cercles en pointillés rouges représentent les zones principales d'occupation ; les cercles en pointillées oranges représentent les zones secondaires d'occupations.
ZNU : Zones Non utilisées ; ZPU : Zones Peu Utilisées ; ZT : Zones transitoires ; ZSO : Zones Secondaires d'Occupation ; ZPO : Zones Principales d'occupation ; NA : Pas de données.

En résumé, l'occupation spatiale des femelles requins bouledogue adultes varie en fonction des périodes de l'année. En novembre, décembre et janvier, lorsqu'elles viennent peu à la côte mais pour de longues durées, l'occupation spatiale se limite à des ZPO très localisées (Sainte-

Marie, baie de Saint-Paul, Saint-Gilles et baie de Saint-Louis). Lors du pic de présence, entre mars et juin, lorsqu'elles viennent souvent à la côte mais pour de courtes durées, on observe le même phénomène avec une occupation spatiale restreinte : en mars-avril, uniquement au large de Saint-Gilles et en baie de Saint-Louis ; en mai-juin, essentiellement dans le nord de la zone, notamment à Saint-Gilles. Durant les périodes intermédiaires, en février et de juillet à octobre, l'occupation spatiale est répartie entre le nord, de Saint-Gilles à Sainte-Marie, et la moitié sud de la zone d'étude, de la Pointe au Sel à Saint-Pierre.

3.3.3. Variation temporelle de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes mâles

L'occupation spatiale des requins bouledogue adultes mâles a varié de manière significative en fonction des périodes de l'année (N_{P1a}=41 ; N_{P1b}=40 ; N_{P2}=40 ; N_{P3}=41 ; N_{P4}=37 ; N_{P5a}=36 ; N_{P5b}=38 ; N_{P5c}=40 ; Tests de Wilcoxon : **Tableau 29** ; **Figure 47**). En novembre (P1a), l'occupation spatiale est significativement différente de celle des autres mois. La présence des requins mâles n'a été importante que sur trois zones très restreintes (3 stations) : Sainte-Marie, Etang du Gol et au large de Saint-Pierre. Le reste de la zone n'a été que très peu fréquenté avec 50% de la zone d'étude qui n'a pas été utilisée (ZNU). En décembre et janvier (P1b), on observe également une variation significative de l'occupation spatiale par rapport aux autres mois. Les zones de forte présence sont concentrées dans le sud de la zone (baie de Saint-Louis et au large de Saint-Pierre). Comme au mois de novembre, la majorité de la zone d'étude n'est pas ou peu utilisée (90% dont 28% de ZNU, 30% de ZPU et 32% de ZT). L'occupation spatiale des autres périodes ne sont pas statistiquement différentes. Sur la majorité des périodes, la baie de Saint-Paul, la baie de Saint-Louis et le large de Saint-Pierre représentent des zones de forte présence. Les autres zones de forte présence sont réparties sur l'ensemble de la zone d'étude avec quelques variations notables selon la période considérée. En février (P2), les zones les plus fréquentées par les mâles se trouvent majoritairement au nord et sud alors que les zones secondaires sont réparties au centre de la zone. De mars à juin (P3 et P4), les zones de forte présence des mâles se trouvent exclusivement dans la moitié sud de la côte ouest et les zones secondaires dans la moitié nord. En juillet-août (P5a et P5b), les zones de forte présence sont quasiment toutes dans la moitié nord de la zone. Enfin, de septembre à octobre (P5c), les zones de forte présence sont localisées dans le nord alors que les zones secondaires sont réparties sur l'ensemble de la côte ouest.

Tableau 29. Comparaison de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes mâles en fonction des périodes à l'aide de tests des rang signés de Wilcoxon. *p* signigicatif à 0,05.

Couple de variables	N Actifs	T	Z	*P*
P1a & P1b	40	43	2,89	0,004
P1a & P2	40	37	4,02	0,000
P1a & P3	41	47	3,95	0,000
P1a & P4	37	18	3,65	0,000
P1a & P5a	36	19	3,63	0,000
P1a & P5b	38	63	3,03	0,002
P1a & P5c	40	32	3,51	0,000
P1b & P2	40	54	2,93	0,003
P1b & P3	40	36	2,76	0,006
P1b & P4	36	73	1,74	0,082
P1b & P5a	35	69	2,31	0,021
P1b & P5b	37	136	1,76	0,048
P1b & P5c	39	121	1,87	0,042
P2 & P3	40	111	1,11	0,265
P2 & P4	36	120	1,14	0,253
P2 & P5a	35	175	0,34	0,737
P2 & P5b	37	81	0,90	0,370
P2 & P5c	39	193	0,81	0,417
P3 & P4	37	181	0,50	0,616
P3 & P5a	36	191	0,28	0,776
P3 & P5b	38	186	0,08	0,933
P3 & P5c	40	314	0,02	0,987
P4 & P5a	36	182	0,49	0,624
P4 & P5b	36	263	0,02	0,985
P4 & P5c	36	167	0,53	0,597
P5a & P5b	36	131	0,54	0,587
P5a & P5c	36	80	1,25	0,211
P5b & P5c	38	160	0,39	0,694

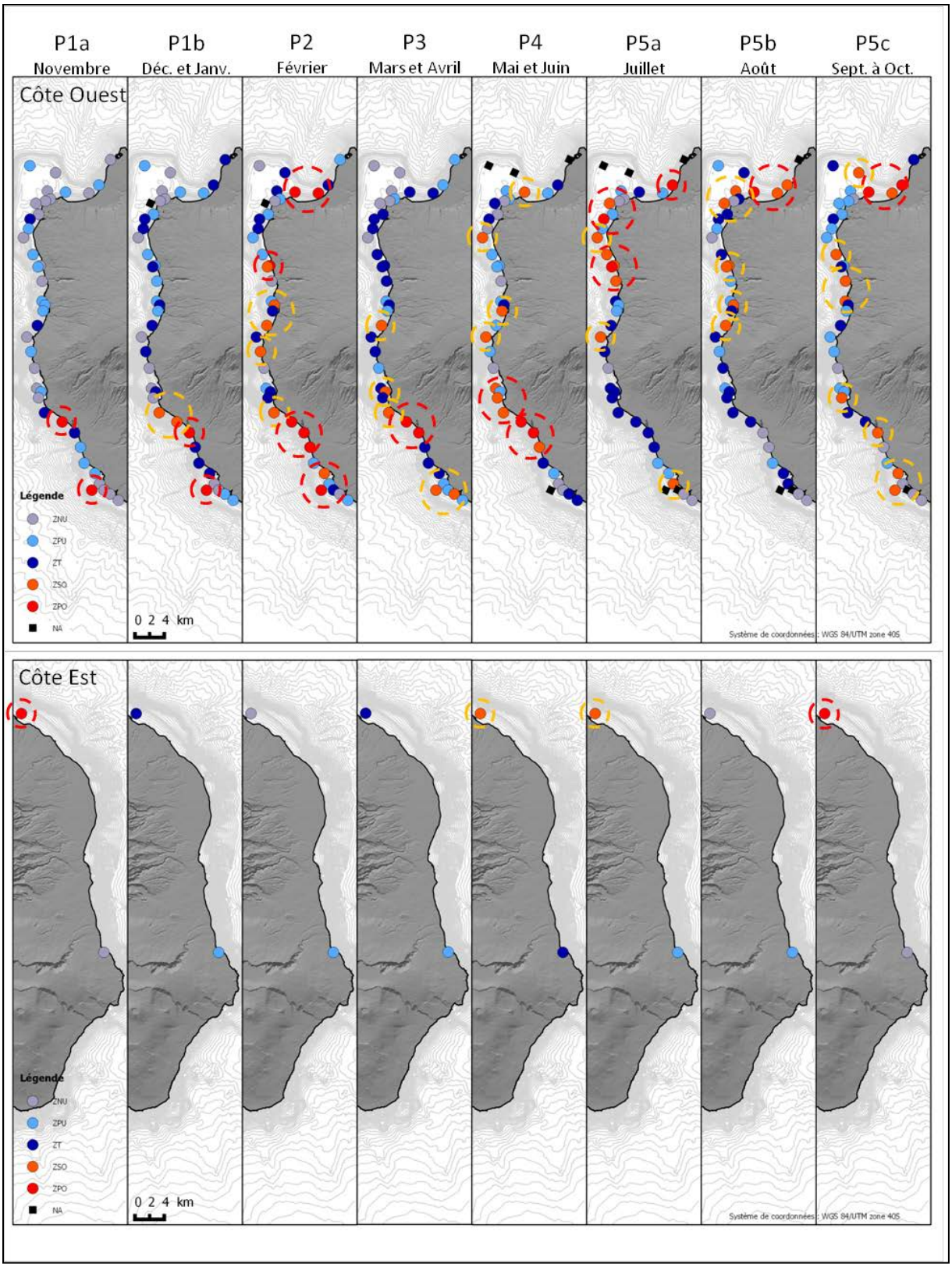


Figure 47. Variation temporelle de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes mâles sur les côtes Ouest et Est de La Réunion. Les cercles en pointillés rouges représentent les zones principales d'occupation ; les cercles en pointillées oranges représentent les zones secondaires d'occupations.
ZNU : Zones Non utilisées ; ZPU : Zones Peu Utilisées ; ZT : Zones transitoires ; ZSO : Zones Secondaires d'Occupation ; ZPO : Zones Principales d'occupation ; NA : Pas de données.

En résumé, l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes mâles varie en fonction des périodes de l'année. En novembre, décembre et janvier, lorsqu'ils viennent peu à la côte mais pour de longues durées, l'occupation spatiale se restreint à des ZPO très localisées (Sainte-Marie, baie de Saint-Louis et au large de Saint-Pierre). Lors du pic de présence, entre février et avril, lorsqu'ils viennent souvent à la côte mais pour de courtes durées, on observe une occupation spatiale répartie sur l'ensemble de la zone d'étude. De mai à octobre, période intermédiaire, durant laquelle les visites sont courtes et peu nombreuses, les mâles utilisent une grande partie de la côte. Cependant, les zones de forte présence ne sont pas localisées au même endroit selon les mois. En mai-juin, elles se concentrent au niveau d'Etang Salé et de la baie de Saint-Louis alors que de juillet à octobre, elles situent principalement dans la moitié nord de la zone d'étude (Trois Bassins, Saint-Gilles, baie de Saint-Paul et Sainte-Marie). On note, qu'au mois d'août, période pendant laquelle l'indice de présence était particulièrement élevé, il n'y a qu'une seule zone de forte présence située en baie de Saint-Paul.

3.3.4. Comparaison de la variation temporelle de l'occupation spatiale en fonction du sexe

La comparaison de l'occupation spatiale des femelles et des mâles en fonction du temps met en évidence trois situations différentes (**Tableau 30**):

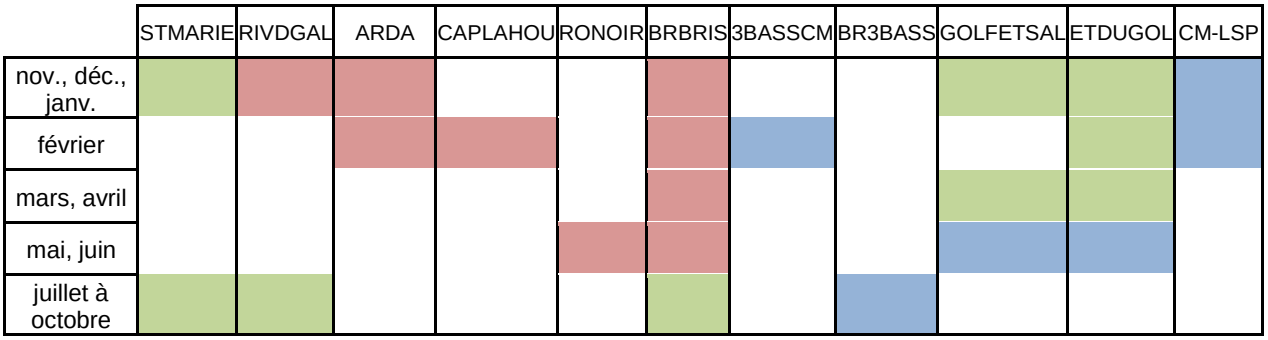
- Les femelles et les mâles partagent une même zone de forte présence.
- Seules les femelles utilisent cette zone comme ZPO.
- Seuls les mâles utilisent cette zone comme ZPO.

De novembre à janvier, Sainte-Marie et la baie de Saint-Louis ont été simultanément utilisées comme ZPO par les individus des deux sexes. La partie nord de la côte ouest (Saint-Gilles et baie Saint-Paul) n'a été utilisée comme ZPO que par les femelles. A l'inverse, le large de Saint-Pierre n'a été utilisé comme ZPO que par les mâles. En février, la situation est identique, excepté que Sainte-Marie n'est plus une ZPO pour aucun des deux sexes et que Trois Bassins apparait comme une ZPO exclusive aux mâles. En mars-avril, la baie de Saint-Louis est toujours une ZPO communes aux deux sexes alors que large Saint-Gilles représente une ZPO uniquement pour les femelles et large Saint-Pierre est exclusif aux mâles. En mai-juin, il n'y a aucune ZPO commune aux deux sexes. Les femelles utilisent majoritairement la zone de Saint-Gilles et les mâles, la baie de Saint-Louis. Contrairement à la période

précédente, entre juillet et octobre, l'ensemble des ZPO sont communes aux deux sexes (Sainte-Marie, baie de Saint-Paul et large Saint-Gilles), excepté Trois Bassins qui est exclusif aux mâles.

Ainsi, excepté en mai-juin, la majorité de l'année, les requins bouledogues adultes ont une ou deux ZPO communes et une ou deux ZPO exclusives à chaque sexe. Ces zones communes varient en termes de nombre et de localisation en fonction du temps. La baie de Saint-Louis est commune aux deux sexes de novembre à avril et Sainte-Marie de juillet à janvier. La baie de Saint-Paul et le large de Saint-Gilles sont des zones communes ~~qu'~~entre juillet et octobre. Les zones exclusives à un des deux sexes sont relativement constantes. Pour les femelles, les ZPO exclusives sont concentrées dans le nord de la côte ouest, au large de Saint-Gilles et en baie de Saint-Paul. Pour les mâles, les ZPO exclusives se retrouvent au centre et au sud de la côte ouest, à Trois Bassins et au large de Saint-Pierre. Enfin, mai-juin se distingue des autres périodes par l'absence de zones principales communes aux deux sexes.

Tableau 30. Utilisation des Zones Principales d'Occupation (ZPO) en fonction du sexe selon les périodes. En rouge, ZPO utilisée par les femelles ; en bleu, ZPO utilisée par les mâles ; en vert les ZPO communes aux deux sexes.



4. Discussion et conclusion

Le suivi acoustique des 35 requins bouledogue marqués a permis de définir et de mieux comprendre l'occupation spatiale et temporelle de cette espèce sur les côtes réunionnaises. Nous avons d'abord étudié les individus adultes, en faisant la distinction entre les femelles et les mâles, puis en fonction de l'âge en distinguant les individus adultes et sub-adultes, en nous focalisant sur une des deux femelles marquées.

Occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue adultes

Au cours de la période d'étude, **les requins bouledogue adultes ont utilisé l'ensemble de la zone d'étude et étaient présents toute l'année.** Cependant, **leur temps de présence total sur les côtes réunionnaises est faible par rapport au temps d'observation.** Ces résultats diffèrent de ceux trouvés aux Bahamas (Brunnschweiler et Buskirk 2006) où les requins bouledogue adultes restaient majoritairement dans des eaux peu profondes inférieures à 20 m de fond. A l'inverse, ils se rapprochent de ceux trouvés au Fidji où la population de requins bouledogue adultes suivie était majoritairement sur des fonds supérieurs à 30 m (Brunnschweiler et al. 2010). Selon Brunnschweiler et al. (2010), cette différence d'occupation spatiale dépend majoritairement de la structure bathymétrique des fonds de la zone étudiée. Alors qu'aux Bahamas les eaux restent peu profondes sur plusieurs kilomètres, aux îles Fidji les fonds tombent rapidement à plus de 250 m. La structure bathymétrique des fonds autour de La Réunion est très proche de celle des îles Fidji, ce qui tendrait à appuyer l'hypothèse d'un habitat plus au large (hors de notre réseau de stations d'écoute) avec des incursions plus ou moins nombreuses dans la bande côtière. Le suivi satellite de deux requins bouledogue adultes (une femelle et un mâle) à La Réunion a mis en évidence des déplacements temporaires (entre plusieurs jours et un mois) en milieu pélagique à plus de 100 km des côtes réunionnaises (Soria 2014). Ces observations, bien que peu nombreuses, mais toutefois indicatrices, semblent confirmer cette hypothèse. Néanmoins, dans notre étude, seule la bande côtière ouest était entièrement équipée de stations d'écoute. Les autres secteurs étaient peu ou pas couverts acoustiquement. La taille de la zone d'étude a été estimée à 160 km^2, soit 80 km de linéaire côtier et une bande côtière de 2 km. En utilisant cette méthode de calcul, l'ensemble de la bande côtière réunionnaise serait de 420 km^2, pour 210 km de linéaire côtier. Notre zone d'étude couvre donc 2/5 de l'ensemble de la bande côtière. Il est donc possible que les requins marqués soient dans d'autres zones de la bande côtière non équipées de stations d'écoutes.

L'étude de l'occupation spatiale selon le critère côte/large remet cependant en question ce clivage côte/large, notamment observé chez les requins bouledogue aux Fidji ou aux Bahamas (Brunnschweiler et al. 2010). En effet, **la présence des requins bouledogue le long des côtes réunionnaises ne semble pas être définie par le critère côte/large des zones utilisées**. Les individus suivis étaient très présents dans certaines zones côtières mais également dans certaines zones au large. Cette différence de résultats avec les études Fidjiennes et des Bahamas pourrait provenir de la différence des paramètres des trois études. Au Bahamas et aux Fidji, le suivi des requins a été réalisé à l'aide de marques satellites (PSAT) sur des

périodes relativement courtes (inférieures à deux mois) ou à l'aide de marques acoustiques sur plusieurs années mais sur des zones restreintes. Dans notre étude, les requins ont été suivis à l'aide de marques acoustiques durant une durée minimum de 8 mois et sur zone relativement grande. Il est donc possible que la durée limitée des études Fidjienne et des Bahamas ait permis de mettre en évidence l'utilisation spécifique d'une zone à une période de l'année sans pour autant montrer si ce comportement était observé tout au long de l'année ou sur l'ensemble de la bande côtière. Si l'augmentation du temps d'observation et de la zone d'étude semble indiquer que les requins bouledogue utilisent autant des zones du large que côtière, notre zone d'étude ne couvre pas l'ensemble de la bande côtière et les suivis ne sont pas pluriannuel. Dans les futures études, il sera important de couvrir l'ensemble de la bande côtière de La Réunion pour pouvoir confirmer cette absence de clivage net entre les zones côtières et large dans l'occupation spatiale de l'espèce.

L'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogues adultes est hétérogène. Sur l'ensemble de la zone d'étude, **6 zones ont été plus utilisées** que les autres : **Sainte-Marie, la baie de Saint-Paul, large Boucan, Saint-Gilles, la baie de Saint-Louis et large Saint-Pierre**. Les autres zones sont moins utilisées par les individus adultes et pourraient représenter des zones de passage (ZT : notamment entre Saint-Gilles et Saint-Pierre) ou des zones de moindre intérêt (ZPU : extrémité Nord et Sud de la zone). Ces résultats confortent ceux trouvés sur la côte est du Queensland (Australie), où il a été montré que les requins bouledogue restreignaient leurs mouvements autour d'endroits spécifiques, effectuant plusieurs déplacements par jour entre ces derniers (Werry 2010). Plus récemment, une variation de l'occupation spatiale à moyenne échelle a été mise en évidence au Mozambique et en Afrique du Sud où les requins bouledogue suivis utilisaient plus fréquemment certaines zones au détriment d'autres peu utilisées (Daly et al 2014).

A l'échelle d'une année, il a été mis en évidence **3 stratégies d'occupation temporelle réparties sur 5 périodes** :

1) en décembre-janvier, les individus adultes sont peu nombreux et viennent peu de fois à la côte, mais pour de longues périodes.

2) en mars-avril et mai-juin, les requins détectés sont nombreux et effectuent un grand nombre de visites mais de courtes durées.

3) en février puis de juillet à novembre, ils sont peu présents avec une majorité de variables de présence à faible valeur. Au cours de ces différentes périodes, l'occupation spatiale varie peu avec des zones très utilisées qui restent majoritairement les mêmes d'un mois à l'autre. Entre mars et juin, si les zones les plus utilisées sont identiques au reste de l'année, on observe une

augmentation de l'utilisation de la bande côtière, notamment à Saint-Gilles. Ces variations temporelles et spatiales, nous permettent de déduire que les différences entre les 5 périodes sont autant liées à une variation du nombre de requins détectés qu'à un changement de comportements des requins suivis.

Des variations temporelles ont déjà été observées aux îles Fidji où l'abondance des requins bouledogue était plus forte entre janvier et mars et plus faible d'octobre à décembre (Brunnschweiler and Baensch 2011), et en Floride, où le taux de capture des requins bouledogue était plus élevé en été qu'en hiver (Snelson et al 1984). Au sud du Mozambique, Daly et al (2014) ont décrit un déplacement des requins bouledogue vers les côtes sud-africaines en hiver et un retour dans les eaux mozambicaines en été. Les auteurs émettent l'hypothèse d'une forte variation saisonnière des conditions environnementales pour expliquer ces déplacements à moyenne échelle. Ils n'ont cependant pas pu tester l'effet de la variation de la disponibilité en proies ou l'hypothèse d'un changement de comportement lié à la reproduction.

Plus récemment, une étude des déplacements des requins bouledogue adultes sur la côte est australienne a mis en évidence une présence annuelle des individus suivis avec une forte variation saisonnière de l'occupation spatiale (Espinoza et al. 2016). Les auteurs observent un pic d'abondance et de présence dans le nord de la zone entre septembre et décembre. Après ce pic de présence, une partie des requins suivis sont détectés plus au sud de la zone et/ou plus au large pendant quelques mois avant de revenir dans le nord. L'hypothèse d'une migration partielle nord-sud des femelles pleines pour mettre bas est proposée. Le retour au nord après cette migration mettrait également en avant le rôle alimentaire important des zones du nord pour les requins bouledogue.

Dans les eaux réunionnaises, la capture d'un requin bouledogue adulte mâle portant des marques d'un accouplement récent en juin 2013 (blessures fraiches au niveau des ptérygopodes chez les mâles) et l'observation de femelles gestantes en hiver austral supporte la théorie de l'existence de comportement de reproduction (accouplement et/ou mise bas) chez cette espèce à La Réunion. L'hypothèse d'un changement de comportement lié à la reproduction pour expliquer les variations temporelles de l'occupation spatiale est donc envisageable. Aux Seychelles, le suivi acoustique et satellite d'une femelle requin bouledogue gestante a mis en évidence une migration du site d'étude seychellois à Madagascar, d'où elle est revenue non pleine quelques mois plus tard (Léa et al. 2015). Il est probable que la femelle est migrée à Madagascar pour mettre bas avant de revenir aux Seychelles. Bien que cette observation ne permette pas de généraliser ce comportement à l'ensemble de l'espèce, ce

phénomène a déjà été observé chez d'autres espèces de requins. A Hawaii, il a été montré que les femelles requins tigre gestantes migrent du banc de la Frégate Française aux îles principales d'Hawaii pour mettre bas (Papastamatiou et al 2013). En Polynésie Française, certaines femelles requins pointes noires (*Carcharhinus melanopterus*) ont été observées quittant temporairement leurs zones principales d'occupation pour mettre bas dans d'autres zones, parfois à plus de 50 km de leur ZPO (Mourier and Planes 2013).

Une analyse préliminaire de l'influence des facteurs abiotiques et biotiques sur la présence des requins bouledogue dans la bande côtière de La Réunion a montré qu'un des facteurs qui influenceraient le plus la présence des requins dans la zone d'étude serait la disponibilité en proies (Soria 2014). La présence des requins bouledogue à la côte était plus importante lorsque la disponibilité en proies était la plus faible dans les eaux réunionnaises (hiver austral). Au regard de ces résultats, nous pouvons émettre l'hypothèse que le nombre important de requins détectés, le grand nombre de visites et l'occupation spatiale plus importante de la bande côtière, observés entre mars et juin (hiver austral), seraient dus en partie à un changement de comportement alimentaire. Ceci est en accord avec des variations saisonnières de valeurs isotopiques des tissus des bouledogues à La Réunion (Trystram et al. 2016), bien que les auteurs n'aient pu conclure définitivement sur l'origine de ces variations saisonnières. On peut supposer que lorsque la disponibilité en proies baisse, les requins bouledogue étendraient leur zone de prospection alimentaire dans la bande côtière, ce qui les rendrait plus présents à la côte tout en utilisant une plus grande partie de celle-ci.

Occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue adultes en fonction du sexe

Au cours de la période d'étude, les femelles et les mâles requins bouledogue adultes ont utilisé l'ensemble de la zone d'étude et étaient présents tout l'année. Cependant, l'occupation spatiale et temporelle n'est pas homogène et varie en fonction du sexe.

Sur l'ensemble de la zone d'étude, on observe une **ségrégation spatiale partielle selon le sexe** avec 4 zones qui sont plus utilisées que les autres dont une est **commune aux deux sexes**, la baie de Saint-Louis, et 3 majoritairement **utilisées par un seul de deux sexes** : Saint-Gilles est majoritairement utilisé par les femelles, la baie de Saint-Paul et le large de Saint-Pierre sont essentiellement utilisées par les mâles. Les zones secondaires d'occupation diffèrent également selon le sexe par leurs caractéristiques et leur distribution spatiale. Chez les femelles, elles sont peu nombreuses et très localisées (Sainte-Marie, la baie de Saint-Paul et large Boucan). Ce sont des zones où les variables de présence sont élevées, notamment la

moyenne des temps de présence. Chez les mâles, ces zones sont nombreuses et réparties le long de la bande côtière (Sainte-Marie, les zones entre Saint-Gilles et Saint-Leu et Saint-Pierre (côte)). Elles se distinguent en deux groupes selon leurs caractéristiques : Sainte-Marie, la Saline et Grande Ravine sont des zones où le nombre de mâles détectés est faible et les visites peu nombreuses mais d'une durée suffisamment longue pour induire un indice de fréquentation élevé. Le reste de ces zones est défini par un nombre important de mâles détectés qui effectuent peu de visites mais d'une durée moyenne élevée. Les autres zones (i.e. zone d'étude – (zones les plus utilisées + zones secondaires d'occupation)) sont moins utilisées par les individus adultes des deux sexes et pourraient représenter, pour l'ensemble des individus, des zones de passage (ZT) ou des zones de moindre intérêt (ZPU). A l'échelle d'une année, la comparaison de l'occupation temporelle en fonction du sexe montre que globalement **les femelles sont plus présentes que les mâles dans la bande côtière** et que **si les individus des deux sexes utilisent les mêmes stratégies d'occupation temporelle, elles ne sont pas tout le temps observés aux mêmes périodes** : 1) en novembre, décembre et janvier, les femelles comme les mâles sont peu nombreuses et viennent peu de fois à la côte, bien que chaque visite soit longue. En novembre, les variables de présence des mâles sont les plus faibles de l'année.

2) de février à avril, les mâles sont nombreux et effectuent un grand nombre de visites de courtes durées. Ce pic de présence est également observé chez les femelles mais en décalé. Il débute en mars-avril et fini en mai-juin avec les plus fortes valeurs de présence.

3) ces pics de présence sont suivis de périodes intermédiaires (de juillet à octobre pour les femelles et de mai à octobre pour les mâles) où les requins sont peu présents avec la majorité des variables de présence faible. **Au cours de ces différentes périodes, l'occupation spatiale des femelles comme des mâles varie beaucoup**. En novembre, décembre et janvier, les individus des deux sexes ont une occupation spatiale restreinte aux zones les plus utilisées : les femelles et les mâles sont présents principalement à Sainte-Marie et dans la baie de Saint-Louis, les femelles sont également très présentes dans la baie de Saint-Paul et au large de Saint-Gilles alors que les mâles sont plus présents au large de Saint-Pierre. Durant les pics de présence des femelles (mars à juin) et des mâles (février à avril), les femelles et les mâles ont une occupation spatiale différente : si l'ensemble des individus utilisent principalement la baie de Saint-Louis, les femelles sont également très présentes à Saint-Gilles et en baie de Saint-Paul alors que les mâles sont plus présents à l'Etang Salé et à Saint-Pierre. On note également qu'au début du pic de présence des mâles (février), ces derniers utilisent une grande partie de la bande côtière et qu'au plus fort du pic de présence des femelles (mai-juin), les individus des

deux sexes n'ont pas de zones de forte présence en commun. Durant les périodes intermédiaires (février et de juillet à octobre pour les femelles et de mai à octobre pour les mâles), l'occupation spatiale est très variable d'un mois à l'autre même si d'une manière générale les zones très utilisées sont plus nombreuses et réparties sur l'ensemble de la côte.

Si une ségrégation spatiale des requins bouledogue en fonction du stade de maturité a souvent été mise en évidence (Simpfendorfer et al. 2005; Curtis 2008 ; Carlson et al 2010), la ségrégation spatiale entre les femelles et les mâles adultes reste peu documentée. Sur la côte ouest de l'Australie, le suivi acoustique et satellite d'une population de requins bouledogue adultes a montré que la variation mensuelle de l'abondance et de l'indice de présence observée était essentiellement due aux comportements des femelles qui effectuaient de longues migrations saisonnières (Espinoza et al 2016). Une autre étude sur les requins bouledogue adultes en Afrique du Sud et au Mozambique fournit les mêmes conclusions (Daly et al 2014). Si aucune migration des requins bouledogue adultes n'a été mise en évidence à La Réunion, nos résultats se rapprochent de ceux trouvés dans ces études, avec une occupation spatiale et temporelle des femelles qui est très proche de celles observées chez l'ensemble des adultes. Néanmoins, l'abondance et la présence plus importante des femelles au sein des différentes zones d'étude semblent masquer un schéma plus complexe. En effet, l'étude à fine échelle de la variation temporelle de l'occupation spatiale dans les eaux réunionnaises met en évidence une ségrégation spatiale et temporelle partielle des adultes en fonction du sexe, avec des zones liées à la présence des femelles et des mâles et d'autres à celles d'un des deux sexes.

Ce type de ségrégation à plus ou moins grande échelle a souvent été observé chez d'autres espèces de requins (quelques exemples : chez le requin marteau (*Sphyrna lewini*, Klimley 1987) ; chez le requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*, Economakis and Lobel 1998) ; chez le requin nourrice (*Ginglymostoma cirratum*, Pratt and Carrier 2001) ; chez le requin blanc (*Carcharodon carcharias*, Pardini et al 2001)) et est considéré comme une caractéristique générale des populations de requins (Stevens and McLoughlin 1991). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer cette ségrégation sexuelle. Chez les requins marteaux, Klimley (1987) suggère que les femelles utilisent des habitats plus riches en source de nourriture pour optimiser leur croissance et atteindre des tailles plus importante que les mâles à l'âge de première maturité (en émettant l'hypothèse que plus une femelle sera grande, plus elle aura un succès reproducteur élevé). Chez le requin mako (*Surus oxyrinchus*), l'hypothèse des interactions sociales est préférée pour expliquer la ségrégation sexuelle des

individus adultes (Mucientes et al 2009). Les comportements d'accouplements chez les mâles étant très agressifs envers les femelles (Stevens 1974), ces dernières éviteraient les contacts avec les mâles hors des périodes de reproduction. En Australie, une étude sur 17 espèces de requins conclue que les différentes ségrégations sexuelles observées peuvent être associées à la reproduction, aux comportements migratoires et/ou à la compétition intraspécifique (Stevens and McLoughlin 1991). Les zones d'agrégation serviraient, elles, à la reproduction et notamment à l'accouplement (Carrier et al 1994), à favoriser les interactions sociales durant les phases de repos (Klimley 1985) et/ou de refuge contre les prédateurs, notamment les requins plus grands ou plus agressifs (McKibben and Nelson 1986).

A La Réunion, si l'existence de telles zones a pu être mise en évidence dans cette étude, le rôle de ces dernières reste difficile à définir. La baie de Saint-Louis est une zone de forte présence pour les femelles et les mâles pendant la moitié de l'année. L'existence de cette zone commune sur une longue période rend les hypothèses d'un lieu d'interactions sociales possibles, incluant la reproduction. L'augmentation de l'occupation spatiale des mâles le long de la côte ouest en février pourrait correspondre au début de la période d'accouplement. A cette période les femelles sont encore peu nombreuses à la côte, ce qui forcerait les mâles à augmenter leur activité dans la zone pour trouver les femelles. En mars-avril, lors du début du pic de présence des femelles, les mâles restreignent leur mouvement à la zone commune de Saint-Louis et aux zones à proximité. En mai-juin, les femelles quittent la baie de Saint-Louis pour occuper principalement le large de Saint-Gilles laissant la zone aux mâles qui sont de moins en moins nombreux dans la bande côtière. Au vue de ces observations, nous pouvons émettre l'hypothèse que la baie de Saint-Louis est une zone d'interactions sociales de novembre à février et une zone de reproduction en mars-avril.

Le large de Saint-Gilles et le large de Saint-Pierre qui sont des zones de forte présence pour l'un des deux sexes sur la majorité de l'année pourrait constituer des zones d'évitement de l'autre sexe pendant les phases de repos et/ou de chasse en fonction des périodes de l'année. Dans cette hypothèse, le pic de présence des femelles entre mars et juin au large de Saint-Gilles indique que cette zone (à cette période) pourrait également avoir un rôle important dans la reproduction, comme zone d'accouplement ou de mise bas. Selon Stevens (1974), les zones de reproduction des requins ne sont pas forcément des zones de forte présence pour les deux sexes. En effet, les mâles étant agressifs en période de reproduction, on observe un comportement d'évitement des mâles par les femelles, conduisant à une ségrégation sexuelle durant la phase d'accouplement.

Au large de Saint-Pierre, sachant que les mâles sont généralement plus petits que les femelles, ils se dissocieraient d'elles lors des phases de prospection alimentaire pour diminuer la compétition intraspécifique.
L'hypothèse d'une zone de refuge contre les prédateurs semble peu probable étant donné qu'à La Réunion, les requins bouledogue adultes ont généralement une taille supérieure à 250 cm les mettant hors de portée de la majorité des autres grands prédateurs présents, comme les requins tigres ou des requins bouledogue plus grands.
La baie de Saint-Paul est une zone particulière : importante pour les femelles comme pour les mâles, elle varie entre zone secondaire et zone principale d'occupation toute au long de l'année. Les eaux souvent turbides associées au caractère poissonneux de la zone pourraient représenter une zone de chasse privilégiée pour les requins bouledogue (Potin 2009). L'environnement basaltique dominant dans cette zone pourrait leur fournir un camouflage naturel durant la chasse.
Sainte-Marie, zone commune aux deux sexes, de par sa position géographique à l'interface entre la côte ouest et est, pourrait être une zone de carrefour pour les déplacements des requins bouledogue d'une côte à l'autre.

Afin de mieux comprendre l'utilisation de ces différentes zones, le chapitre suivant étudiera le comportement individuel des requins adultes marqués. Cette étude à très fine échelle devrait permettre de savoir s'il existe des groupes d'individus (indépendamment du sexe) et si ces derniers ont des stratégies d'occupation spatio-temporelle différentes. L'étude individuelle permettra également d'étudier le cycle nycthéméral de la présence des requins dans la bande côtière. Ce paramètre étant généralement fortement lié aux types d'activités des individus, nous devrions pouvoir préciser le rôle des différentes zones dans le cycle de vie des requins (zone de repos, de chasse ou de reproduction, zone temporaire ou permanente…).

Stratégies d'occupation spatiale et temporelle du requin bouledogue femelle sub-adulte
La femelle sub-adulte était **présente tout au long de la période d'étude**. Contrairement aux adultes, elle a **restreint ses mouvements à la baie de Saint-Louis et ses alentours** mais est restée dans la zone d'étude beaucoup plus longtemps que ces premiers. Si ces résultats ne peuvent être généralisés à l'ensemble des sub-adultes à La Réunion, ils se rapprochent de ceux trouvés dans d'autres parties du monde. En Floride, l'ensemble des sub-adultes suivis sont restés dans une zone restreinte avec de courtes périodes d'absence (Yeiser et al 2008).

Durant ces absences, ils quittaient leurs zones préférentielles côtières pour aller dans des zones plus pélagiques. Au nord du Golfe du Mexique, le suivi satellite de 18 requins bouledogue sub-adultes a montré des résultats similaires (Carlson et al 2010). En Australie, le suivi acoustique de requins sub-adultes le long de la côte est du Queensland a également mis en évidence des mouvements restreints autour de zones spécifiques (Werry 2010). Tous les auteurs concluent à un changement ontogénique de l'occupation spatiale et temporelle chez le requin bouledogue. Trois différentes phases ontogéniques sont décrites : dans un premier temps les juvéniles resteraient dans des zones restreintes très peu profondes appelées « nurseries ». Au fur et à mesure de leur croissance et de leur passage du stade juvénile à sub-adultes, les individus commenceraient à explorer des zones plus profondes côtières ou pélagiques, mais resteraient la majorité de leur temps dans des zones peu profondes. Plus les individus se rapprocheraient de leur taille de première maturité, plus le temps passé dans ces zones peu profondes diminuerait au profit de zones côtières plus profondes ou de zones pélagiques. Une fois adulte, les individus passeraient la majorité de leur temps dans des zones plus profondes, côtières ou pélagiques. Ce cycle de vie semble être le même à La Réunion, même si plus d'informations sont nécessaires, notamment sur les juvéniles et les sub-adultes, pour pouvoir le confirmer.

Chapitre 5. Comportements individuels des requins bouledogue.

1. Introduction

En général, une espèce utilise son habitat de façon hétérogène dans l'espace et dans le temps. Elle divise ainsi son habitat en zones particulières, appelées soit micro-habitat lorsque l'on s'intéresse aux caractéristiques biotiques et abiotiques de ces zones, soit centre d'activité lorsque l'on étudie plus spécifiquement le comportement des individus à l'intérieur de ces zones (Powell 2000). Ces centres d'activités représentent des zones particulières, plus ou moins optimales pour un individu, un groupe d'individus ou pour l'espèce. Au sein de ces zones, on distingue plusieurs types d'activités comme la phase de repos (i.e. zone de repos), l'exploitation des ressources (i.e. zone de chasse et/ou d'alimentation), la reproduction (i.e. zone d'accouplement, de mise bas), la protection contre les prédateurs (zone qui favorise le camouflage, zone de refuge ou de nurserie) ou encore les déplacements (d'une zone à une autre à petite et moyenne échelle ou à grande échelle comme les couloirs de migration). Connaitre ces centres d'activités et leur utilisation par la population étudiée constituent une nécessité lorsque l'on veut mettre en place ou évaluer l'efficacité d'une aire marine protégée, comme une Réserve Naturelle Marine. Par exemple, en Floride, l'occupation spatiale de plusieurs espèces de requins (requin tigre, requin bouledogue et grand requin marteau) a été comparée aux zones et/ou au période de protection en vigueur (Graham et al. 2016). Dans une grande partie des cas, les zones de protection ne couvraient pas les zones de fortes présence ou les zones importantes dans le cycle de vie de ces espèces. Or, il a été démontré que pour une protection efficace, il fallait en priorité protéger les zones clés pour l'espèce, comme les zones d'alimentation importante ou les zones de reproduction (Speed et al. 2010). Les auteurs de l'étude américaine concluent à la nécessité de revoir les différents systèmes de protection afin qu'ils soient plus adaptés au cycle de vie des espèces à protéger. Si cet exemple démontre l'importance des connaissances sur l'écologie comportementale des espèces dans un plan de protection, ces données scientifiques sont tout aussi importantes lors d'un conflit Homme/Requins. En effet, l'activité du requin influence son comportement et modifie le risque d'une interaction négative avec des êtres humains. Par exemple, dans une zone d'accouplement, les requins sont très actifs, voire agressifs et territoriaux alors que dans une zone de repos, ils sont beaucoup moins actifs (Pratt and Carrier 2005 ; Whitney et al 2010). Dans un plan de gestion des interactions Homme/Requins, la connaissance des centres d'activités et leur rôle peut donc apporter des informations importantes pour adapter les réponses au niveau spatial et temporel.

De nos jours, chez les animaux marins, comme les requins, la définition de ces centres d'activités se base essentiellement sur la télémétrie acoustique et satellite (Voegeli et al 2001 ; Sims 2010 ; Hammerschlag et al 2011 ; Queiroz et al 2016). Ces méthodes permettent d'étudier à petite, moyenne et grande échelle (exemple : le nord de la côte ouest de La Réunion, l'ensemble de La Réunion, le bassin ouest de l'océan Indien) la présence/absence des individus marqués en fonction des saisons et du cycle nycthéméral. Ce type d'étude permet également de décrire les caractéristiques de cette présence, comme la fréquence d'utilisation d'une zone (i.e. nombre de visites) ou encore le temps passé dans cette zone (i.e. somme des temps de présences et/ou durée des visites). La combinaison de ces informations aboutit à la formulation d'hypothèses sur le rôle de ces centres d'activités au sein de l'habitat de la population suivie. Ces hypothèses peuvent ensuite être validées ou infirmées par l'observation visuelle de certains comportements (i.e. événements de prédation, marques de reproduction, observation de femelles gestantes,…). Par exemple, en Californie, le suivi acoustique de requins blancs a mis en évidence une grande fidélité au site de certains requins autour de Seal Island au printemps (Goldman and Anderson 1999). A partir de ces résultats, les auteurs ont émis l'hypothèse que cette zone serait une zone de chasse au printemps pour les requins blancs. L'observation visuelle d'un nombre important d'évènements de prédation sur les jeunes éléphants de mer à cette période et dans cette zone a permis de valider cette hypothèse. Il apparait évident que selon l'étude, la zone et l'espèce étudiée, la validation de ces hypothèses comme dans le cas californien est plus ou moins difficile à réaliser.

Dans le chapitre précédent, il a été mis en évidence que les requins bouledogue adultes ont une occupation spatiale et temporelle complexe, avec l'utilisation préférentielle de certains sites et une ségrégation partielle entre les sexes. Si l'on se limite aux zones les plus utilisées, De novembre à janvier, les adultes sont peu présents et sont principalement observés en baie de Saint Louis. Durant les pics hivernaux de présence (mars à juin pour les femelles et de février à avril pour les mâles), l'occupation spatiale diffère selon le sexe. Si l'ensemble des individus utilisent la baie de Saint Louis, les femelles sont également très présentes à Saint Gilles alors que les mâles sont plus présents à Saint Pierre. Durant les périodes intermédiaires (février et de juillet à octobre pour les femelles et de mai à octobre pour les mâles), l'occupation spatiale est très variable selon les mois bien que les zones très utilisées soient plus nombreuses et réparties sur l'ensemble de la côte.

Ces résultats posent deux questions importantes :

- La présence de zones préférentiellement utilisées soit par des femelles soit par des mâles semble indiquer que la variabilité de l'occupation spatiale et temporelle des

requins bouledogue est fortement liée au sexe. Il est cependant légitime de se poser la question de la part du comportement individuel dans cette variabilité. En effet, si la zone de Saint Gilles est préférentiellement utilisée par les femelles, est-ce le cas pour l'ensemble des femelles ou seulement une partie des individus ? A travers cette question, il s'agit également de s'intéresser à l'existence potentielle de fidélité au site chez les individus. Est-ce que, indépendamment du sexe, certains individus sont plus inféodés à un site qu'à un autre ? Connaitre l'influence du comportement individuel sur l'occupation spatio-temporelle est nécessaire pour répondre à cette question.

- Si l'étude de l'occupation spatiale et temporelle a permis de délimiter des sites particuliers qui s'apparentent à des centres d'activités, quels sont leurs rôles dans le cycle de vie des requins bouledogue ? Le repos, l'alimentation, la reproduction ou la socialisation ? L'existence d'une ségrégation spatio-temporelle entre les sexes permet de penser que ces centres d'activités sont utilisés pour des raisons spécifiques et distinctes qui peuvent évoluer dans le temps. En d'autres termes, chaque centre devrait jouer un rôle spécifique pour l'ensemble des individus ou pour une partie.

Dans ce chapitre, l'objectif est de caractériser les centres d'activités des requins bouledogue adultes sur les côtes réunionnaises. Dans un premier temps, nous étudierons la présence/absence au sein de la zone d'étude de chaque requin suivi afin de séparer les individus très présents de ceux peu présents. Dans un deuxième temps, nous analyserons l'occupation spatiale des individus afin de définir et de décrire les centres d'activités. Ces derniers sont définis en fonction de leur localisation géographique et du nombre de requins qui les utilisent et décrits selon les variables de présence (indice de fréquentation, indice de présence et durée moyenne et maximale des visites). Dans un troisième temps, les variations mensuelles de l'indice de fréquentation au sein des centres d'activités sont déterminées afin d'étudier la présence saisonnière au sein de ces zones spécifiques. Dans un quatrième temps, afin d'émettre des hypothèses sur le rôle de ces centres d'activité dans le cycle de vie des requins bouledogue, nous analyserons pour chaque requin, sa présence sur le cycle nycthéméral en fonction des périodes de présence et des centres d'activités utilisés. La synthèse du rôle de chaque centre d'activité par requin permettra de définir le rôle des centres d'activités pour l'ensemble des requins suivis. Enfin, dans un dernier temps, nous analyserons les interactions potentielles entre individus en fonction du temps et des zones utilisées. La taille et le sexe des individus impliqués dans ces interactions permettront d'émettre des

hypothèses sur la présence d'un lieu et/ou d'une période liés à la reproduction ou à la socialisation.

2. Matériels et Méthodes

2.1. Définition des paramètres de l'étude : zone d'étude, stations d'écoute prises en compte, individus étudiés

L'étude du comportement individuel a été réalisée sur les requins bouledogue adultes au sein de la zone d'étude (41 stations d'écoute ; cf. Tableau 2 et Figure 1 du chapitre 4) de novembre 2012 à avril 2014, soit 545 jours. Les 33 individus suivis sont composés de 20 femelles et 13 mâles, d'une longueur totale (Lt) moyenne respective de 298 ±26 cm et de 273 ±27 cm (**Tableau 31**). La durée d'échantillonnage d'un requin correspond au nombre de jours entre le 01/11/2012 ou la date de marquage si celle-ci est ultérieure et le 30/04/2014 ou la date de fin d'émission de la marque acoustique si celle-ci est antérieure. Elle varie de 245 à 545 jours avec une moyenne de 439 ±101 jours.

2.2. Présence/absence des requins bouledogue dans la zone d'étude

2.2.1. Analyses descriptives et sélection des requins étudiés

Le nombre de détections et le nombre de visites ont été définis pour chaque requin suivi durant la période d'étude. Une première analyse descriptive de ces différentes variables a été réalisée pour mettre en évidence la présence/absence des individus dans la zone d'étude. Cette analyse permet également de distinguer les individus pour lesquels il existe suffisamment de données pour étudier leurs comportements individuels. Les individus, qui n'ont jamais été détectés ou qui n'ont pas généré de visite, sont considérés comme absents de la zone durant la période d'étude. Ils ne sont donc pas pris en compte dans la suite de l'analyse. Pour les individus qui ont généré au moins une visite, une représentation graphique du nombre de détections et de visites par requin, du plus petit nombre au plus grand, a été réalisée. L'augmentation forte du nombre de détections et de visites à partir d'une certaine valeur marquera la séparation entre les individus considérés dans l'étude et ceux non pris en compte.

Tableau 31. Caractéristiques des requins bouledogue adultes marqués.
Lt : Longueur totale

Code Requin	Sexe	Stade de maturité	Lt (cm)	Date de marquage	Durée d'échantillonnage
5	F	Adlt	260	20/02/2013	434
6	M	Adlt	260	20/02/2013	434
10	F	Adlt	300	27/02/2013	427
11	F	Adlt	314	10/02/2012	230
12	F	Adlt	308	10/02/2012	230
13	M	Adlt	269	01/03/2013	425
16	M	Adlt	290	15/03/2013	411
18	F	Adlt	329	28/09/2012	545
19	M	Adlt	260	19/03/2013	407
20	F	Adlt	274	28/09/2012	545
21	F	Adlt	307	24/03/2013	402
22	M	Adlt	294	26/03/2013	400
25	F	Adlt	314	05/11/2012	541
29	M	Adlt	308	06/01/2013	479
30	F	Adlt	238	06/01/2013	479
31	F	Adlt	305	06/01/2013	479
34	F	Adlt	300	06/02/2013	448
14	F	Adlt	310	27/09/2012	545
33	F	Adlt	308	10/01/2013	475
28	F	Adlt	310	29/12/2012	487
72	M	Adlt	250	08/09/2013	234
24	M	Adlt	290	01/11/2012	545
32	F	Adlt	312	10/01/2013	475
26	M	Adlt	305	05/11/2012	541
15	F	Adlt	290	05/03/2013	421
17	F	Adlt	250	28/09/2012	545
3	F	Adlt	300	18/12/2011	230
4	M	Adlt	250	02/01/2012	502
81	M	Adlt	250	24/06/2012	545
83	M	Adlt	276	24/03/2013	402
84	F	Adlt	325	26/03/2013	400
23	M	Adlt	240	29/02/2012	249
82	F	Adlt	300	22/11/2012	524

2.2.2. Indice de Résidence Globale (IRG)

Pour chaque requin étudié, un Indice de Résidence Globale (IRG) est calculé selon la formule suivante :

$$IRG_{ind} = \frac{\text{Nombre de jours de présence dans la zone d'étude}}{\text{Durée d'échantillonnage}}$$

Un requin est considéré comme présent un jour dans la zone d'étude si au moins une visite a été enregistrée ce jour sur au moins une des 41 stations d'écoute.

L'IRG varie entre 0 et 1, avec une valeur minimum qui montre que le requin était absent de la zone d'étude durant toute la durée d'échantillonnage et une valeur maximum qui indique que le requin était présent dans la zone d'étude durant la totalité de la période d'échantillonnage.

Les différences potentielles de l'IRG en fonction du sexe sont examinées à l'aide de tests de rangs non-paramétriques de Mann-Whitney. La relation entre la longueur totale des requins (Lt en cm) et l'IRG est étudiée par un test de corrélation de Pearson. Une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) est réalisée pour examiner les différences entre individus selon leur IRG. La méthode d'agrégation par saut minimum (*single linkage*) est utilisée pour déterminer les groupes d'individus. La formation des groupes se base sur la plus petite distance entre les éléments : fusion en un groupe des deux éléments les plus proches. Les valeurs de l'IRG en fonction des groupes sont comparées à l'aide de tests non-paramétriques d'analyse de variance de Kruskal-Wallis et de test non-paramétriques de comparaisons multiples (test Post Hoc de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner). Cette première analyse permet de discriminer les requins en fonction du nombre de jours de présence dans la zone d'étude. Elle sert notamment à séparer les requins qui sont peu présents de ceux qui sont très présents dans la zone d'étude durant la période d'échantillonnage et ainsi d'avoir une première idée de l'existence de variation individuelle dans l'utilisation des côtes réunionnaises.

2.3. Occupation spatiale par individus : définition et description des « Centres d'Activités Principaux » (CAP) et « secondaires » (CAS)

2.3.1. Définition des CAP et CAS

Dans un deuxième temps, l'occupation spatiale est étudiée en définissant les Centres d'Activités Principaux (CAP) et Secondaires (CAS) de chaque individu au sein de la zone d'étude. Le CAP d'un individu est défini comme la ou les zone(s) où l'individu passe le plus de temps en termes de nombre de jours de présence, d'indice de fréquentation, d'indice de présence et de durée des visites. Le CAS d'un individu est défini comme la ou les zones où celui-ci passe un temps significativement plus élevé que dans les autres zones (hors CAP), en

terme de nombre de jours de présence, d'indice de fréquentation, d'indice de présence et/ou de durée des visites. L'indice de fréquentation est le rapport entre la somme des temps de présence (en jours) et la période d'échantillonnage du requin (en jours) multiplié par 100. L'indice de présence est le rapport entre le nombre de visites et la période d'échantillonnage du requin. La durée des visites est étudiée à travers la durée moyenne, la durée maximum et le coefficient de variation des durées des visites (en minutes).

Le protocole d'analyse suit les étapes suivantes :

- 1ère étape : le nombre de jours de présence sur chaque station d'écoute est défini pour l'ensemble des requins suivis. Pour chaque individu, seules les stations d'écoute avec plus de 10 jours de présence sont prises en compte dans la suite de l'analyse. Ce premier filtre permet de ne considérer que les stations d'écoutes pour lesquelles les données sont comparables statistiquement. En dessous de ce seuil de 10 jours de présence, les stations ne sont pas considérées comme significatives dans l'occupation spatiale du requin pris en compte. De plus, cette méthode élimine les cas particuliers comme des stations qui sont très peu utilisées (nombre de jours de présence sur la station très faible) mais qui ont un indice de fréquentation et/ou un indice de présence élevé(s). Cela peut se produire lorsqu'un requin se fixe dans une zone qu'il n'utilise pas habituellement suite à un évènement particulier. La présence de ces cas particuliers pourrait biaiser la suite de l'analyse.
- 2ième étape : le nombre de stations d'écoute avec plus de 10 visites est comptabilisé pour chaque requin. L'indice de fréquentation, l'indice de présence et la durée moyenne et maximum d'une visite et le coefficient de variation des durées des visites sont calculés par stations d'écoute pour chaque individu. Dans le cas où 5 stations d'écoute ou moins sont sélectionnées pour un requin, les stations dont les valeurs des variables de présence est proche sont regroupées. S'il y a plusieurs groupes, les valeurs de chaque variable sont comparées par groupe à l'aide d'un test de rangs non-paramétrique de Mann-Whitney (si 2 groupes) ou d'un test non-paramétrique d'analyse de variances de Kruskal Wallis (si plus de 2 groupes). Des tests non-paramétriques de comparaisons multiples (tests Post Hoc) sont effectués lorsqu'une différence significative est trouvée entre plus de deux groupes. Dans le cas où plus de 5 stations d'écoute sont retenues pour un requin, le protocole d'analyse suivant a été utilisé : la corrélation entre les variables, préalablement centré-réduites, est estimée à l'aide d'un test de rang de Spearman. Une Analyse en Composante Principale (ACP) est réalisée avec les variables qui ont un Rho compris entre 0,3 et 0,8. Les facteurs pris

en compte sont ceux dont la valeur propre initiale est supérieure ou égale à 1. Une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) est ensuite effectuée en utilisant les stations d'écoutes comme les observations et les facteurs issus de l'ACP comme les variables de classement. La méthode d'agrégation de Ward est utilisée pour créer les groupes. Pour finir, la valeur des différentes variables en fonction des groupes est comparée à l'aide de tests non-paramétriques d'analyse de variances de Kruskal-Wallis. Des tests non-paramétriques de comparaison multiples (tests Post Hoc) sont effectués lorsqu'une différence significative est trouvée.

- 3ième étape : la ou les station(s) avec les valeurs les plus élevées pour l'ensemble des variables de présence sont définies comme les CAP de l'individu. La ou les station(s) avec des valeurs élevées pour une partie ou l'ensemble des variables sont définies comme les CAS de l'individu.

2.3.2. Description des CAP et CAS

Dans un premier temps, les CAP, définis au cours de la 3ième étape du protocole d'analyse, sont regroupées par zones, appelées Zone CAP. Par exemple, si les stations de GOLFETSAL (nord de la baie de Saint Louis) et ETDUGOL (centre de la baie de Saint Louis) sont considérées comme deux CAP, elles sont regroupées sous la Zone CAP de la baie de Saint Louis. Dans un deuxième temps, ces zones sont comparées en fonction des variables de présence des requins qui les utilisent (tests non-paramétriques d'analyse de variances de Kruskal-Wallis) afin de mettre évidence une différence d'utilisation entre les Zones CAP. Enfin, le nombre et le sexe des requins au sein de chaque Zone CAP sont comparés pour étudier la variabilité individuelle.

Les CAS sont regroupés en fonction des variables de présence (indice de fréquentation et de présence, durée moyenne et maximum, coefficient de variation des durées des visites) pour définir des types de CAS. Le nombre et le type de CAS en fonction du sexe sont examinés à l'aide de tests de rangs non-paramétriques de Mann-Whitney.

L'ensemble de ces résultats est comparé à l'occupation spatiale définie à l'échelle de la population échantillonnée (cf. Chap. 4) pour mettre évidence les informations apportées par cette approche individuelle.

2.3.3. Relation entre la taille des individus et les centres d'activité

Dans cette partie de l'analyse, nous cherchons à savoir s'il existe une ségrégation spatiale en fonction de la taille des requins. Si celle-ci est connue entre des individus de maturité différente, on ne sait pas si ce type de ségrégation existe entre individus adultes.
Dans un premier temps, la taille des individus présents dans chaque centre d'activité est analysée puis comparés. Dans un deuxième temps, la relation entre la longueur totale (Lt en cm) et le nombre de CAS est étudiée avec un test de corrélation de Spearman, afin d'étudier si la taille de l'individu influence sont nombre de CAS et ainsi son occupation spatiale.

2.4. Occupation temporelle des centres d'activités

2.4.1. Variations saisonnière dans l'ensemble des centres d'activités

Pour chaque requin, l'indice de fréquentation mensuel est calculé dans l'ensemble des centres d'activités. Dans cette analyse, les 18 mois de la période d'étude ont été regroupés sur les 12 mois d'une année-type. Pour prendre en compte les mois en double (janvier, février, mars, avril, novembre et décembre), l'indice de fréquentation a été déterminé en calculant la somme des temps de présence au cours du ou des deux mois puis en divisant cette valeur par le nombre de jours d'échantillonnage. Afin d'étudier les variations saisonnières de l'indice de fréquentation pour chaque requin dans l'ensemble de la zone, une Classification Ascendante Hiérarchique a été effectuée en utilisant les CAP et les CAS comme les observations et l'indice de fréquentation comme variable de classement. La méthode d'agrégation de Ward a été utilisée pour créer les groupes. La valeur des différentes variables en fonction des groupes est, ensuite, comparée à l'aide de tests non-paramétriques d'analyse de variances de Kruskal-Wallis. Des tests non-paramétriques de comparaison multiples (tests Post Hoc) sont effectués lorsqu'une différence significative est trouvée. Les résultats sont résumés dans un tableau de synthèse qui représente l'évolution mensuelle sur une année de l'indice de fréquentation de chaque requin. Les requins sont ensuite regroupés en fonction de leur présence annuelle, séparée en quatre saisons : la première et la deuxième partie de l'hiver (respectivement, d'avril à juin et de juillet à septembre) et la première et la deuxième partie de l'été (respectivement, d'octobre à décembre et de janvier à mars). Ce regroupement permet de

définir des patrons d'occupation temporelle selon les variations saisonnières de l'indice de fréquentation des requins.

2.4.2. Variations saisonnières de l'utilisation des CAP et des CAS

Pour chaque requin, le même protocole d'analyse que pour l'étude de l'occupation temporelle dans l'ensemble des CAP et CAS est réalisé mais cette fois-ci en distinguant chaque centre d'activité. Cette nouvelle analyse permet d'étudier la variation temporelle de l'occupation spatiale au sein des centres d'activités. Elle met en évidence l'occupation temporelle simultanée des CAP et/ou des CAS ou au contraire, l'utilisation préférentiellement de certains centres d'activités selon les saisons.

L'occupation temporelle dans l'ensemble des centres d'activité est ensuite divisée en période selon l'indice de fréquentation mensuel (indice de fréquentation très élevé, élevé, intermédiaire et faible) et l'utilisation des centres d'activités (utilisation uniquement des CAP, des CAP en même temps que les CAS, uniquement des CAS). Le critère de division des périodes est qu'elles doivent rendre compte d'un indice de fréquentation élevé ou intermédiaire dans une zone géographique définie. Par exemple, si un requin a un indice de fréquentation élevé en janvier en baie de Saint Paul puis un indice de fréquentation intermédiaire en février en baie de Saint Louis, la présence du requin sera divisée en deux périodes : une en janvier et une en février.

Ces résultats sont ensuite synthétisés selon les différents patrons d'occupation temporelle. Cette synthèse permet de mettre en évidence les similarités ou les différences existantes de l'occupation spatiale des individus en fonction des variations temporelles. Enfin, ces résultats sont comparés aux variations temporelles de l'occupation spatiale définies à l'échelle de la population. Cette dernière analyse permet de déterminer, au sein de la zone d'étude, l'importance de la variabilité individuelle dans l'occupation spatio-temporelle de la population suivie.

2.5. Activités au cours du cycle nycthéméral au sein des centres d'activités par individus en fonction des zones géographiques et des périodes temporelles.

Pour chaque requin et chaque période, la somme des temps de présence, le nombre de visites et la durée moyenne des visites ont été calculés par centre d'activité sur les 24h du cycle nycthéméral. Les centres d'activités pris en compte par période sont ceux dont l'indice de fréquentation, déterminé dans la partie précédente, était intermédiaire à très élevé. Les centres d'activités avec un indice de fréquentation faible au cours d'une période ne sont pas pris en compte pendant cette période. Afin d'étudier l'utilisation des centres d'activités au cours du cycle nycthéméral, des Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) ont été effectuées sur les valeurs des trois variables de présence (la somme des temps de présence, le nombre de visite et la durée moyenne d'une visite) au cours du cycle nycthéméral (24h) pour chaque centre d'activité pris en compte pour chacune des périodes. La méthode d'agrégation de Ward a été utilisée pour créer les groupes. Les valeurs des différentes variables sont comparées en fonction des groupes à l'aide de tests non-paramétriques d'analyse de variances de Kruskal-Wallis. Des tests non-paramétriques de comparaison multiples (tests Post Hoc) sont effectués lorsqu'une différence significative est trouvée. L'analyse des variations des sommes des temps de présence permet de mettre en évidence, pour chaque requin, les pics de présence au cours du cycle nycthéméral dans chaque centre d'activité selon les périodes de l'année. L'analyse du nombre de visites et de la durée moyenne des visites permet d'étudier le comportement du requin au cours de ces pics de présence. Ainsi, en fonction des résultats et des connaissances sur le comportement des requins, il est possible d'émettre des hypothèses sur l'activité des requins par zone géographique et par période. Les activités possibles du requin sont définies de la manière suivante (**Holland et al 1999 ; Sims et al 2001 ; Drigger et al 2012**):

- **Zone de repos** : Les zones de repos (ZR) sont caractérisées par des visites de longues durées durant une grande partie du cycle nycthéméral. Cette zone peut être diurne et/ou nocturne.
- **Zone de repos secondaire** : Les zones de repos secondaires (ZRS) ont les mêmes caractéristiques que les ZR mais elles sont utilisées sur des périodes beaucoup plus faibles que les ZR et/ou de manière discontinue. Par exemple, dans une ZR diurne, on observera une présence importante du début de matinée à la fin de l'après-midi alors que dans une ZRS diurne, on observera un ou plusieurs pics de présences reparti(s) sur l'ensemble des heures du jour.

- **Zone de chasse** : Les zones de chasses (ZC) sont définies par un pic de présence à l'aube et/ou au crépuscule, composé d'un faible ou d'un grand nombre de visites de longues durées. Il est également possible d'avoir une zone de chasse de nocturne. Celle-ci est caractérisée soit par un ou deux pics de présence composés d'un grand nombre de visites de longues durées soit par une forte présence résultant d'une alternance entre un faible nombre de visites de longues durées et d'un grand nombre de visites de courtes durées. Dans ce dernier cas, la zone peut être une zone de repos et de chasse nocturne.
- **Zone de passage** : Les zones de passages sont définies par un grand nombre de visites de courtes durées. Elles peuvent être diurnes et/ou nocturnes.

Afin d'émettre les hypothèses, le cycle nycthéméral a été divisé en 6 périodes: de 0h à 4h : la deuxième partie de la nuit (N2) ; de 5h à 6h : l'aube (Au) ; de 7h à 11h : le matin (M) ; de 12h à 16h : l'après-midi (AP) ; de 17h à 18h : le crépuscule (Cr) ; de 19h à 23h : la première partie de la nuit (N1). Les plages horaires de l'aube et du crépuscule ont été déterminées en fonction des heures du lever et du coucher du soleil observées entre novembre 2012 et avril 2014 à Saint Paul (http://www.sunrise-and-sunset.com/fr/sun/la-reunion).

L'ensemble de ces hypothèses sont synthétisés selon les variations saisonnières définies à l'échelle de la population (P1 : novembre-janvier ; P2 : février ; P3 : mars-avril ; P4 : mai-juin ; P5 : juillet-octobre), par individus et par centres d'activité. Cette synthèse permet de définir le ou les rôles des centres activité dans l'histoire de vie des individus. Elle permet également d'étudier l'évolution temporelle de l'utilisation de ces centres d'activités et mettre en évidence l'existence potentielle d'une ségrégation spatiale et temporelle des individus en fonction des activités (cf. section 3.4 et Annexe 6).

2.6. Interactions entre individus

Cette étude a été réalisée dans le but de mieux comprendre l'utilisation des zones au travers des interactions entre individus. Reliée aux résultats de la partie précédente, elle permettra de confirmer ou d'infirmer le rôle de certaines zones dans le cycle de vie des requins. Elle apporte également des informations sur l'existence potentielle de groupe d'individus qui ont une utilisation commune, spatiale et temporelle, de la zone.

L'étude des interactions entre individus a été réalisée en utilisant la base de données de détection. Dans chaque CAP et CAS, les paires d'individus qui ont été détectés ensemble sur la même station constituent les données de base des interactions entre individus. Deux individus forment une paire lorsque ces individus ont été détectés sur la même station dans la même demi-heure. Les deux individus ne sont comptabilisés comme paire que si lors de la détection du deuxième individu, le premier individu est toujours présent sur la station. La nouvelle base de donnée ainsi créée fournit les informations suivantes : individu 1, individu 2, Station d'écoute, Date, Heure. L'heure correspond à celle de la première détection conjointe des deux individus. Les deux requins sont considérés ensemble durant toute l'heure. Si les deux requins continuent d'être détectés ensemble l'heure d'après, l'association des deux individus est considérée comme une nouvelle interaction. Cette nouvelle base de donnée permet la construction d'une matrice de paires d'individus où pour chaque paire d'individus est associée le nombre de fois que cette paire a été observée au cours de l'étude. Seules les paires avec une fréquence d'observation suffisamment importante sont prises en compte pour le reste de l'analyse. Cette limite est déterminée en étudiant la distribution statistique des fréquences d'observation de l'ensemble des paires à l'aide d'une boite à moustache. La valeur minimum du dernier quartile représente la fréquence d'observation minimum d'une paire pour qu'elle soit prise en compte. Cela permet d'éviter les paires avec les plus petites fréquences qui sont difficilement discutables.

Une fois les paires sélectionnées, elles sont divisées en groupe selon la zone géographique où elles sont observées. Chaque groupe est alors étudié par mois en fonction du nombre de paires d'individus détectés ensemble sur la même station, la fréquence d'observation de cette paire et la taille et le sexe des individus concernés. Pour chaque zone géographique et pour chaque mois, un schéma en réseau d'observation des paires est réalisé puis analysé.

3. Résultats

3.1. Présence/absence des requins bouledogue dans la zone d'étude

3.1.1. Analyses descriptives

Sur les 33 individus suivis, 3 femelles et 4 mâles, n'ont jamais été détecté dans la zone d'étude au cours de la période prise en compte (**Tableau 32**). Deux autres individus femelles

ont été détectés moins de 10 fois et n'ont pas généré de visite (**Tableau 31**). Parmi les 24 individus ayant été détecté plus de 10 fois et ayant généré au moins une visite, 7 requins, dont 4 femelles et 3 mâles, ont moins de 200 détections (92 ±52 détections) et moins de 25 visites (9 ±7 visites ; **Figure 48 ; Tableau 31**). Les 17 autres requins, dont 11 femelles et 6 mâles, ont généré 109664 détections et 10603 visites. Le nombre de détections par individu varie de 1054 à 15096 détections (6451 ±4331 détections) et le nombre de visites par individu est compris entre 132 et 1505 visites (624 ±407 visites). Le nombre de jours de présence varie de 22 à 322 jours (161 ±99 jours).

Les valeurs seuils de 200 détections et de 25 visites représentent la séparation entre les individus pas ou très peu présents et les individus suffisamment présents dans la zone d'étude pour être pris en compte dans les analyses. En effet, le nombre de données sur les requins peu présents est trop faible pour obtenir des résultats significatifs sur leur occupation spatiale et temporelle de la zone. Seuls les 17 autres requins sont pris en compte dans la suite des analyses sur le comportement individuel.

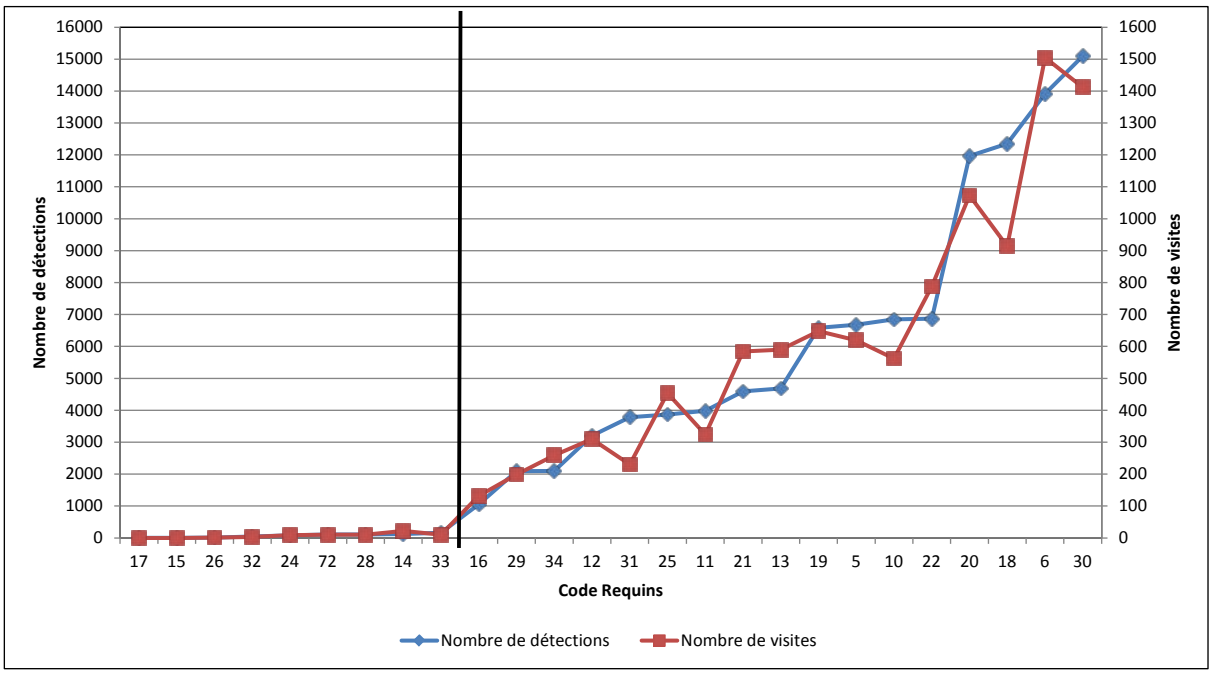


Figure 48. Nombre de détections et de visites par requins ayant généré au moins une visite (N=24). La ligne noire représente la séparation entre les requins ayant moins de 200 détections et moins de 25 visites et ceux ayant plus de 1000 détections et plus de 100 visites.

Tableau 32. Présence/absence des requins bouledogue suivis.
En blanc, les requins avec plus de 200 détections et plus de 25 visites ; en rose, les requins avec moins de 200 détections et moins de 25 visites; en vert, les requins avec moins de 10 détections et aucune visite ; en bleu, les requins jamais détectés.

Code Requin	Sexe	Stade de maturité	Lt (cm)	Nbre de détections	Nbre de visites
6	M	Adlt	260	13917	1505
30	F	Adlt	238	15096	1412
20	F	Adlt	274	11965	1073
18	F	Adlt	329	12352	914
22	M	Adlt	294	6869	788
19	M	Adlt	260	6585	648
5	F	Adlt	260	6678	619
13	M	Adlt	269	4683	590
21	F	Adlt	307	4590	584
10	F	Adlt	300	6845	562
25	F	Adlt	314	3865	454
11	F	Adlt	314	3984	324
12	F	Adlt	308	3206	310
34	F	Adlt	300	2102	259
31	F	Adlt	305	3784	230
29	M	Adlt	308	2089	199
16	M	Adlt	290	1054	132
14	F	Adlt	310	126	22
33	F	Adlt	308	164	10
28	F	Adlt	310	109	10
72	M	Adlt	250	108	10
24	M	Adlt	290	82	9
32	F	Adlt	312	49	3
26	M	Adlt	305	8	1
15	F	Adlt	290	2	0
17	F	Adlt	250	1	0
3	F	Adlt	300	0	0
4	M	Adlt	250	0	0
23	M	Adlt	240	0	0
81	M	Adlt	250	0	0
82	F	Adlt	300	0	0
83	M	Adlt	276	0	0
84	F	Adlt	325	0	0

3.1.2. Indice de Résidence Globale (IRG)

L'Indice de Résidence Globale (IRG) des requins bouledogue dans la zone d'étude est compris entre 0,05 et 0,74, avec une moyenne de 0,37 ±0,20. Il ne varie pas de façon significative en fonction de sexe ($N_{femelles}$=11, $N_{mâles}$=6 ; Test de Mann-Whitney : U=25,5, p=0,451). L'étude de la relation entre la longueur totale et l'IRG a mis en évidence une corrélation négative de -0,67 ($N_{femelles}$=11, $N_{mâles}$=6 ; Test de normalité de Shapiro-Wilk : W=0,93, p=0,22 ; Coefficient de corrélation de Pearson : r=-0,67, p=0,003 ; **Figure 49**), ce qui indique que les individus de grande taille sont moins détectés et présents dans la zone d'étude que les individus plus petits.

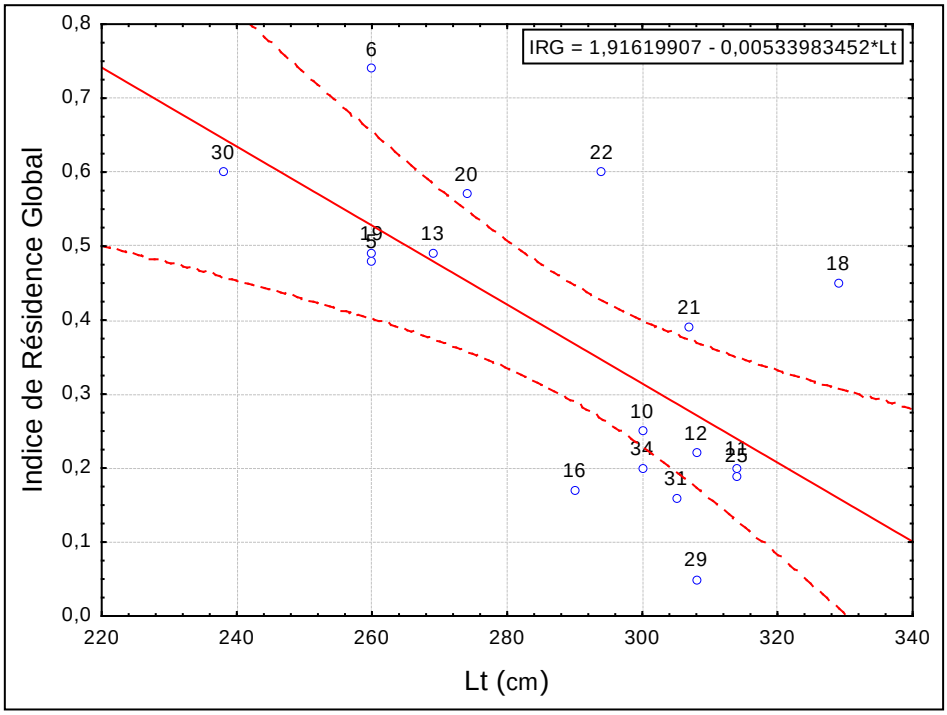


Figure 49. Valeur de l'IRG en fonction de la longueur totale (Lt en cm). Droite de régression représentée par la ligne rouge. Intervalle de confiance à 95% en pointillés rouges. En haut à droite, l'équation de régression. N=17.

La classification ascendante hiérarchique met en évidence 5 groupes d'individus basés sur leur IRG (N=17 ; Test de Kruskal-Wallis : H=14,5, p=0,005 ; **Figure 50** et **Tableau 33**). Le premier groupe ne comprend qu'un seul individu mâle qui est très peu présent (5% du temps d'observation). Le deuxième groupe est constitué de 7 individus, 6 femelles et 1 mâle, et représente les requins qui étaient présents dans la zone d'étude moins d'1/4 du temps d'observation. Le troisième groupe est composé de 5 individus, 3 femelles et 2 mâles, qui

étaient présents dans la zone d'étude entre 1/4 et la moitié du temps d'observation. Le quatrième groupe est formé de 3 individus, 2 femelles et un mâle, qui ont été très présents (un peu moins des 2/3 du temps d'observation). Le cinquième et dernier groupe n'est représenté que par un seul individu mâle qui était présent dans la zone d'étude les 3/4 du temps d'observation.

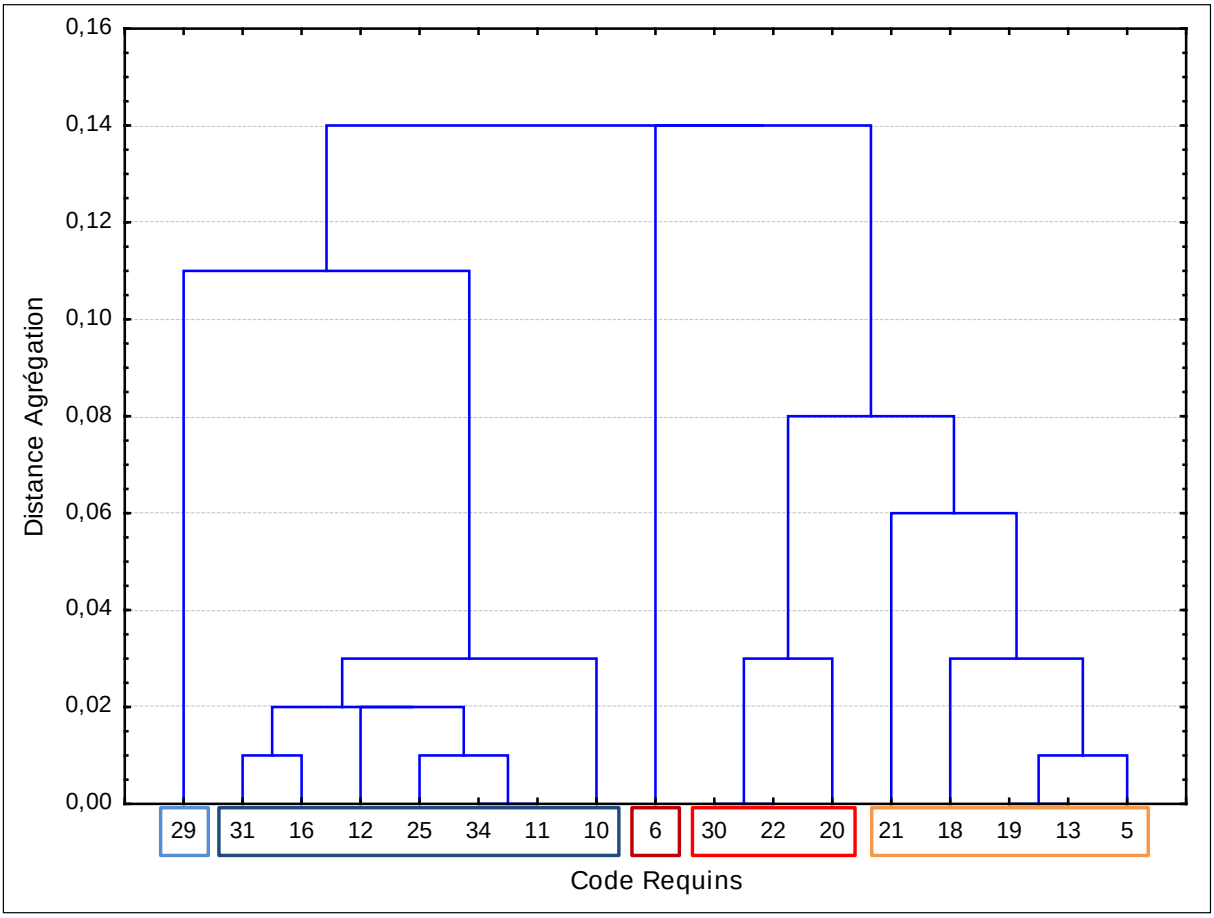


Figure 50. Dendrogramme des groupes de requins bouledogue selon l'IRG (Méthode des sauts minimum, distances euclidiennes). Le rectangle bleu clair représentent le groupe 1, le rectangle bleu foncé le groupe 2, le rectangle orange le groupe 3, le rectangle rouge le groupe 4 et le rectangle rouge foncé le groupe 5. N=17.

Tableau 33. Statistiques descriptives de l'Indice de Résidence Global par groupe.
N : Nbre d'individus par classe ; Moy. : Moyenne ; EC : Ecart-Type. N=17.

Groupes	N	Moy.	EC	Min.	Max.
1	1	0,05	NA	NA	NA
2	7	0,20	0,03	0,16	0,25
3	5	0,46	0,05	0,39	0,49
4	3	0,59	0,02	0,57	0,60
5	1	0,74	NA	NA	NA

3.2. Occupation spatiale à l'échelle individuelle : les centres d'activités principaux et secondaires (CAP et CAS)

3.2.1. Définition et description des CAP et CAS

3.2.1.1. Définition des CAP et CAS

Le nombre de stations par individu avec plus de 10 jours de présence est très variable selon les individus (**Annexe 3**). Il est compris entre 2 et 23, avec une moyenne de 11 ±7 stations. Les analyses réalisées pour définir et décrire les CAP et CAS de chaque requin sont détaillées en **Annexe 4**. L'ensemble des résultats décris sont représentés sur la **Figure 51**:

Pour l'ensemble des individus, le nombre, les caractéristiques et la localisation des CAP et CAS sont très variables. Sur les 17 requins suivis, trois requins, une femelle (16) et deux mâles (29 et 34), ne sont pas restés suffisamment longtemps au sein de la zone d'étude pour que l'on puisse leur définir un CAP ou un CAS. Trois autres requins femelles (11, 21 et 31) n'ont pas eu de CAP mais 2 à 3 CAS. Les 11 autres requins ont 1 à 3 CAP avec 0 à 8 CAS.

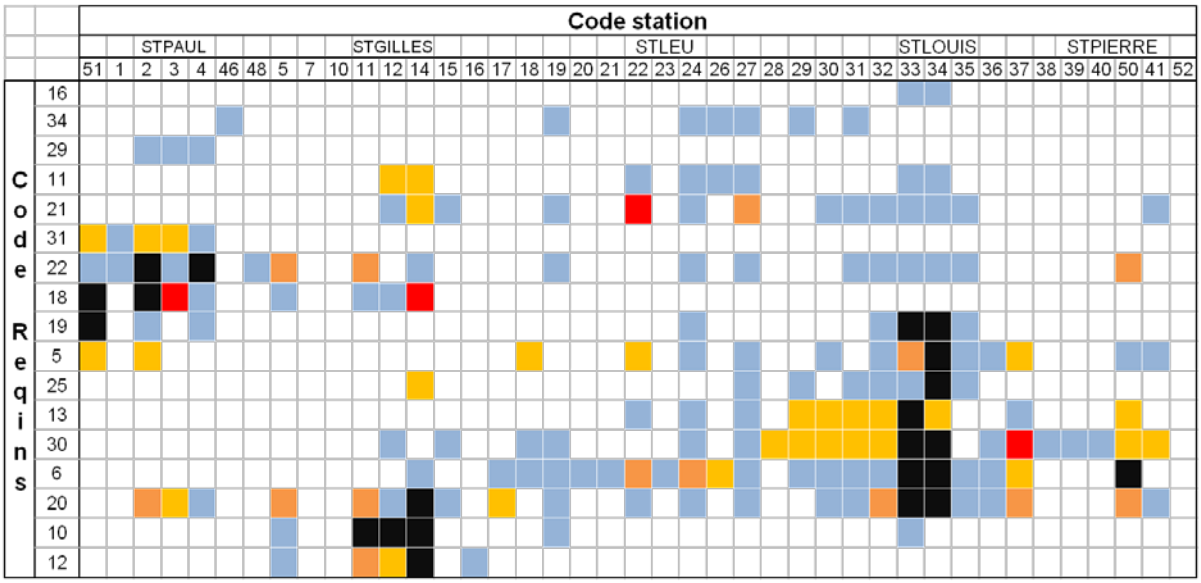


Figure 51. Localisation et caractéristiques des CAP et des CAS pour chaque requins bouledogue suivis au sein de la zone de la d'étude durant la période d'observation.
Les stations sont rangées du nord (51 : STMARIE ; 1 : HOULO…) au sud (…41 : PTRIVABORD ; 52 : STROSE).
Les CAP sont représentés en noir. Les différentes types de CAS sont représentés en : rouge : ensemble des variables de présence élevées mais significativement plus faibles que dans les CAP ; en orange-saumon : l'indice de fréquentation est élevé résultant d'un grand nombre de visites de courtes durées ; en orange-jaune : L'indice de fréquentation est élevé résultant d'un faible nombre de visites de longues durées. Les zones en bleu représentent les stations avec plus de 10 jours de présence mais qui ne sont pas définies comme des CAP ou des CAS. Les zones en blanc représentent les stations avec 10 jours ou moins de présence.

3.2.1.2. Description des CAP

L'analyse a mis en évidence 9 stations d'écoute qui sont définies comme le CAP d'au moins un requin (STMARIE, RIVDGAL, CAPLAHOU, AIGRBR, RONOIR, BRBRIS, GOLFETSAL, ETDUGOL et CM-LSP). Ces 9 stations peuvent être regroupées en 5 zones distinctes : Sainte Marie : STMARIE ; la baie de Saint Paul : RIVDGAL et CAPLAHOU ; Saint Gilles (large et côte) : AIGRBR, BRBRIS et RONOIR ; la baie de Saint Louis : GOLFETSAL et ETDUGOL ; et le large de Saint Pierre : CM-LSP. La comparaison de la moyenne des variables de présence entre les zones CAP n'a pas montré de différence significative quelle que soit la variable de présence prise en compte (**Tableaux 34** et **35**). Ainsi, les 5 zones CAP semblent être utilisées de façon relativement similaire.

Bien que leur utilisation soit proche en termes de présence, le nombre et le sexe des requins qui utilisent ces CAP varient selon les zones : la zone de la baie de Saint Louis est la plus utilisée comme CAP, quelle que soit le sexe, avec 7 requins, 4 femelles et 3 mâles. La zone de Saint Gilles est utilisée comme CAP uniquement par une partie des femelles (3 individus). A l'inverse, la zone du large de Saint Pierre est utilisée comme CAP que par un individu mâle. Les zones de Sainte Marie et de la baie de Saint Paul sont utilisées par les deux sexes avec un requin de chaque sexe qui utilise ces zones comme CAP. Si 7 requins n'ont qu'une zone définie comme leur CAP, 4 individus, dont 2 femelles et 2 mâles, ont deux CAP.

Tableau 34. Moyenne des variables de présence au sein des 5 zones « CAP ».
Moy. : Moyenne ; EC : Ecart-Type ; Cv : Coefficient de Variation. N est le nombre de requins pour qui la zone représente un CAP.

		Indice de fréquentation		**Indice de présence**		**Durée Moy (min)**		**Cv**		**Durée Max (min)**	
Zones	**N**	Moy	EC	Moy	EC	Moy	EC	Moy	EC	Moy	EC
Baie de Saint Louis	7	0,78	0,27	0,37	0,07	30	6	1,4	0,3	282	83
Baie de Saint Paul	3	0,80	0,39	0,30	0,10	37	6	1,6	0,2	437	117
Saint Gilles	5	1,14	0,48	0,44	0,18	38	9	1,4	0,2	351	175
Sainte Marie	2	1,22	1,10	0,40	0,25	40	16	1,4	0,0	404	132
Large Saint Pierre	1	1,42	NA	0,30	NA	68	NA	1,5	NA	506	NA

Tableau 35. Comparaison des variables de présence en fonction des 5 zones CAP à l'aide de tests non-paramétriques d'analyse de variances de Kruskal-Wallis. Test significatif à p<0,05. N=22.

	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
Indice de fréquentation	3,6	0,464
Indice de présence	3,0	0,550
Durée Moy (min)	7,2	0,125
Cv	2,7	0,617
Durée Max (min)	6,3	0,179

3.2.1.3. Description des CAS

L'analyse a permis de définir 3 types de CAS qui diffèrent en fonction des variables de présence (**Tableau 36**) :

- CAS1 : L'indice de fréquentation est élevé (0,24 ±0,09) résultant d'un grand nombre de visites (0,20 ±0,11) de courtes durées (19 ±6 min). Le nombre de visites est significativement plus élevé que dans les CAS2 avec des durées moyennes significativement plus faibles que dans les CAS 2 et 3. Dix stations réparties dans l'ensemble de la zone ont été classées en CAS1 pour au moins un requin.
- CAS2 : L'indice de fréquentation est élevé (0,25 ±0,17) résultant d'un faibles nombre de visites (0,13 ±0,06) mais de longues durées (31 ±19 min). Le nombre de visites est significativement plus faible que dans les CAS2 et 3 avec des durées moyennes significativement plus élevées que dans les CAS1. Dix-neuf stations réparties dans l'ensemble de la zone ont été classées en CAS2 pour au moins un requin.
- CAS3 : Toutes les variables de présence sont élevées mais significativement plus faibles que dans les CAP. L'indice de fréquentation est significativement plus élevé que dans les CAS1 et 2 (0,45 ±0,20). Le nombre de visites est significativement plus élevé que dans les CAS2 (0,24 ±0,06) avec des durées moyennes significativement plus élevées que dans les CAS1 (27 ±9 min). Seules 4 stations (ARDA, BRBRIS, NDSTLEUBS et PTDIABL) ont été classées en CAS3 pour au moins un requin.

Tableau 36. Comparaison des variables de présence en fonction des 3 types de CAS à l'aide de tests non-paramétriques d'analyse de variances de Kruskal-Wallis. Test significatif à p≤0,05 (en rouge). N=45.

	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
Indice de fréquentation	8,2	0,016
Indice de présence	8,3	0,015
Moy	6,3	0,043
Cv	1,5	0,477
Durée max d'une visite (min)	6,0	0,050

Le nombre et le type des CAS par requins ne varient pas de façon significative en fonction du sexe (**Tableaux 37 et 38**).

Tableau 37. Nombre de CAS total et de chaque type par requin. Lt : Longueur totale (cm).

Code Requins	Sexe	Lt (cm)	CAS1	CAS2	CAS3	Total CAS
5	F	260	1	5	0	6
6	M	260	2	2	0	4
10	F	300	0	0	0	0
11	F	314	0	2	0	2
12	F	308	1	1	0	2
13	M	269	0	6	0	6
18	F	329	0	0	2	2
19	M	260	0	0	0	0
20	F	274	6	2	0	8
21	F	307	1	1	1	3
22	M	294	3	0	0	3
25	F	314	0	1	0	1
30	F	238	0	7	1	8
31	F	305	0	3	0	3

Tableau 38. Comparaison du nombre de CAS en fonction du sexe à l'aide de tests non-paramétriques de rangs de Mann-Whitney. Tests significatif pour p<0,05.

CAS	N Actif F	N Actif M	U	niv. p
CAS1	10	4	16.0	0.572
CAS2	10	4	17.0	0.671
CAS3	10	4	14.0	0.396
Total CAS	10	4	19.0	0.888

En résumé, l'analyse individuelle de l'occupation spatiale des adultes confirme la présence de zones préférentielles qui avait été mise en évidence à l'échelle de la population. L'ensemble des zones très utilisées (ZPO ; Sainte Marie, la Baie de Saint Paul, Saint Gilles, la baie de Saint Louis et le large de Saint Pierre ; cf. Chap. 4), définies à l'échelle de la population, sont également décrites, à l'échelle individuelle, comme CAP pour au moins un requin. La majorité des CAS, comme les ZSO (cf. Chap. 4), sont localisés dans les mêmes zones que les CAP. On retrouve également la même ségrégation partielle des sexes, à la seule différence de la baie de Saint Paul. Si l'étude à l'échelle de la population définie la baie de Saint Paul comme essentiellement utilisée par les mâles, l'étude individuelle montre que cette zone est très utilisée par un mâle mais également par une femelle. Cette différence illustre le résultat majeur de l'étude à l'échelle individuelle : indépendamment du sexe, les zones de fortes présences ne sont pas utilisées de la même manière par l'ensemble des individus. Ainsi, bien que la baie de Saint Paul ait été définie comme importante pour les mâles, il s'avère qu'en réalité elle ne soit très utilisée que par un des mâles suivis. De même, alors que Saint Gilles est définie comme une zone très utilisées par les femelles, elle n'est considérée comme CAP que pour une partie des femelles suivis. Cette variabilité individuelle implique la présence d'autres mécanismes de ségrégation dont possiblement la taille des individus que nous allons étudier dans la partie suivante.

3.2.1.4. Etude des relations entre la taille des individus et les Centres d'activités.

L'étude a permis de mettre en évidence que la taille des requins influence la localisation de leur CAP. Les individus qui sont très présents en baie de Saint Paul ou à Saint Gilles sont majoritairement des requins de grandes tailles (Lt > 300 cm). A l'inverse, les requins qui utilisent la baie de Saint Louis comme CAP sont exclusivement des requins de plus petites tailles (Lt <300 cm). L'utilisation des autres CAP ne semble pas être influencée par la taille des individus. De plus, les CAS des plus grand requins (Lt >300 cm) sont majoritairement localisés au nord de la zone d'étude (entre Saint Gilles et Sainte Marie) alors que les CAS des requins plus petits (Lt <300 cm) sont le plus souvent répartie sur une grande partie de la zone.

L'étude de la relation entre la longueur totale des requins et, le nombre et le type de leurs CAS, a mis en évidence une corrélation négative significative entre la longueur totale des

requins et le nombre total de CAS (indépendamment du type de CAS ; N=17 ; Test de corrélation de Spearman : r=-0,54, p<0,05 ; **Figure 52**). Ces résultats indiquent que plus le requin est de grande taille, moins il a de CAS (de tous types) et inversement, plus le requin est de petite taille, plus il a un nombre de CAS élevé (de tous types).

En résumé, l'étude des relations entre la longueur totale des requins et les centres d'activité a mis en évidence une ségrégation spatiale en fonction de la taille et donc de l'âge des requins. Les plus grands requins ont l'ensemble de leurs centres d'activités dans le nord de la zone d'étude, avec un faible nombre de CAP et de CAS. A l'inverse, les requins de plus petites tailles ont leur(s) CAP dans le sud de la zone d'étude et un nombre important de CAS répartis dans l'ensemble de la zone d'étude.

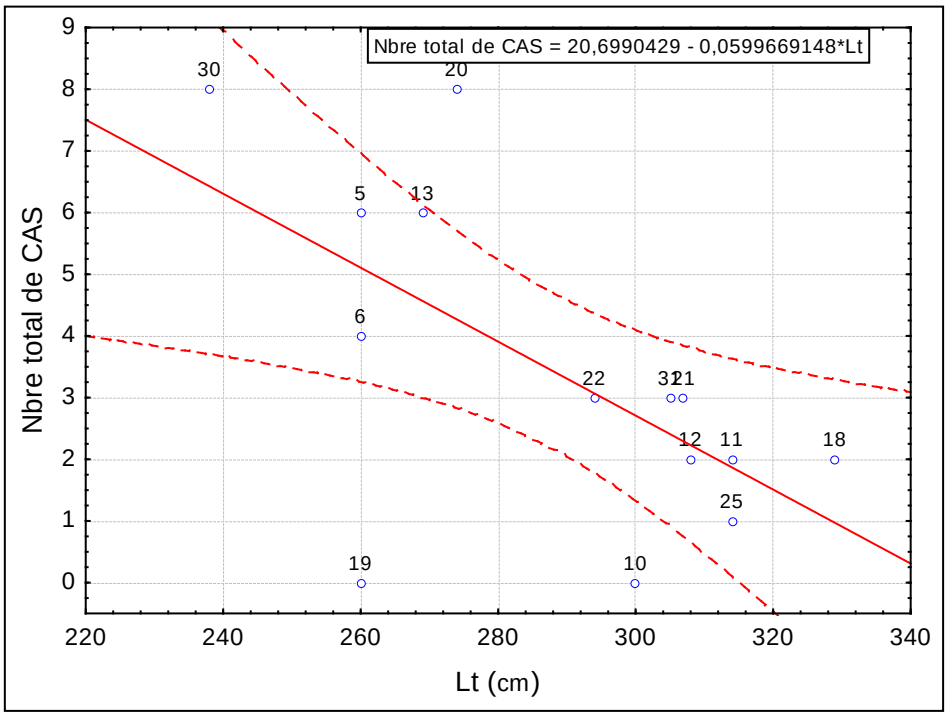


Figure 52. Nombre total de CAS en fonction de la longueur totale des requins (Lt en cm). Droite de régression représentée par la ligne rouge. Intervalle de confiance à 95% en pointillés rouges. En haut à droite, l'équation de régression. Les numéros au-dessus des points indiquent le code requin associé. N=17.

L'analyse de l'occupation spatiale à l'échelle individuelle a montré que s'il existe bien une ségrégation partielle en fonction du sexe, ce seul mécanisme ne permet pas d'expliquer l'ensemble des modes d'occupations spatiales observées. Les nouveaux résultats mettent en évidence deux autres mécanismes qui influencent l'occupation spatiale des requins : une grande variabilité individuelle qui se traduit par une fidélité à des sites différents selon les requins et une ségrégation spatiale en fonction de la taille des individus. Nous allons

maintenant étudier si ces observations se vérifient également lorsque l'on prend en compte la dimension temporelle.

3.3. Occupation temporelle des centres d'activités

3.3.1. Occupation temporelle dans l'ensemble des centres d'activités

L'étude de l'occupation temporelle dans l'ensemble des centres d'activités met en évidence une grande hétérogénéité entre les individus. On peut, néanmoins, distinguer trois patrons d'occupation temporelle selon les variations saisonnières de l'indice de fréquentation des requins (**Figure 53**) :

- ***Une présence hivernale majoritaire*** : ce groupe est composé de 5 femelles (10+, 11+, 12+, 21+ et 31+) qui sont majoritairement présentes durant l'hiver austral, notamment entre mars et juillet, avec un pic de présence d'avril à juin. En été austral (d'octobre à février), elles sont absentes ou peu présentes. Il faut cependant noter que la saisonnalité des femelles 11+ et 12+ n'a pas pu être étudiée sur l'ensemble de l'année dû à un manque de données entre juillet et octobre.
- ***Une présence estivale majoritaire*** : ce groupe est composé d'une femelle (25+) et d'un mâle (19-) qui sont majoritairement présente au milieu de l'été austral, de décembre à janvier.
- ***Une présence tout l'année*** : ce groupe est composé de sept requins, dont quatre femelles (5-, 18+, 20- et 30-) et trois mâles (6-, 13- et 22+), qui sont présents de façon discontinue durant l'été et l'hiver. Les 5 requins de plus petites tailles sont principalement présents de novembre à juin. La femelle de grande taille est très présente toute l'année, notamment d'avril à décembre. Enfin, la présence du mâle de grande taille est composée de deux pics de présence, un en décembre-janvier et un de juillet à septembre. Ces requins de grandes tailles sont les deux seuls individus à être très présent en deuxième partie d'hiver.

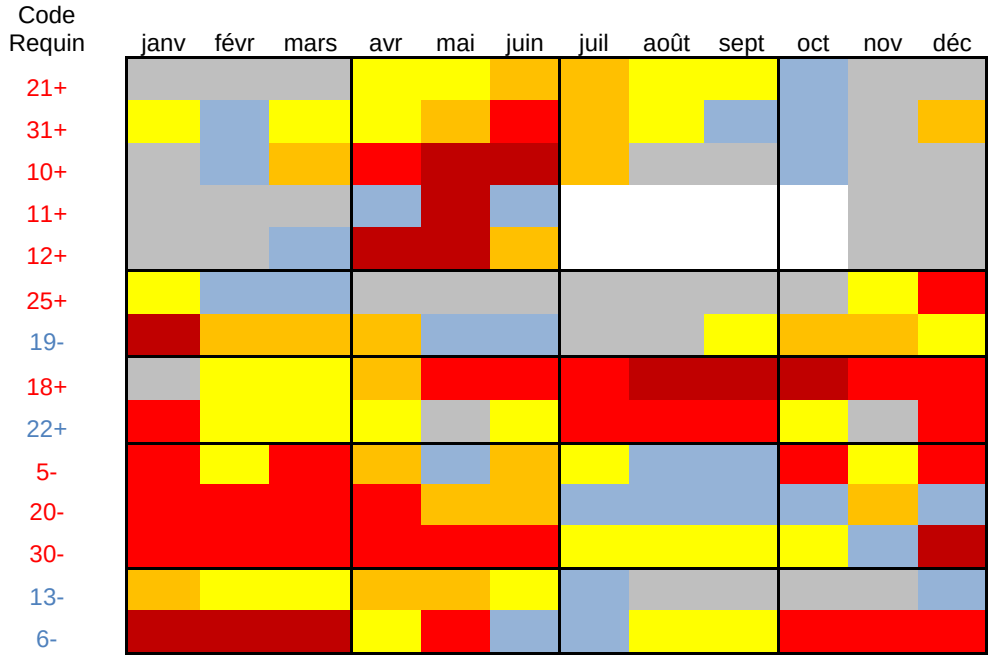


Figure 53. Variation mensuelle de l'indice de fréquentation pour chaque requin suivi. Code Requin : en rouge les femelles et en bleu les mâles ; le + indique les individus de grandes tailles (> 300 cm Lt) et le – les individus de plus petites tailles (< 300 cm Lt). En bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en jaune, indice de fréquentation faible ; en bleu indice de fréquentation très faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée.

Si l'on compare l'occupation temporelle à l'échelle individuelle aux variations saisonnières décrites à l'échelle de la population (cf. Chap. 4), on constate que :

- En décembre et janvier, l'indice de fréquentation élevé est essentiellement issu de la présence de 9 individus, 5 femelles et 4 mâles, majoritairement de plus petites tailles.
- En février, la baisse de l'indice de fréquentation provient d'une plus faible présence de l'ensemble des individus, excepté 2 femelles et 2 mâles de plus petites tailles. Ces 4 derniers requins maintiennent une forte présence dans la zone d'étude au cours de ce mois.
- En mars-avril, le début du pic de présence est dû à trois phénomènes : le maintien du niveau de présence des 4 individus très présents en février, une présence plus importante des autres individus de plus petite taille et l'arrivée dans la zone d'étude de femelles de grandes tailles.
- En mai-juin, au plus haut du pic de présence, on distingue trois phénomènes : l'augmentation très importante de la présence des femelles de grande taille, le maintient de la présence des femelles de plus petites tailles et une diminution de la présence des mâles.
- De juillet à novembre, la forte baisse de présence est due à la faible présence de l'ensemble des requins, excepté deux individus de grande taille.

Ainsi, tout comme l'occupation spatiale, l'occupation temporelle des requins est influencée par le sexe, la taille des individus et par une variabilité individuelle importante. Pour finir cette partie de l'analyse, il faut maintenant redéfinir l'influence de cette variabilité temporelle sur celle de l'occupation spatiale en fonction des individus. Cette analyse, réalisée dans la partie suivante, a été effectuée en séparant les individus selon leur patron d'occupation temporelle.

3.3.2. Variations saisonnières de l'occupation spatiale

L'ensemble des résultats (présence par période, centres d'activités utilisés) sont résumé sous forme de tableau en **Annexe 5**.

Si l'on reprend les 3 patrons d'occupation temporelle définis dans la partie précédente, 5 femelles, de grandes tailles, sont majoritairement présentes en hiver, une femelle et un mâle, respectivement de grande et petite taille, sont essentiellement présents en été austral et les 7 autres requins, majoritairement des femelles et des mâles de petites tailles, sont présents de façon discontinue durant l'été et l'hiver. Dans cette partie, nous allons étudier si l'occupation spatiale des individus varie en fonction de ces patrons d'occupation temporelle.

3.3.2.1. Variation saisonnière de l'occupation spatiale des individus majoritairement présents en hiver

Sur les 5 femelles majoritairement présentes en hiver, tous les individus ont un pic de présence de 2 à 3 mois entre mars et juillet. Quatre femelles (10+, 11+, 12+ et 21+) sont exclusivement présentes à cette saison, alors que la 5^{ième} (31+) se distingue avec un deuxième pic de présence en été. On note cependant que ce pic estival est significativement plus faible que le pic hivernal.

Au cours du pic hivernal, 4 femelles (10+, 11+, 12+ et 21+) sont majoritairement présentes à Saint Gilles (AIGRBR, BRBRIS et/ou RONOIR) bien que la femelle 21+ soit également très présente à Saint Leu (NDSTLEUBS et SOUFFL). La femelle 31+ se distingue à nouveau en étant essentiellement présente dans la baie de Saint Paul (RIVDGAL et ARDA). Au cours du pic estival, cette femelle est très présente à Saint Marie (STMARIE) et dans la baie de Saint Paul.

En résumé, les individus majoritairement présents en hiver utilisent préférentiellement une à deux zones : la zone côtière et large de Saint Gilles, qui est la plus utilisée, la zone de Saint Leu et la baie de Saint Paul.

3.3.2.2. Variation saisonnière de l'occupation spatiale des individus majoritairement présents en été

La femelle 25+ est majoritairement présente de novembre à janvier, au centre de la baie de Saint Louis (ETDUGOL) et au large de Saint Gilles (BRBRIS). Le mâle 19- est présent durant toute la période estivale avec deux pics de présence : un mineur en octobre-novembre durant lequel il utilise majoritairement la zone de Sainte Marie (STMARIE) ; et un majeur de janvier à avril durant lequel il est essentiellement présent en baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL).

3.3.2.3. Variation saisonnière de l'occupation spatiale des individus présents tout l'année

Sur les 7 requins présents toute l'année de manière discontinue, on distingue une femelle et un mâle de grande taille, et 3 femelles et 2 mâles de petite taille.

La femelle 18+ est très présente de mai à décembre avec un pic de présence d'août à octobre. De mai à juillet, la femelle est très présente au large de Saint Gilles, en baie de Saint Paul et à Saint Marie. Durant le pic de présence, elle est majoritairement présente en baie de Saint Paul. En fin d'année (novembre-décembre), elle est essentiellement présente à Sainte Marie. Elle n'utilise plus le large de Saint Gilles et est moins présente en baie de Saint Paul.

Le mâle 22+ est majoritairement présent en deuxième partie d'hiver (de juillet à octobre) et au milieu de l'été (décembre-janvier). Au cours du pic de présence hivernal, le mâle utilise essentiellement la baie de Saint Paul (RIVDGAL et CAPLAHOU) bien qu'il soit également présent au large de Boucan Canot (BRBOUCAN) et au large de Saint Gilles (AIGRBR). Au cours du pic estival, il limite sa présence à la baie de Saint Paul. Le manque de données au

large de Boucan Canot, au large de Saint Gilles et au large de Saint Pierre ne permets pas de conclure définitivement sur l'utilisation de ces zones par le mâle 22+.

Sur l'ensemble des requins de plus petite taille, 3 femelles (5-, 20- et 30-) et 2 mâles (6- et 13-) sont très présents toute l'année, exceptée en deuxième partie d'hiver (de juillet à septembre) :

- La femelle 5- est très présente tout l'été (d'octobre à mars) et la première partie de l'hiver (en avril et en juin). Sa présence est discontinue avec plusieurs pics de présence. Le premier est observé d'octobre à janvier, avec une occupation spatiale au nord (baie de Saint Paul et Sainte Marie) et au sud de la zone (baie de Saint Louis et Pointe du Diable). Au cours du deuxième pic en mars-avril, la femelle n'est plus présente dans le nord de la zone mais reste très présente dans le sud, en baie de Saint Louis et à la Pointe du Diable.
- La femelle 20- est très présente de janvier à juin et en novembre, avec un pic de présence de janvier à avril. Au cours de ses périodes de présence estivales, la femelle utilise une grande partie de la zone d'étude (de la baie de Saint Paul au large de Saint Pierre). A l'inverse, durant l'hiver, son occupation spatiale est restreinte à ses deux CAP, le large de Saint Gilles et la baie de Saint Louis.
- La femelle 30- est très présente à partir du milieu de l'été jusqu'à la première partie de l'hiver (de décembre à juin). Sa période de forte présence peut être divisée en deux en fonction des centres d'activités : de décembre à février, elle utilise essentiellement le sud de la zone d'étude (de la baie de Saint Louis à la Pointe Rivière d'Abord) ; de mars à juin, elle utilise majoritairement la baie de Saint Louis et les zones proches entre Ravine des Sables et la baie de Saint Louis. A cette période, les zones plus au sud (la Pointe du Diable et la Pointe Rivière d'Abord) sont utilisées de manière moins importante.
- Le mâle 6- est très présent d'octobre à mai, avec un pic de présence de janvier à mars. Sa période de forte présence peut être divisée en 2 périodes : en été, d'octobre à mars, l'occupation spatiale de l'individu est répartie sur une large zone, comprise entre le nord de Saint Leu et le large de Saint Pierre ; en début d'hiver, d'avril à mai, le mâle restreint son occupation spatiale à son CAP de la baie de Saint Louis.
- Le mâle 13- est majoritairement présent de janvier à mai avec deux pics de présence, un en janvier et un d'avril à mai. Au cours du pic de présence estival, il est majoritairement présent en baie de Saint Louis et au large de Saint Pierre. Au cours du

pic de présence hivernal, son occupation spatiale est centrée sur la baie de Saint Louis et les zones proches entre Ravine des Avirons et la baie de Saint Louis.

En résumé, la période de présence de ces 5 requins peut être séparée en deux en fonction de leur occupation spatiale : une occupation spatiale estivale et une hivernale. En été, l'occupation spatiale est étendue sur une grande partie de la zone d'étude et caractérisée par une forte présence de l'individu dans son ou ses CAP et ses CAS. A l'inverse, en première partie d'hiver, l'occupation spatiale des individus est plus restreinte et centrée sur les CAP de chaque requin, notamment la baie de Saint Louis.

3.3.2.4. Résumé des variations saisonnières de l'occupation spatiale des adultes

Dans la **Figure 54**, les variations saisonnières de l'occupation spatiale des individus adultes sont résumées et comparées à celles définies à l'échelle de la population (cf. chap. 4) :

- De novembre à janvier : les zones principales d'occupation (ZPO) du sud de la zone (la baie de Saint Louis, de la Pointe du Diable et du large de Saint Pierre) sont essentiellement dues à la forte présence de l'ensemble des femelles et de mâles de plus petite taille. Les ZPO du nord de la zone (baie de Saint Paul et Sainte Marie) sont utilisées par 3 à 4 individus, femelles ou mâles, de grande ou petite taille. Enfin, la zone secondaire d'occupation (ZSO) de Saint Gilles/Boucan n'est utilisée que par deux femelles, de grande et petite tailles.

- En février : les ZPO du nord de la zone (la baie de Saint Paul et Saint Gilles) sont essentiellement dues à la forte présence d'une seule femelle de petite taille (20-). Les ZPO du sud de la zone (la baie de Saint Louis, la Pointe du Diable et le large de Saint Pierre) résultent également de la présence de cette femelle ainsi que 2 à 3 autres individus, femelles ou mâles, de petites tailles. On notera que le mâle 6- est à nouveau très présent à Saint Leu et que la femelle 30- est très présente à Pointe Rivière d'Abord qui sont deux zones non définies comme ZPO ou ZSO.

- De mars à avril : La ZPO de Saint Gilles résulte de l'arrivée et de la forte présence dans la zone de 3 femelles de grandes tailles ainsi que du maintien de la forte présence

de la femelle de petite taille (20-). La ZPO de la baie de Saint Louis est le résultat de la forte présence de l'ensemble des 6 individus de plus petites tailles. La ZPO et la ZSO du centre de la zone d'étude, respectivement à Etang Salé et à Saint Leu, sont générées par la présence de 2 individus de plus petites taille, une femelle et un mâle. Enfin, la ZSO du large de Saint Pierre reflète la forte présence des deux mâles et une femelle.

- De mai à juin : La ZPO de Saint Gilles est due à la forte présence des 5 femelles de grandes tailles, bien que la femelle de petite taille 20- soit toujours présente. La ZPO de la baie de Saint Louis résulte de la présence de l'ensemble des individus de petites tailles, excepté le mâle 19- qui n'est pas observé dans la zone d'étude à cette période. Les ZSO de la baie de Saint Paul et de Sainte Marie sont générées par une seule femelle de grande taille. De même, la ZSO de Saint Pierre est le fruit de la présence d'une seule femelle mais de petite taille.

- De juillet à octobre : La forte baisse de présence au sein de la zone d'étude s'explique par le départ de la majorité des grandes femelles et une partie des adultes de plus petites tailles (femelles ou mâles). Les ZPO du nord ouest (la baie de Saint Paul et Saint Gilles) résultent de la présence des grands individus restant et le retour du mâle de grande taille. La ZPO du nord est (Sainte Marie) est due à la présence d'une femelle de grande taille et d'un mâle de petite taille. Enfin, les ZPO du sud (la baie de Saint Louis et le large de Saint Pierre) représentent la forte présence d'un seul individu, respectivement une femelle et un mâle de petite taille.

- Au cours des différentes périodes, on observe des individus qui sont très présents dans des zones non définies comme ZPO ou ZSO à l'échelle de la population. Si pour certains requins, ces zones n'apparaissent qu'à une seule période pour d'autres elles sont récurrentes sur plusieurs périodes. Ainsi, le mâle 6- est très présent à Saint Leu de novembre à juin. De même, la femelle 30- est très présente à Pointe Rivière d'Abord de février à juin. Ces zones qui n'ont pas pu être mise en évidence dans l'étude à l'échelle de la population doivent être prises en compte dans la suite des analyses.

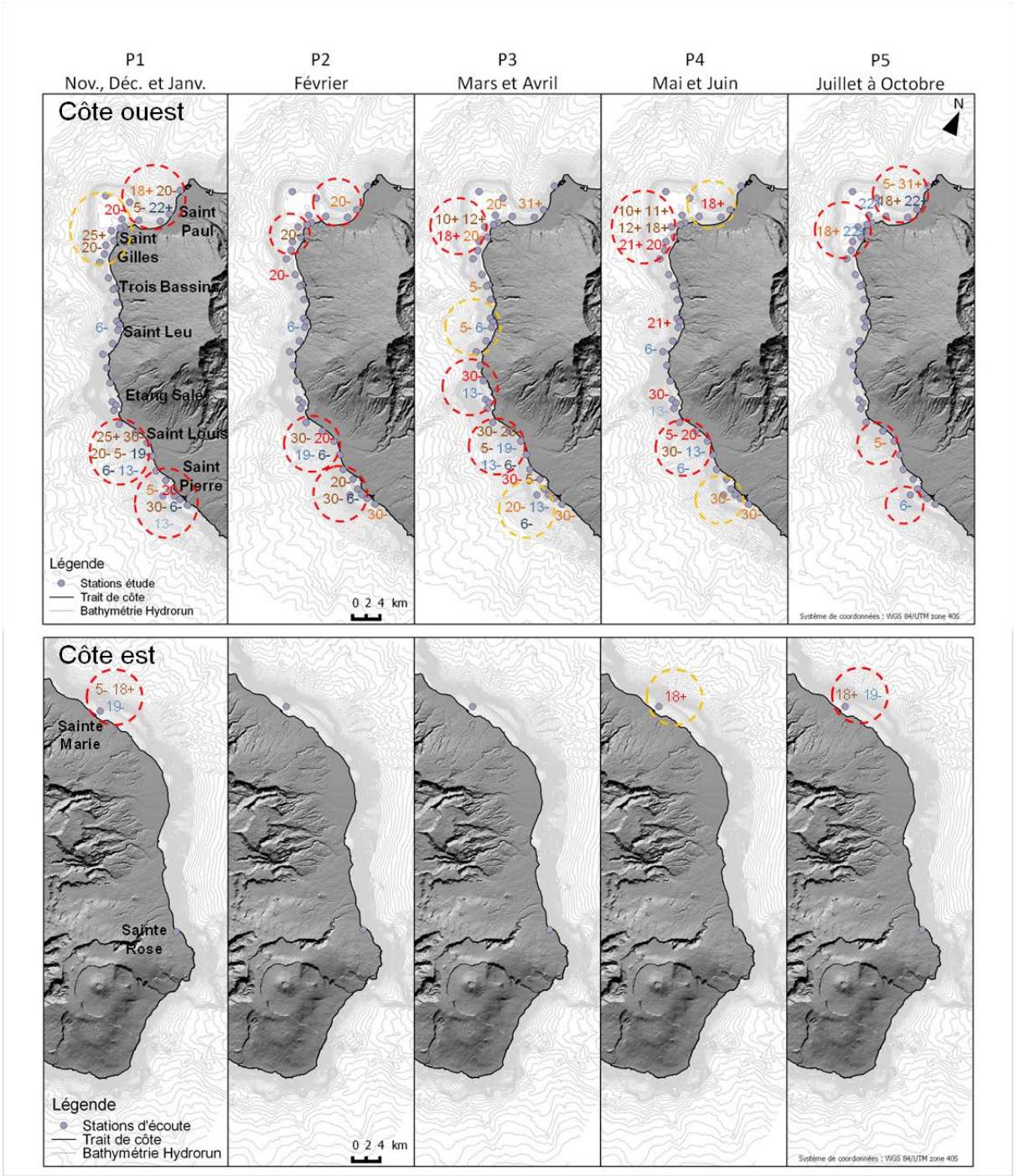


Figure 54. Variation saisonnière de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes et comparaison à celle de l'occupation spatiale définie à l'échelle de la population. Pour chaque période, seuls les requins possédant des zones de fortes présences sont représentés. Le code requin est suivi par un + si l'individu est de grande taille ou par un moins si l'individu est de plus petite taille. Un double code couleur sépare les femelles des mâles et indique le niveau de présence des requins : femelles en dégradé de rouge : orange présence intermédiaire, rouge présence forte, marron présence très forte ; mâles en dégradé de bleu : bleu clair présence intermédiaire, bleu forte présence, bleu nuit très forte présence. Les cercles en pointillés rouges représentent les zones principales d'occupation ; les cercles en pointillées orange représentent les zones secondaires d'occupations. Les ZPO et les ZSO sont issues de l'analyse à l'échelle de la population.

3.4. Définition des activités par individu en fonction des zones géographiques et des périodes

Dans la partie précédente, la présence des requins au sein de la zone d'étude a été divisée en périodes selon l'indice de fréquentation et les stations d'écoute utilisées. L'objectif de cette partie est d'étudier leur activité au cours de ces périodes en fonction du nombre et de la durée moyenne des visites et leur répartition sur le cycle nycthéméral (**Annexe 6**). Cette analyse permet de formuler des hypothèses sur le rôle des zones utilisées selon la période étudiée, et ce, pour chaque requin. Ces résultats et ces hypothèses sont synthétisés pour chacune des 5 périodes définies dans l'étude de l'occupation temporelle des requins adultes (cf. Chap. 4) afin de décrire les activités des requins dans les centres d'activités et d'étudier leurs évolution au cours du temps.

3.4.1. Activités des requins au sein des centres d'activité de novembre à janvier (P1)

On distingue 4 modes d'utilisation des zones selon le cycle nycthéméral (**Figure 55**) :

- Mode 1 : La zone est utilisée comme zone de repos sur l'ensemble du cycle nycthéméral avec la présence de comportements de chasse durant la nuit. Cette répartition est uniquement observée dans les CAP des individus, bien que tout les CAP n'aient pas cette répartition. Elle est présente à Sainte Marie, dans la baie de Saint Paul et dans la baie de Saint Louis.
- Mode 2 : La zone est utilisée comme zone de repos principale ou secondaire diurne et comme zone de chasse nocturne, à l'aube ou au crépuscule. Cette répartition des activités est observée autant dans les CAP que les CAS. Elle est présente à Sainte Marie, dans la baie de Saint Paul, à Saint Gilles, à Saint Leu, dans la baie de Saint Louis et à la Pointe du Diable.
- Mode 3 : La zone est utilisée comme zone de repos sur une partie du cycle nycthéméral, essentiellement de jour. Cette répartition des activités est majoritairement observée dans les CAS. Elle est présente à Saint Paul, à Boucan, dans la baie de Saint Louis, à la Pointe du Diable et au large de Saint Pierre.
- Mode 4 : La zone est utilisée comme zone de chasse nocturne, à l'aube ou au crépuscule. Cette répartition des activités n'est observée qu'à la Pointe du Diable.

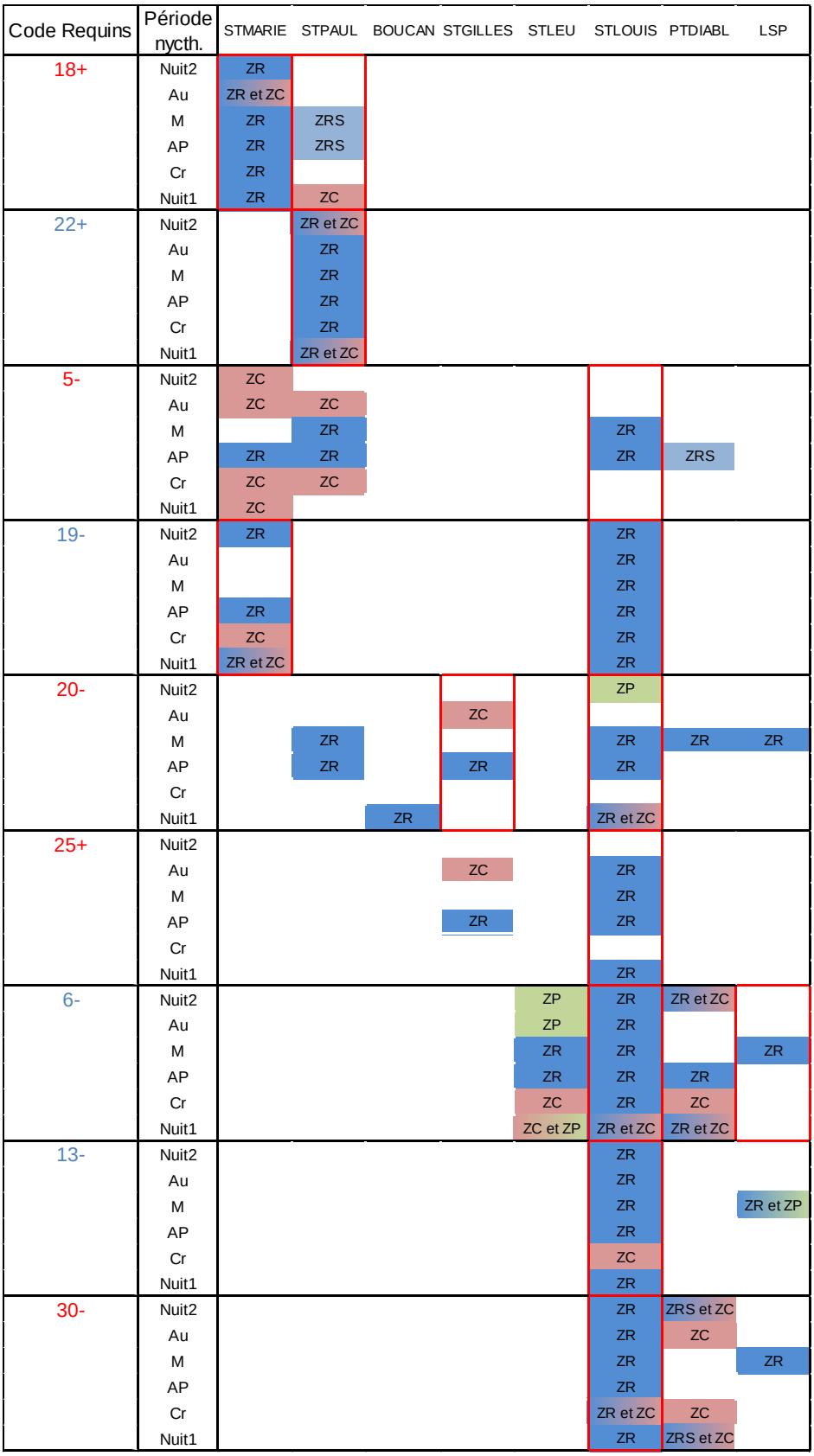


Figure 55. Activités des requins présents de manière significative au sein de leurs centres d'activité de novembre à janvier. ZR : en bleu, zone de repos ; ZC : en rouge, zone de chasse ; ZP : en vert, zone de passage. Les zones bicolores indiquent qu'il y a les deux types d'activités (correspondant aux couleurs) dans la zone au cours de la période nycthéméral. Période nycthéméral : Au : Aube ; M : Matin ; AP : Après-midi ; Cr : Crépuscule. Les cadres en rouge représentent les CAP des individus.

3.4.2. Activités des requins au sein des centres d'activité en février (P2)

A cette période, seul 4 individus de plus petite taille (20-, 30-, 6- et 19-) sont présents de manière significative. Les zones utilisées et leurs activités au sein de celles-ci sont sensiblement les mêmes qu'à la période précédente, à deux exceptions près (**Figure 56**) :

- La femelle 30- est également présente à l'extrémité sud de la zone (PTRIVABOR) qu'elle utiliserait comme zone de repos secondaire le matin et comme zone de chasse à l'aube (mode 2).
- La femelle 20- n'est que très peu présente au large de Boucan Canot et de Saint Pierre. En revanche, elle est très présente à la Saline qu'elle utiliserait comme zone de repos secondaire la nuit (variante du mode 4).

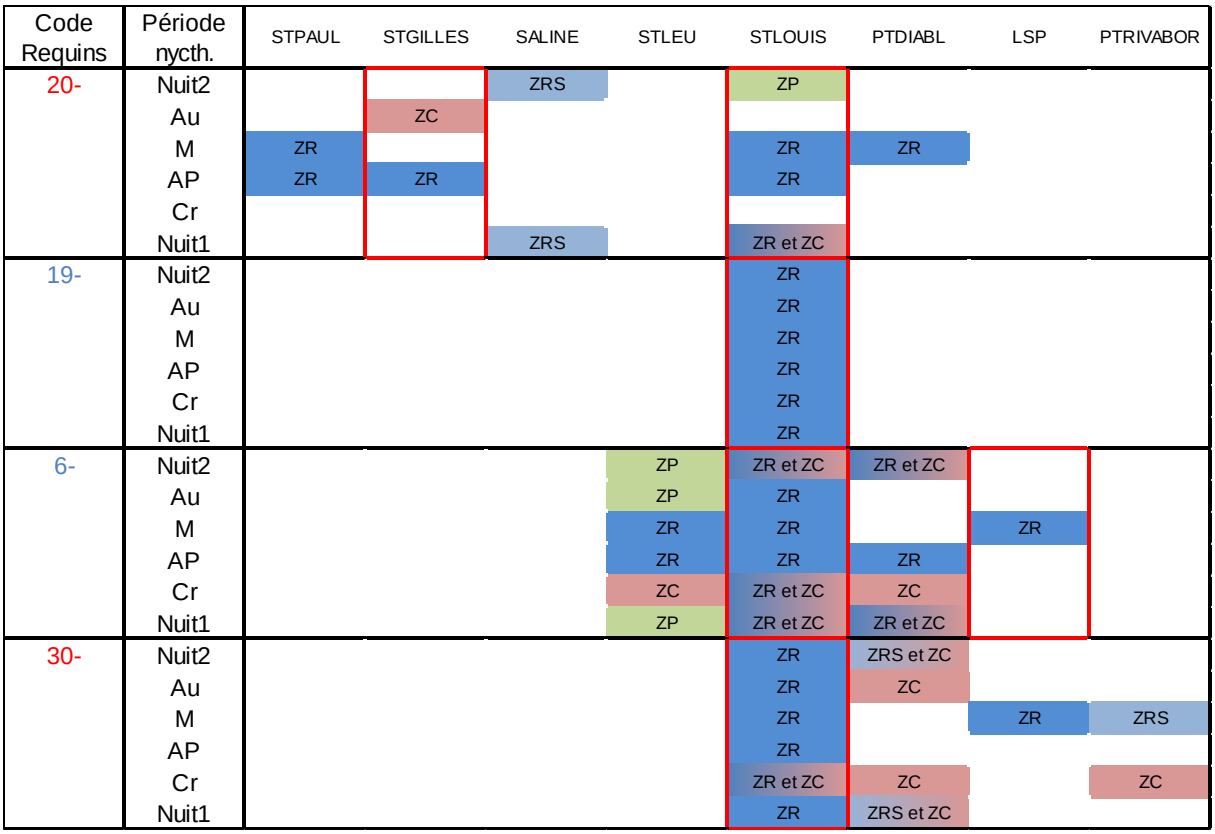


Figure 56. Activités des requins présents de manière significative au sein de leurs centres d'activité en février. ZR : en bleu, zone de repos ; ZC : en rouge, zone de chasse ; ZP : en vert, zone de passage. Les zones bicolores indiquent qu'il y a les deux types d'activités (correspondant aux couleurs) dans la zone au cours de la période nycthéméral. Période nycthéméral : Au : Aube ; M : Matin ; AP : Après-midi ; Cr : Crépuscule. Les cadres en rouge représentent les CAP des individus.

3.4.3. Activités des requins au sein des centres d'activité en mars-avril (P3)

Au cours de cette période, on observe plusieurs phénomènes (**Figure 57**) :

- La forte présence de trois nouvelles femelles de grandes tailles (10+, 12+ et 18+) à Saint Gilles : on distingue une différence d'activités entre le large et la côte de Saint Gilles. Au large, les 3 femelles utiliseraient cette zone comme une zone de repos diurne et comme une zone de chasse nocturne, à l'aube ou au crépuscule. La côte de Saint Gilles n'est utilisée que la nuit et serait une zone de repos nocturne et une zone de chasse à l'aube et au crépuscule.
- Le changement de comportement des femelles 20- et 30- : la femelle 20- est beaucoup plus présente dans la baie de Saint Louis qu'elle utiliserait exclusivement comme zone de repos. Par contre, l'utilisation de son deuxième CAP (Saint Gilles) reste constante par rapport aux deux périodes précédentes. La femelle 30- apparait beaucoup plus active qu'aux périodes précédentes notamment dans la baie de Saint Louis et ses proches alentours (Etang Salé et Pointe du Diable).
- La constance des zones utilisées et des activités dans celles-ci pour deux mâles (6- et 19-). On notera cependant que le mâle 6 n'utilise plus la baie de Saint Louis comme zone de chasse mais exclusivement comme zone de repos.
- Deux individus, une femelle (5-) et un mâle (13-) sont à nouveaux plus présents. La femelle est très présente dans la baie de Saint Louis et la Pointe du Diable, qu'elle utiliserait comme une zone de repos diurne et une zone de chasse au crépuscule. Cette femelle est également présente à Trois Bassins et Saint Leu, qu'elle utiliserait, respectivement comme une zone de repos nocturne et diurne. Le mâle apparait, tout comme la femelle 30-, beaucoup plus actif qu'auparavant notamment à Etang Salé et dans la baie de Saint Louis.

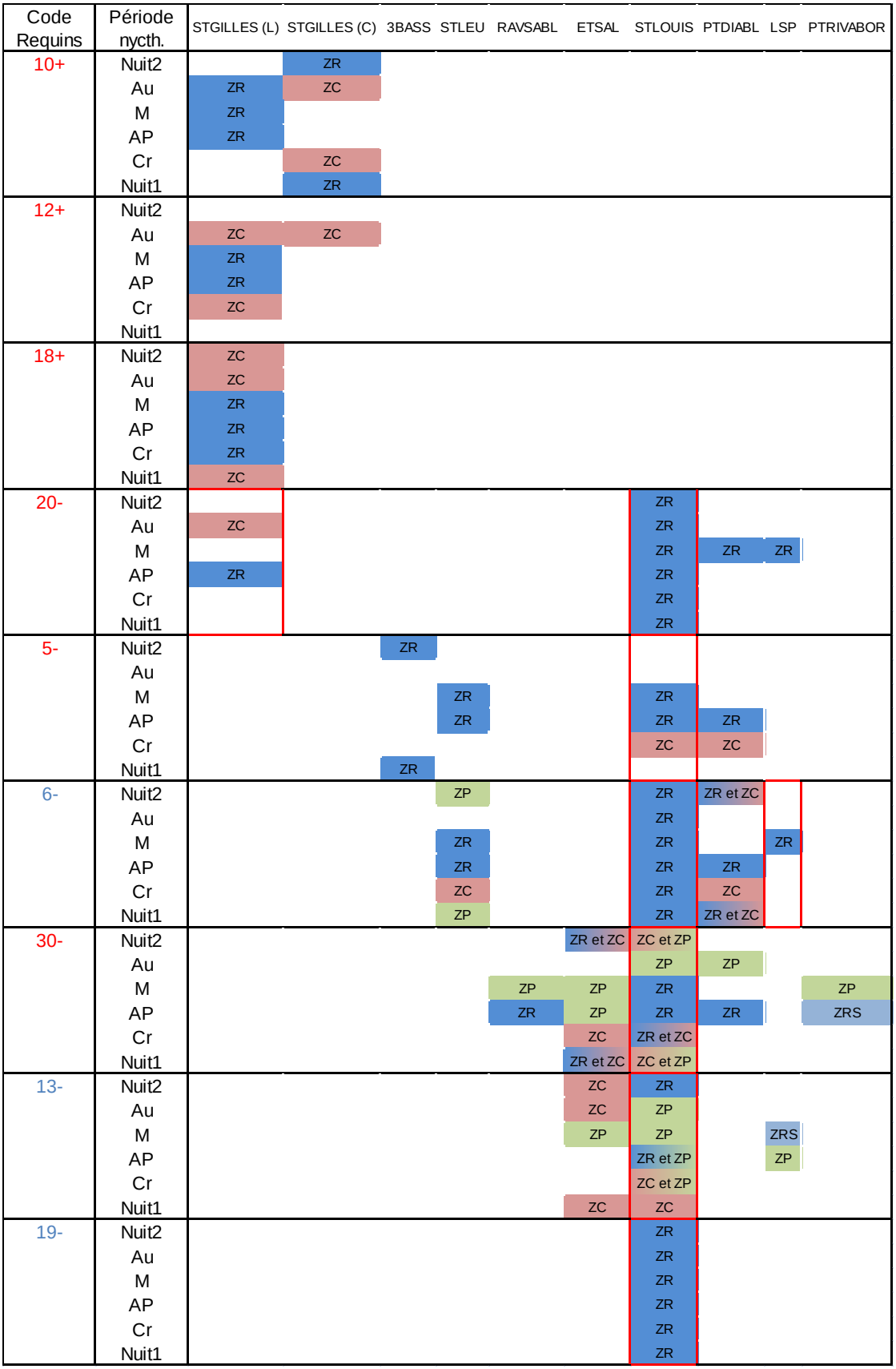


Figure 57. Activités des requins présents de manière significative au sein de leurs centres d'activité de mars à avril. ZR : en bleu, zone de repos ; ZC : en rouge, zone de chasse ; ZP : en vert, zone de passage. Les zones bicolores indiquent qu'il y a les deux types d'activités (correspondant aux couleurs) dans la zone au cours de la période nycthéméral. Période nycthéméral : Au : Aube ; M : Matin ; AP : Après-midi ; Cr : Crépuscule. Les cadres en rouge représentent les CAP des individus.

3.4.4. Activités des requins au sein des centres d'activité en mai-juin (P4)

Tout comme la période précédente, on observe plusieurs phénomènes (F**igure 58**) :

- La présence de trois nouvelles femelles de grande taille (11+, 21+ et 31+) : la femelle 11+ est présente à Saint Gilles (côte et large). Elle utiliserait le large de Saint Gilles comme zone de repos diurne, à l'aube et au crépuscule et la côte de Saint Gilles comme une zone de repos secondaire diurne et comme une zone de chasse à l'aube et au crépuscule. La femelle 21+ est aussi présente au large Saint Gilles qu'elle utiliserait comme zone de repos diurne et comme zone de chasse nocturne. Elle est également présente à Saint Leu sur l'ensemble du cycle nycthéméral. Elle utiliserait ce site comme zone de repos diurne et comme zone chasse et de passage nocturne. La femelle 31+ est présente dans la baie de Saint Paul qu'elle utiliserait comme zone de repos diurne et comme zone de chasse à l'aube.
- Le changement de comportement des femelles 18+, 5-, 20- et du mâle 6- : la femelle 18+ n'est plus autant présente au large de Saint Gille. Elle est majoritairement observée dans la zone de Sainte Marie, qu'elle utilise comme zone de repos diurne et nocturne et comme zone de chasse à l'aube et au crépuscule. La femelle 5- et le mâle 6- limitent leur présence à la baie de Saint Louis qu'ils utiliseraient comme zone de repos diurne. La femelle 20- est beaucoup moins présente dans ses CAP. La baie de Saint Louis ne représenterait plus qu'une zone de repos secondaire diurne. Le large de Saint Gilles serait utilisé comme zone de repos et de chasse nocturne.
- La constance des zones utilisées et des activités dans celles-ci pour trois femelles (10+, 12+ et 30-) et un mâle (13-).

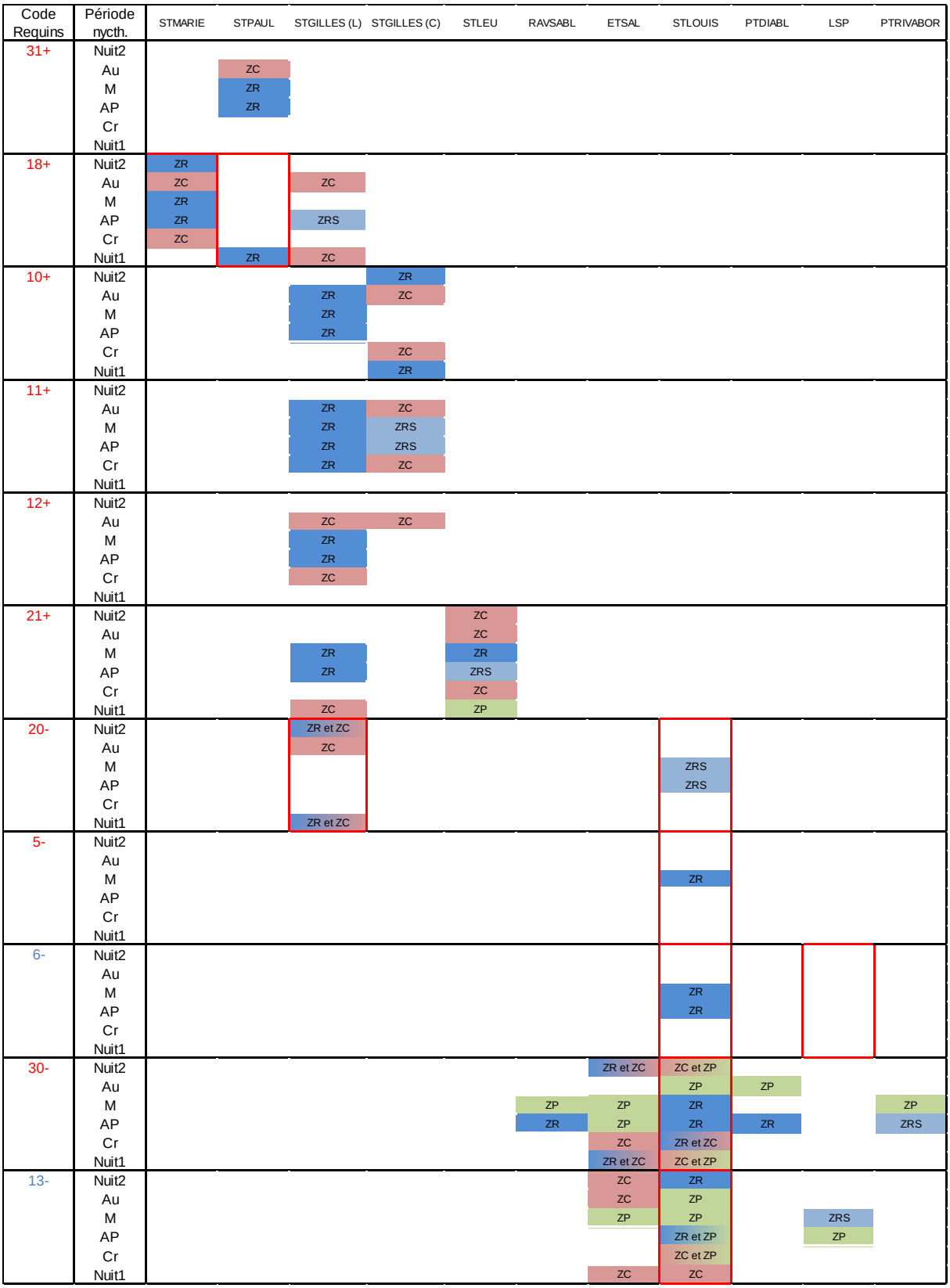


Figure 58. Activités des requins présents de manière significative au sein de leurs centres d'activité de mai à juin. ZR : en bleu, zone de repos ; ZC : en rouge, zone de chasse ; ZP : en vert, zone de passage. Les zones bicolores indiquent qu'il y a les deux types d'activités (correspondant aux couleurs) dans la zone au cours de la période nycthéméral. Période nycthéméral : Au : Aube ; M : Matin ; AP : Après-midi ; Cr : Crépuscule. Les cadres en rouge représentent les CAP des individus.

3.4.5. Activités des requins au sein des centres d'activité de juillet à octobre (P5 ; Figure 59)

Au cours de cette période, on peut distinguer trois cas : les individus présents qu'au début de la période (juillet), qu'à la fin (octobre) et sur toute la période.

Les individus présents en juillet (10+ et 31+) sont présents dans les mêmes zones et les utilisent de la même manière que la période précédente. Les individus présents en octobre (5-, 6- et 19-) ont une occupation spatiale et des activités très proches de la période P1. Les deux requins qui sont présents tout au long de la période (18+ et 22+) sont essentiellement présents dans le nord de la zone, notamment dans la baie de Saint Paul. La femelle apparait plus active entre Sainte Marie et Saint Paul alors que le mâle est plus présent de la baie de Saint Paul à Saint Gilles. Si les deux individus utilisent la baie de Saint Paul, ils ont des activités décalées dans le temps. La femelle utiliserait la baie comme zone de repos diurne alors que le mâle l'utiliserait comme zone de repos et de chasse nocturne.

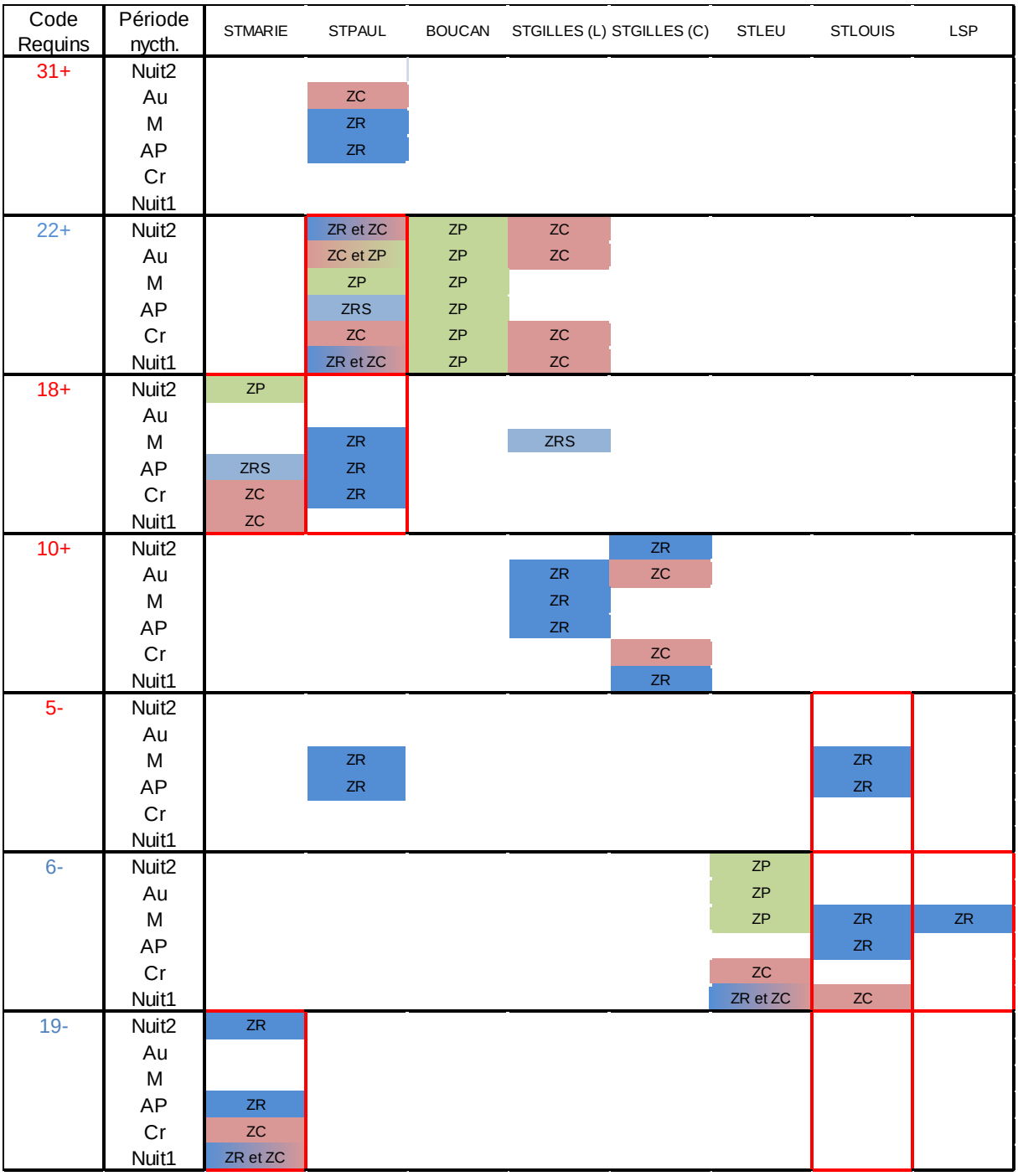


Figure 59. Activités des requins présents de manière significative au sein de leurs centres d'activité de juillet à octobre. ZR : en bleu, zone de repos ; ZC : en rouge, zone de chasse ; ZP : en vert, zone de passage. Les zones bicolores indiquent qu'il y a les deux types d'activités (correspondant aux couleurs) dans la zone au cours de la période nycthéméral. Période nycthéméral : Au : Aube ; M : Matin ; AP : Après-midi ; Cr : Crépuscule. Les cadres en rouge représentent les CAP des individus.

3.4.6. Résumé des activités des requins au sein des centres d'activité

D'une manière générale, les requins utilisent les CAP (Sainte Marie, baie de Saint Paul, Saint Gilles, baie de Saint Louis) sur l'ensemble des périodes nycthémérales. Au sein de ces zones, les types d'activités et leur répartition sur les périodes nycthémérales sont relativement constants dans le temps et entre CAP. Ils les utilisent comme une zone de repos diurne et comme zone repos et de chasse nocturne. Au niveau individuel, tous les requins sont majoritairement présents de jour bien qu'ils n'aient pas le même patron de présence au cours des périodes nycthémérales : certains individus, comme le mâle 19- dans la baie de Saint Louis, sont présents sur l'ensemble du cycle nycthémère alors que d'autres, comme la femelle 12+ à Saint Gilles, ne sont présents que sur une partie du cycle. A cette variabilité individuelle au cours du cycle nycthéméral, il faut ajouter une variabilité de cette présence en fonction des périodes de l'année : certains individus, comme le mâle 19- dans la baie de Saint Louis, ont la même utilisation de leur CAP au cours des différentes périodes de l'année alors que d'autres, comme la femelle 30- dans la baie de Saint Louis, utilisent leur CAP sur des périodes nycthémérales différentes et/ou change de type d'activité selon les périodes de l'année. Ce changement comportemental intervient le plus souvent au moment du pic hivernal (mars à juin), principalement dans les CAP de Saint Gilles et de la baie de Saint Louis.
Le CAP du large de Saint Pierre se distingue des autres car il n'est utilisé par les requins qu'en journée et majoritairement le matin comme zone de repos. Ce mode d'utilisation est commun à l'ensemble des requins présents dans cette zone et est constant dans le temps.

L'utilisation des CAS peut être divisée en 4 modes d'utilisation :

- Le CAS n'est que très peu utilisé et essentiellement comme zone de passage : ce mode n'est utilisé qu'au large de Boucan Canot, principalement de juillet à octobre.
- Le CAS n'est utilisé que le jour (matin et/ou après-midi) comme zone de repos ou de passage : ce mode est observé à Ravine des Sables et à Pointe Rivière d'Abord. Ces CAS ne sont utilisés que par la femelle 30- principalement durant le pic de présence hivernal.
- Le CAS est majoritairement utilisé la nuit, à l'aube et au crépuscule comme zone de repos et de chasse : ce mode est observé sur la côte de Saint Gilles (RONOIR), à la Saline, à Trois Bassins et à l'Etang Salé. Les CAS de Saint Gilles, de Trois Bassins et de l'Etang Salé sont exclusivement utilisés durant le pic de présence hivernal. Le CAS de la Saline n'est utilisé qu'en fin d'été durant une courte période (1 mois : février).

- Le CAS est très utilisé, essentiellement comme zone de repos diurne et comme zone de repos, de passage ou de chasse nocturne : ce mode est observé à Saint Leu et à la Pointe du Diable. Si ces CAS sont utilisées une grande partie, voir l'ensemble, de l'année (Saint Leu), la présence et les activités au cours de périodes nycthémérales sont variables selon les individus et la période de l'année.

Bien que l'on puisse maintenant avoir une meilleure idée de l'utilisation de la bande côtière par les requins bouledogue adultes, la mise en évidence d'un changement comportemental chez plusieurs individus, notamment pendant le pic de présence hivernal, implique l'existence d'autres mécanismes comportementaux que le repos, la chasse ou les déplacements. Il est donc possible que les comportements observés soient influencés par la reproduction ou les interactions sociales. Afin d'étudier cette dernière possibilité, la partie suivante se focalisera sur les associations des individus au sein des centres d'activité.

3.5. Interactions entre des individus au sein des Centres d'Activité

Entre novembre 2012 et avril 2013, on a détecté 1519 fois deux individus ensemble sur la même station (**Tableau 39**). Au total, 77 paires différentes d'individus ont pu être définies impliquant 14 des requins adultes suivis. D'une manière générale, la fréquence d'observation des paires d'individus est relativement faible (médiane : 8 fois ; 25%-75% : 1-23 fois ; étendue non atypique : 0-54 fois ; **Figure 60**). 21 paires d'individus se distinguent des autres avec une fréquence d'observation particulièrement élevée (24-94 fois ; moyenne : 46 ±19 fois détectés ensemble par paires (moyenne ±EC) ; **Tableau 39**). Ces paires impliquent 11 des 14 requins suivis, dont 8 femelles (5, 10, 11, 12, 18, 20, 21 et 30) et 3 mâles (6, 13 et 19). Seules ces paires d'individus sont prises en compte dans le reste de l'analyse.

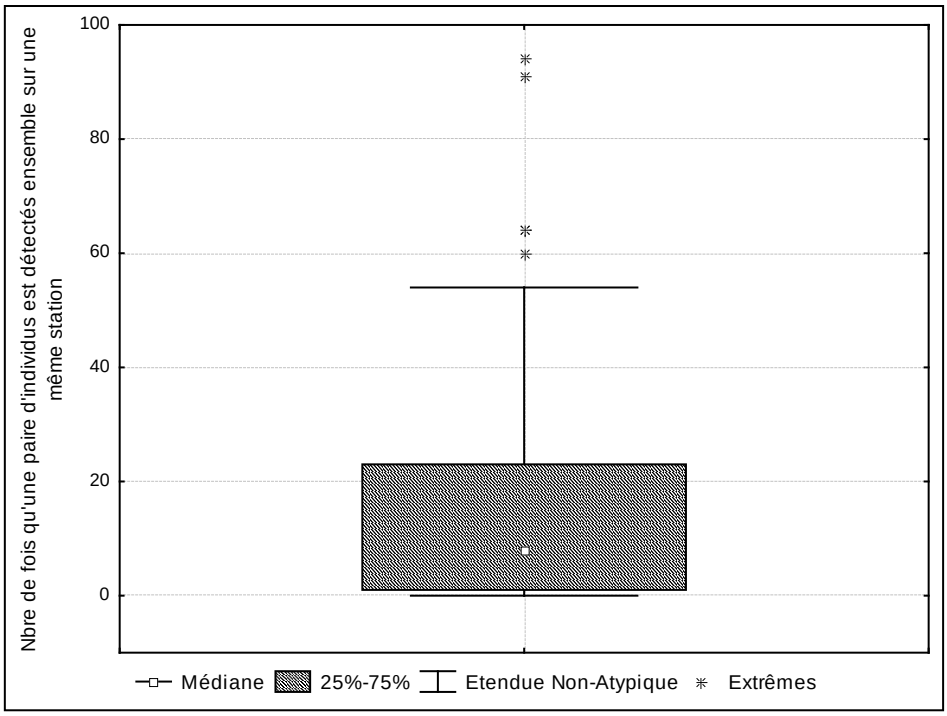


Figure 60. Boite à moustaches du nombre de fois durant laquelle une paire d'individus a été détectée sur la même station.

Requins	6	10	11	12	13	18	19	20	21	22	25	30	31	Total
5	34	3	3	0	7	3	30	36	3	21	7	26	0	173
6		2	8	0	42	3	53	54	20	18	8	46	1	211
10			64	94	1	91	1	32	25	7	0	3	2	233
11				42	2	12	1	8	13	2	0	13	0	144
12					2	41	1	7	12	0	1	1	0	65
13						0	33	51	17	15	4	34	0	196
18							18	20	10	23	2	1	11	85
19								60	5	17	0	52	1	130
20									14	19	19	64	8	175
21										5	0	23	1	72
22											0	18	2	20
25												11	0	11
30													4	4
Total	78	92	24	136	63	150	142	268	76	127	41	292	30	**1519**

Tableau 39. Matrice de paires d'individus détectés ensemble sur la même station d'écoute. Les données chiffrées représentent la fréquence d'observation d'une paire. Ceux en rouge sont les paires d'individus qui ont été détectées ensemble un nombre important de fois et qui sont prises en compte dans la suite des analyses.

Les paires d'individus peuvent être séparées en deux groupes selon la zone où ils ont été détectés ensemble et la période durant laquelle ils ont été observés dans cette zone :

- ***Le groupe de Saint Gilles*** : il est composé de 6 femelles, dont 5 de grandes tailles (10, 11, 12, 18 et 21) et une de plus petite taille (20). Ces femelles sont observées ensemble

majoritairement à Saint Gilles entre mars et juin, par groupe de deux à quatre individus. Ces groupes se forment durant les heures de jour, entre l'aube et le crépuscule.

- ***Le groupe de la baie de Saint Louis*** : il est composé de 3 mâles de plus petites tailles (5, 6 et 13) et de 3 femelles, dont une de grande taille (21) et 2 de plus petites tailles (20 et 30). Les individus sont enregistrés essentiellement dans la baie de Saint Louis entre décembre et mai, par groupes de deux à cinq. Ces groupes se forment durant les heures de jour, entre l'aube et le crépuscule.

3.5.1. Le groupe de Saint Gilles

A Saint Gilles, on commence à observer des femelles détectées ensemble sur la même station à partir du mois de mars jusqu'au mois de juin. Au cours de cette période, le nombre d'individus détectés en même temps et l'occurrence de leurs détections conjointes varient en fonction du mois :

- En mars, on observe 2 paires d'individus détectés ensemble sur la même station, impliquant 3 des 4 femelles présentes dans la zone, dont 2 de grandes tailles (10 et 18) et une de plus petite taille (20 ; **Figure 61**). La paire 10-18 est observée plus souvent que la paire 10-20. Bien que les deux paires impliquent une même femelle (10), les trois requins ne sont jamais observés en même temps. La femelle 12 est présente dans la zone mais n'est jamais observée en même temps qu'une autre femelle. Cette femelle est la seule des 4 individus qui est très peu présente à Saint Gilles au cours de ce mois.

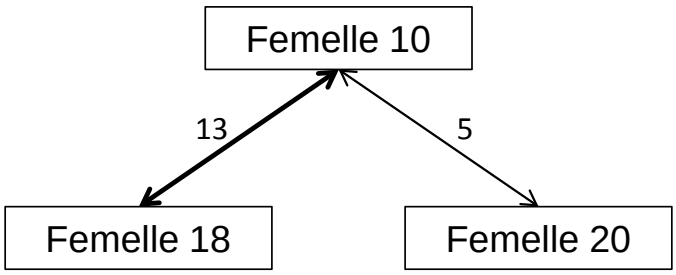


Figure 61. Paires d'individus détectées en même temps sur la même station d'écoute en mars. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d'individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au-dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d'individus a été observée.

- En avril, on enregistre un nombre de paires d'individus plus élevé (6 paires) mais surtout une forte augmentation des fréquences d'observation de certaines paires (**Figure 62**). Les paires impliquent l'ensemble des femelles présentes dans la zone. Les paires 12-10, 10-18 et 18-12 sont très régulièrement observées au cours du mois (40 ±9 fois en moyenne (moyenne ±EC)). Au cours de ces observations, ces trois femelles sont observées ensemble à 17 reprises. La femelle 21 est observée en même temps que la femelle 10, mais n'est jamais associée à une autre femelle. Les femelles 11 et 21 sont aussi les deux femelles les moins présentes dans la zone durant ce mois.

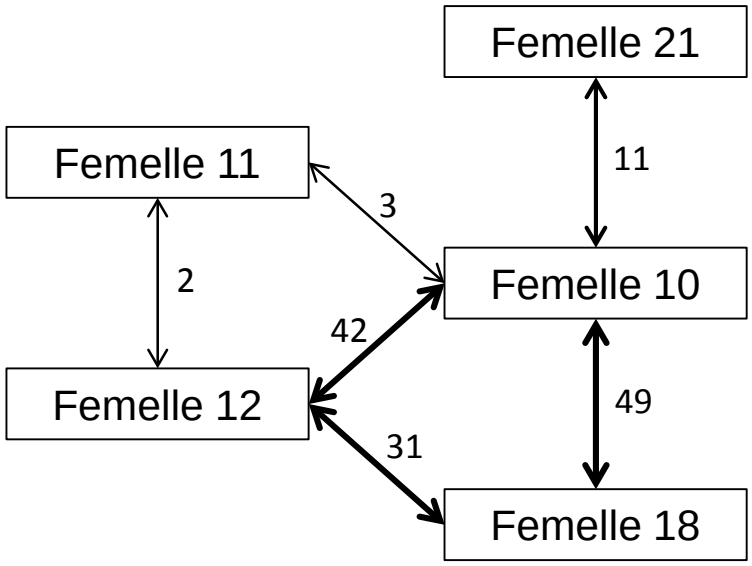


Figure 62. Paires d'individus détectées en même temps sur la même station d'écoute en avril. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d'individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au-dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d'individus a été observée.

- En mai, le nombre de paires d'individus augmente légèrement avec la présence d'une femelle (20) supplémentaire (7 paires ; **Figure 63**). Les paires impliquent l'ensemble des femelles présentes dans la zone. Les fréquences d'observations par paires varient par rapport au mois précédent mais reste élevées. Si en mars, les femelles 10 et 12 été majoritairement observées en même temps que la femelle 18, en avril, ces deux premières femelles sont essentiellement observées en même temps que la femelle 11. Au cours de ces observations, les trois femelles sont observées en même temps à 19 reprises. D'autres triades peuvent être observées mais leurs fréquences d'observations sont très faibles (moins de 3 fois). Les femelles 20 et 21 ne sont observées qu'avec la femelle 10, un petit nombre de fois et sans être associées à d'autres femelles. La femelle 21 est peu présente dans la zone ce qui expliquerait ces résultats. Par contre, les femelles 18 et 20 sont très présentes dans la zone au cours de ce mois ce qui

implique qu'un autre paramètre puisse influencer la fréquence d'observation des paires d'individus.

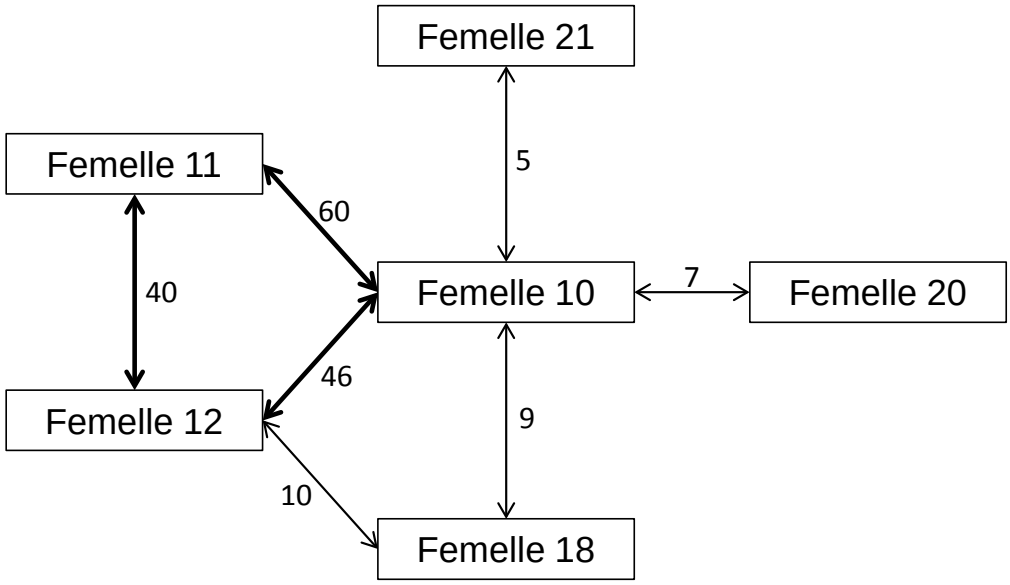


Figure 63. Paires d'individus détectées en même temps sur la même station d'écoute en mai. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d'individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au-dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d'individus a été observée.

- En juin, le nombre de paires d'individus et leur fréquence d'observations baissent (5 paires ; **Figure 64**). Les paires impliquent l'ensemble des femelles présentes dans la zone. La femelle 10 est au centre de l'ensemble des paires d'individus. Elle est régulièrement observée en même temps que les femelles 18 et 20. Bien que la fréquence d'observation de ces deux paires soit élevée, les 3 femelles ne sont jamais observées en même temps. La femelle 10 est également observée en même temps que la femelle 21 mais à une fréquence plus faible qu'avec les femelles 18 et 20. Enfin, on observe également la femelle 10 avec les femelles 11 et 12 mais les fréquences d'observation de ces paires sont faibles. On notera que durant ce mois, le mâle 22 est présent dans la zone mais n'est pas été observé en même temps que les femelles. Son temps de présence dans la zone était faible.

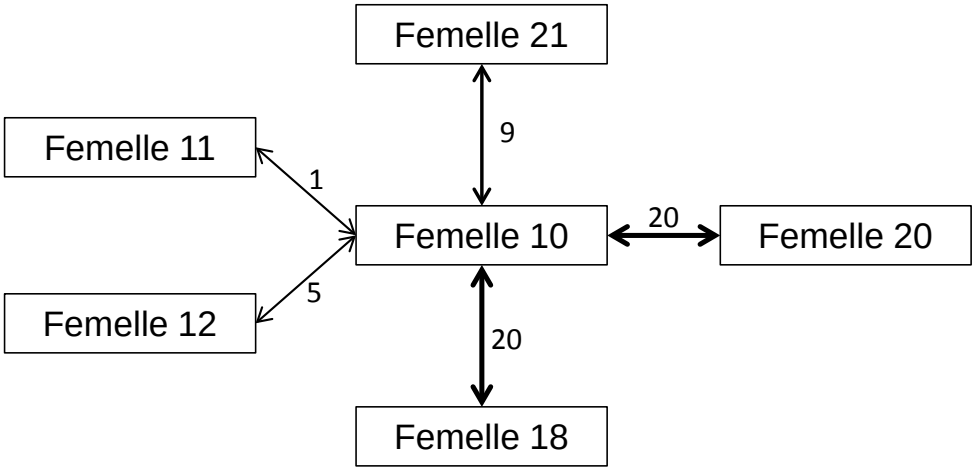


Figure 64. Paires d'individus détectées en même temps sur la même station d'écoute en juin. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d'individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d'individus a été observée.

En résumé, à Saint Gilles, on observe des femelles ensemble sur une même station de mars à juin avec un pic en avril et mai. Le nombre de paires d'individus est inférieur au nombre maximum de paires théoriques possibles (par rapport au nombre d'individus présents dans la zone) quel que soit le mois observé, ce qui implique que le nombre d'individus présents dans la zone ne suffit pas à expliquer l'ensemble des variations du nombre de paires d'individus observés au cours du temps. Les fréquences d'observation des paires d'individus ne sont pas homogènes entre paires au cours du mois et entre les mois. Ainsi, des requins sont observés ensemble plus fréquemment que d'autres selon les mois : en mars, les femelles 10 et 18 sont le plus souvent observées ensemble ; en avril, les femelles 10, 12 et 18 sont les 3 femelles le plus souvent observées ensemble, soit par paires soit par triade ; en mai, c'est les femelles 10, 11 et 12 qui sont le plus souvent observées ensemble, en paire ou en triade ; en juin, ce sont les paires impliquant la femelle 10 avec les femelles 18 et 20 qui sont le plus souvent observées. L'influence du temps de présence sur l'observation de deux individus ensemble varie en fonction des individus. Pour les femelles 10, 11 et 12, les mois où elles sont les plus observées avec d'autres individus correspondent aux mois durant lesquels elles sont le plus présentes dans la zone. A l'inverse, pour les femelles 18, 20 et 21, il y a certains mois où elles sont très présentes dans la zone alors qu'elles sont peu observées en même temps que d'autres individus.

En définitif, l'observation simultanée de plusieurs femelles à Saint Gilles est très variable en fonction des mois et des individus présents dans la zone. La fréquence d'observation de deux femelles ensemble peut être expliquée en partie par le temps de présence des individus. La forte de présence dans la zone de certaines femelles qui ne sont pas ou peu observées avec

d’autres individus indique qu’il existe d’autres paramètres qui influencent l’observation simultanée de deux individus (ou plus).

3.5.2. Le groupe de Saint Louis

Dans la Baie de Saint Louis, on commence à détecter des individus ensemble sur la même station à partir du mois de décembre jusqu’au mois de mai. Au cours de cette période, le nombre d’individus détectés en même temps et l’occurrence de leurs détections conjointes varient en fonction du mois :

- En décembre, on observe 4 paires d’individus détectés ensemble sur la même station, impliquant 4 des 5 individus présents dans la zone, dont 3 femelles (5, 20 et 30) et un mâle (6) de petite taille (**Figure 65**). Les requins 6 et 30 sont très présents dans la zone alors que les requins 5 et 20 ont une faible présence. Les paires sont majoritairement constituées du mâle et d’une des femelles. Les requins les plus souvent observés ensemble sont le mâle 6 avec soit la femelle 20 soit la femelle 30.

  Le 5^{ième} individu présent dans la zone est une femelle (25) de grande taille qui malgré une forte présence n’est jamais détectée en même temps qu’un autre individu.

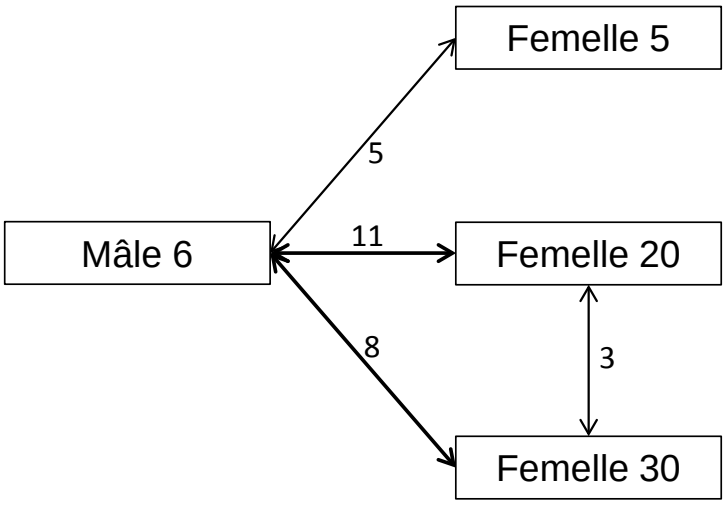


Figure 65. Paires d’individus détectées en même temps sur la même station d’écoute en décembre. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d’individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au-dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d’individus a été observée.

- En janvier, on observe une augmentation du nombre de paires d'individus détectés ensemble (15 paires) et une fréquence d'observation de ces paires généralement élevée (**Figure 66**). Les paires impliquent l'ensemble des individus de petits tailles (3 femelles : 5, 20 et 30 ; et 3 mâles : 6, 13 et 19) et chaque individus est observé au moins une fois avec l'ensemble des autres requins. Les plus grandes fréquences d'observation concernent autant des paires unisexes que mixtes (Mâle 19-mâle 6 : 26 fois ; mâle 19-femelle 20 : 25 fois ; mâle 19-femelle 30 : 20 fois ; mâle 6-femelle 20 : 14 fois ; femelle 5-femelle 20 : 14 fois ; femelle 20-femelle 30 : 14 fois). Plus de deux individus des deux sexes peuvent être observés en même temps : les deux femelles 20 et 30 et le mâle 6 sont observés ensemble 5 fois ; les deux femelles 5 et 20 et le mâle 19 sont observés ensemble 4 fois ; les deux femelles 20 et 30 et les deux mâles 13 et 19 sont observés ensemble 4 fois. Le mois de janvier est ainsi un mois durant lequel il semble y avoir beaucoup d'interaction entre les individus, que ca soir entre individus de même sexe ou entre femelles et mâles.

  On notera que la femelle 25 est très présente dans la zone mais n'est jamais observée en même temps que les autres individus.

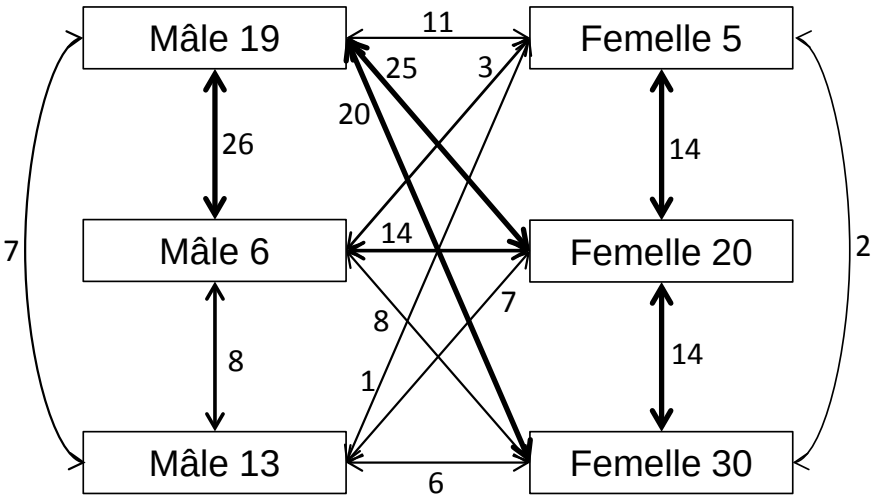


Figure 66. Paires d'individus détectées en même temps sur la même station d'écoute en janvier. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d'individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d'individus a été observée.

- En février, on observe une baisse du nombre de paires d'individus (12 paires) et des fréquences d'observation de ces paires (**Figure 67**). Ce mois-ci est donc marqué par une baisse importante des interactions entre individus, indépendamment du sexe.

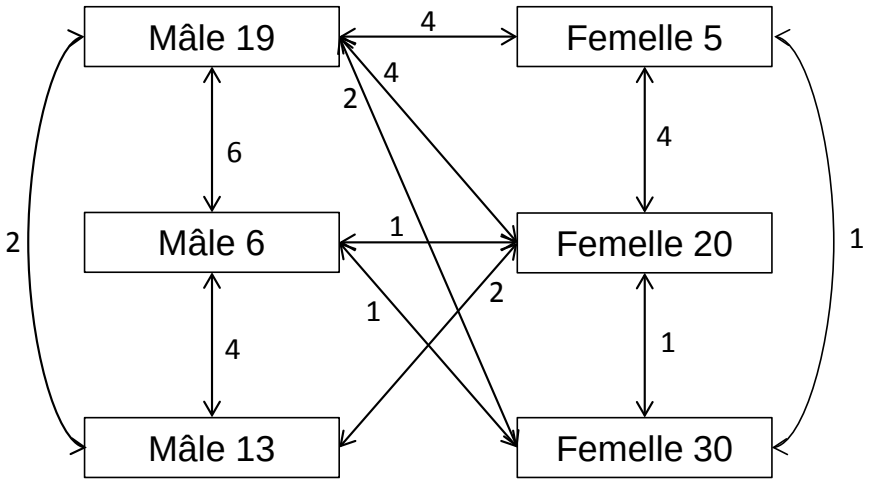


Figure 67. Paires d'individus détectées en même temps sur la même station d'écoute en février. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d'individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d'individus a été observée.

- En mars, on retrouve un nombre de paires constant par rapport au mois de février (11 paires) avec une augmentation de la fréquence d'observation de certaines paires (**Figure 68**). Les 2 paires liant la femelle 20 aux deux mâles 6 et 19 sont les plus observées à cette période. Les autres paires ont des fréquences d'observation qui reste relativement faible (inférieur à 10 fois). On observe ainsi une augmentation des interactions entre individus, notamment entre la femelle 20 et les deux mâles 19 et 6.

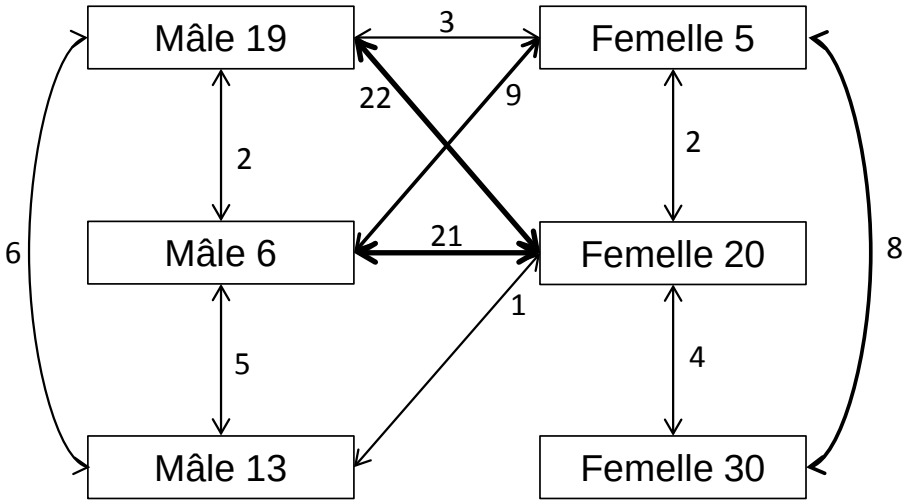


Figure 68. Paires d'individus détectées en même temps sur la même station d'écoute en mars. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d'individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d'individus a été observée.

- En avril, on observe un nombre de paires d'individus constant (12 paires) bien que plus en faveur des paires mixtes (femelle et mâle) par rapport au mois précédent

(**Figure 69**). Il y a également une augmentation générale des fréquences d'observation des paires. Les plus grandes fréquences d'observation concernent deux paires mixtes : le mâle 13 avec la femelle 20 et le mâle 19 avec la femelle 30 ; et une paire de femelles : les femelles 20 et 30. Plus de deux individus des deux sexes peuvent être observés en même temps : les deux femelles 20 et 30 et les deux mâles 13 et 19 sont observés ensemble 3 fois. Ainsi, en continuité avec le mois de mars, en avril, on constate une augmentation des interactions entre individus, notamment entre les deux femelles 20 et 30 et les deux mâles 13 et 19.

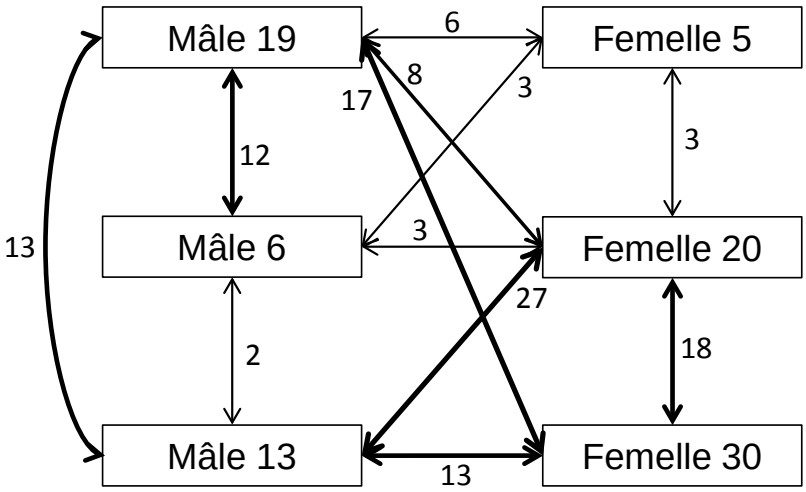


Figure 69. Paires d'individus détectées en même temps sur la même station d'écoute en avril. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d'individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d'individus a été observée.

- En mai, on observe une baisse du nombre de paires d'individus (6 paires) ainsi qu'une baisse des fréquences d'observation de ces paires (**Figure 70**). Ce moi-ci marque donc la fin des interactions importantes entre les individus.

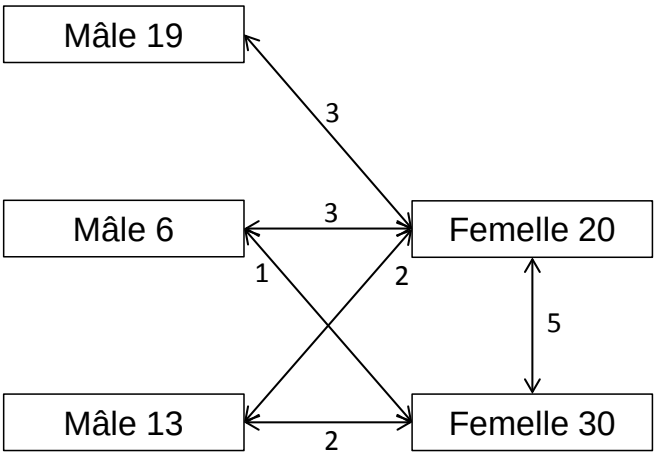


Figure 70. Paires d'individus détectées en même temps sur la même station d'écoute en avril. Les paires sont représentées par deux individus reliés par une double flèche. Plus la double flèche est épaisse plus la paire d'individus a été détecté ensemble un grand nombre de fois. Le chiffre au dessus de la double flèche est la donnée exacte du nombre fois que la paire d'individus a été observée.

En résumé, en baie de Saint Louis, on observe des individus ensemble sur la même station de décembre à mai avec deux pics, un en janvier et un en mars-avril. L'ensemble des observations ne concerne que les individus de plus petite taille. Une femelle de grande taille est présente dans la zone mais n'est jamais observée en même temps que d'autres individus. Il semble donc que seuls les individus de même taille soient observés en même temps. Sur l'ensemble de la période d'observation, le nombre de paires différentes est inférieur au nombre de paires théoriquement possible (par rapport au nombre d'individu présent dans la zone), excepté en janvier où le nombre de paires observé est égale au nombre de paires théoriques. De même, on observe une forte présence des requins dans la zone de janvier à avril alors que les fréquences d'observation des paires d'individus varient en fonction des individus impliqués. Ces résultats indiquent que le nombre de requins présents dans la zone et leur taux de présence n'explique qu'en partie le nombre de paires observé et les variations des fréquences de ces paires. Il existe donc d'autres mécanismes influençant le nombre d'individus observés en même temps que d'autres et leur fréquence d'observation.

En janvier, l'augmentation des fréquences d'observations de requins détectés ensemble concerne l'ensemble des individus, du même sexe et de sexes opposés, alors qu'en mars-avril, elle résulte majoritairement de femelles et de mâles détectés ensemble.

4. Discussions et conclusions

Dans le chapitre précédent (cf. Chap.4), il a été mis en évidence que les requins bouledogue adultes ont une occupation spatiale et temporelle complexe, avec l'utilisation préférentielle de certains sites et une ségrégation partielle entre les sexes associés à une variation saisonnière marquée. L'étude de l'occupation spatio-temporelle à l'échelle des individus a permis d'étudier l'existence d'autres mécanismes successibles d'influencer l'occupation spatiale et temporelle des requins : la taille, que l'on peut assimiler à l'âge, la variabilité comportementale entre les individus ou l'existence d'interactions entre individus. Bien que les résultats, présentés dans cette étude, ne permettent pas de définir tous les aspects comportementaux, ils apportent des informations importantes pour mieux comprendre l'écologie comportementale des requins bouledogue adulte à La Réunion.

Sur les 33 adultes suivis, la moitié (dont 9 femelles et 7 mâles) étaient absents ou très peu présents au sein de la zone d'étude durant la période d'échantillonnage. Les 17 autres requins, 11 femelles et 6 mâles, ont généré 109664 détections et 10603 visites. Ce sont les comportements individuels de ces requins qui sont présentés dans ce chapitre.
La première partie de l'étude s'est intéressée à la présence/absence de ces 17 individus au sein de la zone d'étude afin de définir l'importance des côtes réunionnaises dans l'habitat des requins bouledogue à La Réunion. La deuxième partie de l'étude a consisté à définir l'occupation spatiale et temporelle par individu. L'analyse s'est déroulée en trois temps : dans un premier temps, nous avons redéfini l'occupation spatiale par individu, en distinguant les centres d'activités principaux et secondaires. Dans un deuxième temps, nous avons analysé les variations saisonnières de la présence des individus au sein de ces centres d'activité. Dans un troisième temps, nous avons étudié l'évolution de l'occupation spatiale des centres d'activité en fonction des variations saisonnière. En plus de confirmer celle trouvée à l'échelle de la population, cette analyse en trois temps permet d'étudier la variabilité individuelle et l'existence d'une fidélité au site. Dans un quatrième temps, nous avons complété ces résultats par une étude de la présence des individus en fonction des périodes nycthémérales. La synthèse de l'ensemble de ces résultats nous a permis d'émettre des hypothèses sur le rôle des centres d'activités dans l'histoire de vie des requins. Enfin, pour affiner nos hypothèses sur les activités au sein des CAP et CAS, nous avons étudié les interactions potentielles entre individus.

Présence/absence des requins bouledogue au sein de la zone d'étude

Au cours de la période d'étude, l'Indice de Résidence Globale des 17 requins est très variable (0,05-0,74), avec une moyenne de 0,37 ±0,20. Les individus peuvent être séparés en trois groupes : « les requins peu présents », composé de 8 individus (6 femelles et 2 mâles) ; « les requins avec un IRG intermédiaire », composé de 5 individus (3 femelles et 2 mâles) ; et « les requins très présents », composé de 4 individus (2 femelles et 2 mâles).

L'IRG dépend de notre capacité à détecter un requin et donc de la densité de stations d'écoute dans la zone ou la région étudiée. Dans ces conditions, il est important de bien comprendre ce qu'il représente et ses limites en tant qu'indicateur de présence avant de discuter nos résultats. Dans notre étude, la surface totale d'écoute acoustique est estimée à 12 km^2, soit 8% de la zone d'étude. Si nous considérons que cette couverture acoustique est représentative de l'ensemble de la zone d'étude, l'IRG est sous-estimé par rapport à la présence réelle des requins dans la zone d'étude. Pour minimiser ce biais, il faudrait définir un optimum de densité de stations en fonction de l'aire de la zone d'étude et celle de la répartition spatiale des requins. Si ce dernier paramètre était inconnu au début de cette étude, il apparait important pour les futures études d'utiliser les nouvelles connaissances acquises sur l'occupation spatiale des requins pour optimiser la couverture du réseau acoustique et, ainsi, améliorer la représentativité de l'IRG.

La grande variabilité individuelle de l'IRG, mise en évidence dans notre étude, semble être une constante à travers le monde chez cette espèce (Floride, Hammerschlag et al. 2012 ; Fidji, Brunnschweiler and Barnett 2013 ; Mozambique, Daly et al. 2014 ; Australie, Espinoza et al. 2016). Par contre, l'IRG moyen observé à La Réunion diffère de ceux trouvés ailleurs dans le monde. Au Mozambique et sur la côte est de l'Australie, les IRG moyens des requins bouledogue suivis étaient plus faibles que celui observé à La Réunion (Mozambique : IRG_{moyen} = 0,14 ±0,15 ; Australie : IRG_{moyen} = 0,19 ±0,19 ; Daly et al. 2014 ; Espinoza et al. 2016). A l'inverse, au Fidji, l'IRG moyen des individus étudiés était plus élevé que celui trouvé dans les eaux réunionnaises (Fidji : IRG_{moyen} = 0,69 ±0,22 ; Brunnschweiler and Barnett 2013). Il semble possible que la différence d'IRG provienne d'une différence de couverture acoustique de la zone étudiée. En effet, en Australie et au Mozambique, les zones d'étude sont beaucoup plus grandes (estimées respectivement à 2000 km^2 et 3000 km^2) qu'aux Fidji et à La Réunion (estimées respectivement à 72 km^2 et 160km^2), ce qui se traduit par des couvertures acoustiques plus faibles dans les deux premières études (respectivement de 2% et 0,2%) par rapport à celles des Fidji (6%) et de La Réunion (8%). Cependant, la différence d'IRG_{moyen} entre les Fidji et La Réunion, malgré une couverture acoustique

similaire, implique que les variations interrégionales de l'IRG ne sont pas uniquement dues à une différence méthodologique.

Selon les auteurs des différentes études, l'IRG plus élevé au Fidji comparé à ceux observés en Australie et au Mozambique pourrait s'expliquer par l'isolation géographique des îles Fidji, par des durées de suivi des requins beaucoup plus faibles lors de l'étude fidjienne et/ou par l'activité de « *shark feeding* » existante au sein du site d'étude fidjien. Des études de génétique ont montré un isolement de la population des Fidji par rapport aux autres sites atlantique et indo-pacifique (Testerman 2014). Associé à ces différences génétiques, il existe peut être des comportements différents qui pourraient aussi expliqués ces différences dIRG.A La Réunion, l'IRG plus élevé qu'en Australie et au Mozambique pourrait également provenir de l'isolement géographique de l'île. En effet, l'île de La Réunion est située au milieu du bassin ouest de l'Océan Indien. Elle est séparée des îles les plus proches (170 km de Maurice et 700 km de Madagascar) par l'océan indien qui peut atteindre 4000 m de profondeur. Si cette configuration ne semble pas être une barrière infranchissable, comme l'illustre la migration partielle d'une femelle requin bouledogue des Seychelles à Madagascar (Lea et al. 2015), elle pourrait favoriser un temps de présence plus important à La Réunion par rapport à d'autres régions moins isolées, comme l'Australie ou les côtes du plateau continental de l'est de l'Afrique, où des déplacements de plusieurs centaines de kilomètres le long des côtes ont déjà été observées (Daly et al. 2014 ; Espinoza et al. 2016). Les hypothèses des durées de suivi et de l'influence du site de « *shark feeding* » pourraient expliquer la différence d'IRG entre ceux trouvés à La Réunion et ceux des Fidji. D'une part, Brunnschweiler et Barnett (2013) ont montré que l'IRG des requins bouledogue avait tendance à baisser avec l'augmentation des durées de suivi. A La Réunion, la durée moyenne d'échantillonnage par requin est de 439 jours alors que celle au Fidji était de 80 jours (durée de suivi 5 fois plus courte que celle de La Réunion). D'autre part, il a été démontré que l'existence d'un site de « *shark feeding* » au Fidji a entrainé une augmentation de nombre de jours de présence des requins bouledogue dans la zone et ses alentours (Brunnschweiler and Baensch 2011). Les îles Fidji possédant les mêmes caractéristiques océanographiques que La Réunion, il serait donc intéressant de réaliser des études parallèles à la Réunion et aux Fidji, en s'assurant des conditions d'expérimentations similaires et ainsi comparer les IRG des requins pour savoir s'il existe un IRG spécifique aux milieux isolés géographiquement des plateaux continentaux. Ainsi, tout comme les IRG relativement faibles sont représentatifs des populations de requins bouledogue observées le long des plateaux continentaux, les IRG élevés pourraient être représentatifs des populations de requins bouledogue à proximité des îles océaniques.

L'absence d'influence du sexe sur l'IRG, mis en évidence à La Réunion, est également observée dans d'autres régions du monde, comme l'Australie (Espinoza et al. 2016), la Floride (Carlson et al. 2010 ; Hammerschlag et al. 2012) ou encore le Mozambique (Daly et al. 2014). Ces résultats semblent indiquer qu'à une échelle régionale, les femelles et les mâles utilisent les mêmes habitats, qu'il existe ou non une ségrégation spatiale entre les sexes.

A La Réunion, l'IRG évolue de manière inverse à la taille des requins. L'influence de la taille (et donc de l'âge) sur l'IRG des requins adultes a été peu étudié et reste mal connu. En Australie, Espinoza et al. (2016) n'ont pas trouvé de corrélation entre la taille des requins suivis et l'IRG. Cependant, il a été montré que chez les requins bouledogue, il existait un changement ontogénique dans les patrons de mouvement avec une augmentation de la taille de leur habitat et l'apparition de mouvements migratoires lors du passage d'un stade de vie à l'autre (juvénile, subadulte et adulte ; Carlson et al. 2010). Bien que tous les individus suivis à La Réunion soient adultes, il semblerait que ces changements de comportement en fonction de la taille des requins continuent au-delà du stade adulte. Les plus grands adultes auraient un habitat plus étendu que celui des jeunes adultes. Ce phénomène pourrait expliquer pourquoi dans une zone géographique restreinte, comme la côte ouest de La Réunion, on puisse observer un IRG plus faible chez les plus grands individus. En effet, s'il l'on considère que la côte ouest constitue une grande partie de l'habitat des adultes, les individus, en continuant de grandir, augmenteraient progressivement la taille de leur habitat et seraient de moins en moins présents sur la côte ouest, au profit des autres zones de son nouvel habitat. Cette hypothèse pourrait également expliquer la différence de résultat avec l'étude australienne. En effet, la zone d'étude réunionnaise est 25 fois plus petite que la zone d'étude australienne. Ainsi, il est possible qu'une zone d'étude suffisamment grande prenne déjà en compte l'évolution de la taille de l'habitat entre les individus de petites et de grandes tailles et donc ne mette pas en évidence de différence significative de l'IRG entre les adultes de tailles différentes au sein de l'ensemble de la zone d'étude. De plus, la distribution des stations d'écoute, essentiellement à la côte, ne permet pas de mettre en évidence une extension vers le large de l'habitat des plus grands individus, comme les résultats des analyses isotopiques l'ont suggéré, au moins pour la composante alimentaire de l'habitat des requins bouledogue (Trystram et al. 2016).

Occupation spatiale et définition des centres d'activités

L'étude de l'occupation spatiale de chaque requin bouledogue suivi a permis de confirmer l'hétérogénéité de l'occupation spatiale de la bande côtière réunionnaise, mise en évidence

dans le chapitre 4. Sur les 25 centres d'activité, définis dans cette l'analyse, on en distingue deux types : les Centre d'Activité Principaux (CAP) et secondaires (CAS). Si les CAP représentent les zones où toutes les variables de présence sont très élevées (=ZPO de l'étude à l'échelle de la population), les CAS sont définis par une combinaison des trois variables de présence, qui ont chacune des valeurs faibles à élevés (=ZSO de l'étude à l'échelle de la population). L'ensemble des 5 zones CAP (Sainte Marie, la baie de Saint Paul, Saint Gilles, la baie de Saint Louis et le large de Saint Pierre) corresponde aux ZPO décrites à l'échelle de la population. De même, la majorité des 8 zones CAS (le large de Boucan Canot, la Saline, la côte de Trois Bassins, Ravine des Sables, l'Etang Salé et la Pointe du Diable) sont également définies comme ZSO à l'échelle de la population. Deux zones CAS, Saint Leu et le sud de Saint Pierre, n'ont pas été définies comme ZSO. Cette différence peut s'expliquer par le nombre de requins présents dans ces deux zones et leur temps de présence au sein de celle-ci. En effet, un seul individu est présent dans chacune de ces zones. A Saint Leu, si trois requins sont présents, la somme de leur temps de présence n'est pas suffisante pour considérer cette zone comme une ZSO à l'échelle de la population. Au Sud de Saint Pierre, un seul individu est présent de manière significative. Cependant, si sa présence est suffisamment importante pour définir la zone comme CAS pour l'individu, elle est par définition non significative à l'échelle populationnelle.

Si l'on retrouve la même ségrégation partielle en fonction du sexe que lors de l'étude à l'échelle de la population, cette nouvelle approche a mis en évidence une variabilité individuelle et une influence de la taille, et donc l'âge, des individus sur le nombre et la localisation des CAP et CAS. Dans la majorité des cas, les jeunes adultes (Lt<300 cm) ont une zone préférentielle côtière située en baie de Saint Louis et utilisent une grande partie de la bande côtière de La Réunion alors que les adultes plus âgés (Lt>300 cm) ont une ou plusieurs zones préférentielles côtières ou semi-pélagiques situées au nord de la zone d'étude avec une utilisation limitée du reste de la bande côtière de La Réunion.

Si la ségrégation spatiale en fonction du stade de maturité est déjà bien connue (Simpfendorfer et al. 2005; Curtis, 2008 ; Heupel and Simpfendorfer 2008 ; Daly et al. 2014), c'est une des premières fois que l'on met en évidence une ségrégation spatiale au sein d'une population d'individus adultes. Il a été démontré que les requins bouledogue juvéniles utilisent préférentiellement des zones très peu profondes comme les lagons, les estuaires ou les baies peu profondes (Simpfendorfer et al. 2005 ; Curtis 2008 ; Heupel and Simpfendorfer 2008 ; Heithaus et al. 2009 ; Ortega et al. 2009). Une fois au stade sub-adulte, si les individus restent majoritairement au sein ou à proximité de ces zones très côtières, ils étendent leur

habitat à d'autres zones, côtière ou pélagique (Yeiser et al. 2008). Au cours de leur croissance jusqu'à l'âge adulte, on observe une augmentation progressive de la taille de leur habitat et l'apparition de déplacements migratoires chez certains individus (Carlson et al. 2010). Une fois adultes, les requins bouledogue utilisent un habitat très étendu à la côte et/ou semi-pélagique, composé d'une ou deux zones préférentielles, de plusieurs zones secondaires et de zones de passage. De plus, les déplacements migratoires se généralisent à l'ensemble des individus tout en s'intensifiant (Daly et al. 2014 ; Espinoza et al. 2016). Au vu des résultats de notre étude, il est possible que l'occupation spatiale continue d'évoluer après avoir atteint le stade adulte. Nous proposons l'hypothèse suivante : les jeunes adultes ont un habitat étendu côtier et pélagique composé d'une ou deux zones préférentielles et de plusieurs zones secondaires réparties dans l'ensemble de leur habitat. Au cours des années, la ou les deux zones préférentielles vont changer de localisation et les zones secondaires, de moins en moins nombreuses, se concentrent à proximités des zones les plus utilisées. Cet affinage dans l'occupation spatiale pourrait provenir d'une meilleure connaissance de l'habitat par les individus plus âgés qui optimiseraient leur utilisation.

Variation temporelle au sein de la zone d'étude

L'étude de l'occupation temporelle par individu a montré que les variations saisonnières mises en évidence à l'échelle de la population étaient liées à une variabilité temporelle de la présence des individus, influencée par le sexe et la taille :

- De novembre à janvier, l'indice de fréquentation élevé est essentiellement dû à la forte présence des jeunes adultes des deux sexes.
- Le pic de présence hivernale (de mars à juin) est essentiellement dû à la forte présence des femelles plus âgées, même si des jeunes adultes, femelles comme mâles, sont également présents de façon significative.
- Les deux périodes de plus faibles présences (février et juillet à novembre) s'expliquent par une présence plus faible de la majorité des individus. En février, seuls des jeunes adultes sont fortement présents alors que de juillet à novembre, seuls des adultes plus âgés ont une forte présence.

Ces résultats se rapprochent de ceux trouvés au Mozambique et en Afrique du Sud (Daly et al. 2014 ; Espinoza et al. 2016). Ces études ont mis en avant que les variations saisonnières des requins bouledogue étaient essentiellement dues aux comportements des femelles. Les

résultats de notre étude semblent confirmer cette tendance avec le principal pic annuel (mars à juin) qui traduit l'arrivée des grandes femelles dans la zone d'étude. Cependant, nous avons mis en évidence un modèle plus complexe (voir ci-dessus) qui est influencé par les deux sexes, par la taille des individus et par la variabilité individuelle. Ce nouveau modèle temporel complexe nécessite d'être confirmé par de futures études qui se doivent d'augmenter le nombre d'individus adultes suivis et d'agrandir la période d'étude à plusieurs années.

Variation temporelle de l'occupation spatiale

Dans notre étude, l'étude de l'occupation temporelle des centres d'activités par individu a mis en évidence une utilisation simultanée des centres d'activités qui dépend de leurs distances géographiques et une variation saisonnière de l'occupation spatiale différente selon les individus.

Occupation des centres d'activités au cours d'une même période

Au cours d'une même période, l'utilisation simultanée ou alternée des centres d'activités apparait liée aux distances géographiques qui les séparent :

- Les requins utilisent les centres d'activités les plus proches aux mêmes périodes de l'année et les plus éloignés à différentes périodes.
- Chez les requins, qui ont au moins un CAP et un ou plusieurs CAS, cette stratégie d'occupation spatiale est centrée sur le ou les CAP utilisés au cours de la période : si l'individu est majoritairement présent dans un de ses CAP à une période, seuls ses CAS à proximité de cette zone seront utilisés au cours de cette même période.

On distingue deux situations particulières durant lesquelles un ou plusieurs CAS ont été très utilisés alors que la présence du requin dans le ou les CAP associés était faible :

- les CAS sont utilisés sans les CAP sur une courte période (1 à 2 mois), avant ou juste après des périodes d'absence ou de très faibles présences dans l'ensemble de la zone du requin concerné. Le mois précédent ou le mois suivant, on observe une forte présence dans le ou les CAP de l'individu considéré. Ainsi, nous pouvons émettre l'hypothèse que ces CAS sont, durant ces périodes spécifiques, des zones de départ ou d'arrivée sur la côte ouest de La Réunion.

- Les CAS sont utilisés sur une longue période (4 à 5 mois) indépendamment de l'utilisation ou non du ou des CAP. Ces CAS pourraient représenter des CAP partielles pendant la période considérée.

Ainsi, les résultats de cette étude montrent que si les requins bouledogue peuvent avoir plusieurs centres d'activités répartis sur l'ensemble des côtes réunionnaises, ils n'utilisent qu'une partie restreinte de la zone d'étude à chaque période de l'année. Ces observations se rapprochent de celles décrites chez les requins bouledogue sub-adultes. En Floride, le suivi acoustique de requins bouledogue sub-adultes pendant 3 mois a montré qu'à cette échelle temporelle, les individus restaient dans une zone restreinte (Yeiser et al. 2008). Quelques années plus tard, le suivi satellite de 18 individus sub-adultes pendant 3 à 4 mois au nord du Golfe du Mexique confirme que les individus ont tendance à limiter leurs mouvements à des zones très limitées (Carlson et al. 2010). Il existe peu de données sur le comportement des adultes à cette échelle spatiale et temporelle. La majorité des données disponibles provient de suivis satellites d'une durée de moins d'un mois et sur un nombre limité d'individus. Au Bahamas et aux Fidji, le suivi satellite de 12 requins bouledogue adultes sur une période de quelques jours à 1 mois et demi a mis en évidence une grande fidélité au site et des mouvements très restreints à proximité des zones de marquage (Brunnschweiler et al 2010). Au Queensland, l'étude de l'occupation spatiale des zones récifales de Townsville par des requins bouledogue adultes a montré que si les individus suivis pouvaient utiliser l'ensemble de la zone récifale, ils utilisaient principalement une seule partie de la zone (Espinoza et al. 2016). Cependant, l'étude ne précise pas les variations saisonnières de l'occupation spatiale au sein de cette zone récifale.

Occupation des centres d'activités selon les périodes de l'année

L'étude des variations saisonnières de l'occupation spatiale montre l'influence du sexe, de la taille et de la variabilité individuelle sur l'occupation spatiale selon les périodes de l'année. Si l'on synthétise l'ensemble des informations issues des analyses précédentes, nous pouvons décrire l'occupation spatio-temporelle des requins bouledogue sein de la zone d'étude de la manière suivante :

- De novembre à janvier, les jeunes adultes sont très présents dans le sud de la zone, notamment dans la baie de Saint Louis, à la Pointe du Diable et au large de Saint Pierre. Les adultes plus âgés sont peu présents et limitent leurs déplacements au nord de la zone, en particulier dans la baie de Saint Paul et à Sainte Marie.

- En février, la majorité des requins suivis sont peu ou pas présents dans la zone d'étude. Seul 4 jeunes individus sont présents de manière significative, dont un qui est observé dans une grande partie de la zone d'étude et 3 qui limitent leur occupation aux zones du Sud (de la baie de Saint Louis à Pointe Rivière d'Abord).
- De mars à avril, une grande partie des adultes sont présents. Cette période est marquée par la présence de l'ensemble des jeunes adultes dans la baie de Saint Louis, par l'arrivée des grandes femelles à Saint Gilles et par une plus forte présence dans le centre de la zone d'étude (Saint Leu et Etang Salé) par certains jeunes adultes.
- De mai à juin, le clivage nord/sud s'intensifie encore : le nombre de grandes femelles et leurs présences augmentent une nouvelle fois à Saint Gilles alors que le nombre et la présence des jeunes individus à Saint Louis diminue légèrement. La présence dans les zones secondaires diminue également.
- De juillet à octobre, les grandes femelles quittent la zone d'étude ainsi qu'une grande partie des jeunes individus.

Pour conclure, à La Réunion, l'occupation spatiale et temporelle est influencée par une variabilité individuelle liée au sexe et la différence d'âge entre les individus suivis. Les femelles les plus âgées ont une présence saisonnière marquée et sont fortement représentées durant le pic hivernale alors que les jeunes adultes, des deux sexes, sont présents une grande partie de l'année et semblent majoritairement responsable de la présence estivale.

D'autres facteurs, comme la présence de comportements migratoires et/ou de reproduction, qui sont plus difficiles à mettre en évidence, peuvent influencer cette variabilité. S'il est maintenant bien admis que les requins bouledogue sub-adultes et adultes peuvent effectuer des migrations à échelle régionale ou océanique (Kolher and Turner 2001 ; Carlson et al. 2010 ; Léa et al. 2015 ; Espinoza et al. 2016), les différents auteurs ne semblent pas en accord sur la proportion d'individus au sein d'une population effectuant ces migrations. Kolher and Turner (2001), Brunnschweiler et al. (2010) et Brunnschweiler and Baensch (2011) émettent l'hypothèse que si ces comportements existent chez les requins bouledogue, ils restent rares et ne sont effectués que par une très faible partie de la population. A l'inverse, Carlson et al. (2010), Daly et al. (2014) et Espinoza et al. (2016) estiment que ces mouvements migratoires apparaissent dès le stade sub-adulte et que le nombre d'individus ayant ces comportements au sein d'une population augmente avec l'âge des requins jusqu'à se généraliser chez les adultes. A La Réunion, le suivi satellite de deux requins bouledogue adultes (une femelle et un mâle de grande taille) pendant 6 mois a mis en évidence la présence de longs déplacements en

milieu océanique pendant des périodes prolongées (plusieurs jours à un mois ; Soria 2014). Cependant, aucun mouvement migratoire vers d'autres îles n'a été observé. Il apparait nécessaire de faire de nouveaux suivis satellites sur un nombre plus important de requins pour confirmer cette utilisation du milieu océanique et mettre en évidence d'éventuelles migrations vers d'autres îles. Au vu des données disponibles, il est tout de même possible d'émettre l'hypothèse de la présence de plusieurs individus « migrateurs » au sein de la population de requins bouledogue à La Réunion pour expliquer une partie de la variabilité individuelle de la saisonnalité observée. En Australie, une partie de la variabilité individuelle de l'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue est attribuée à une partie des femelles de grande taille qui effectuent des mouvements migratoires entre le sud-est et le nord-est de l'Australie (Espinoza et al. 2016). La présence de ces déplacements de plusieurs milliers de kilomètres est le plus souvent associée à des comportements de reproduction. Sur la côte est de l'Australie, la présence/absence d'une partie des requins femelles coïnciderait avec la période de parturition de ces individus (Espinoza et al. 2016). Tillet et al (2011) ont également montré que la variation temporelle de l'utilisation du nord-est des côtes australiennes était majoritairement liée à une philopatrie reproductive des requins bouledogue femelles. Au Mozambique, les mouvements migratoires essentiellement observés chez les femelles sont également associés à des comportements de reproduction (Daly et al. 2014). Aux îles Fidji, l'absence saisonnière des requins d'août à novembre est attribuée à un départ vers une zone d'accouplement et/ou de mise bas (Brunnschweiler and Baensch 2011). Aux Seychelles, un requin bouledogue femelle gestante a été suivi lors d'une la migration jusqu'à Madagascar, d'où elle est revenue non gestante (Lea et al. 2016). Les auteurs en concluent qu'au moins pour cet individu, les mouvements migratoires entre les Seychelles et Madagascar sont liés à la mise bas. A La Réunion, le rôle du comportement reproducteur dans l'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue n'est pas connu à l'heure actuelle. Cependant, la présence d'une zone commune aux individus adultes des deux sexes et la forte présence saisonnière des grandes femelles suggèrent la présence de comportement de reproduction telle que l'accouplement et la parturition. L'étude des activités au sein des centres d'activités devrait permettre d'établir des premières hypothèses. Il sera également nécessaire de réaliser de nouvelles études focalisées sur la reproduction et son impact sur la dynamique spatiale et temporelle des requins bouledogue sur les côtes réunionnaises, pour valider ses hypothèses ou en formuler de nouvelles.

Activité au sein des centres d'activités

L'étude individuelle des variables de présence au cours du cycle nycthéméral dans chaque centre d'activité a permis de mettre en évidence une présence plus importante le jour que la nuit et de faire des hypothèses sur l'activité des requins au sein de ces zones spécifiques. La synthèse de cette analyse nous permet d'attribuer un type d'activité à chaque centre d'activité mis en évidence dans les études précédentes :

- Les Centres d'Activité Principaux :
    - La zone de **Saint Marie** est utilisée, par les individus des deux sexes, jeunes et plus âgés, comme une zone de repos diurne (après-midi) et nocturne, et comme une zone de chasse à l'aube, au crépuscule et en début de nuit.
    - La **baie de Saint Paul** est utilisée, par les femelles de tout âge, essentiellement comme une zone de repos diurne (matin et après-midi) alors qu'elle est utilisée, par le mâle plus âgé, comme une zone de repos nocturne et une zone de chasse nocturne et au crépuscule.
    - La zone de **Saint Gilles** peut se diviser en deux : le large (BRBRIS) et la côte de Saint Gilles (RONOIR). Le **large de Saint Gilles** représente une zone de repos l'après-midi et une zone de chasse nocturne, à l'aube et au crépuscule pour l'ensemble des femelles. La **côte de Saint Gilles** est une zone de repos nocturne et une zone de chasse à l'aube et au crépuscule pour une partie des femelles plus âgées.
    - La **baie de Saint Louis** représente, pour tous les jeunes adultes, une zone de repos sur l'ensemble du cycle nycthéméral et une zone de chasse nocturne, à l'aube et au crépuscule.
    - Le large de **Saint Pierre** représente, pour les jeunes femelles et les mâles, une zone de repos diurne, essentiellement utilisée le matin.

- Les Centres d'Activité Secondaires :
    - Le **large de Boucan Canot** représente une zone de passage sur l'ensemble du cycle nycthéméral, essentiellement pour un mâle âgé.
    - La **Saline** est une zone de repos secondaire nocturne pour une jeune femelle.
    - **Trois Bassins** est une zone de repos nocturne pour une jeune femelle.

- La zone de **Saint Leu** (nord et sud) représente, majoritairement pour un jeune mâle, une zone de repos diurne, une zone de chasse au crépuscule et en début de nuit et une zone de passage en deuxième partie de nuit et à l'aube.
- La **Ravine des Sables** est utilisée comme une zone de repos diurne par une jeune femelle.
- L**'Etang Salé** représente, pour une jeune femelle et un jeune mâle, une zone de passage diurne, une zone de chasse à l'aube et au crépuscule et une zone de repos et de chasse nocturne.
- La **Pointe du Diable** est essentiellement utilisée par des jeunes adultes comme zone de repos diurne et zone de chasse nocturne à l'aube et au crépuscule.
- La **Pointe Rivière d'Abord** représente une zone de repos secondaire diurne pour une jeune femelle.

L'analyse montre une constante dans le type et la répartition des d'activités au sein des CAP. Ce phénomène s'observe également au niveau temporel : bien que l'on observe quelques changements d'activités chez certains individus, notamment durant le pic de présence hivernal, les CAP sont utilisés de la même manière d'une période de l'année à une autre. De même, les CAS sont toujours utilisés de la même manière quelque soit la période de l'année où l'individu observé.

En résumé, la majorité des grands individus limitent leur activité au nord de la zone qu'ils utilisent comme une zone de repos sur l'ensemble du nycthémère et comme zone de chasse à l'aube, au crépuscule, et la nuit. Les jeunes adultes ont une occupation spatiale différente avec un centre d'activité principal situé au sud, dans la baie de Saint Louis, qu'ils utilisent sur l'ensemble du nycthémère comme zone de repos, et comme zone de chasse à l'aube, au crépuscule et la nuit. Les jeunes adultes utilisent également des centres d'activités secondaires qui peuvent être divisés en deux groupes :

- Ceux, situés au sud, à proximité du CAP, utilisés essentiellement comme zone de repos diurne (matin ou après-midi) et zone de chasse au crépuscule.
- et ceux, situés au centre et nord de la zone d'étude, plus éloignés du CAP, utilisés principalement la nuit comme zone de repos et/ou de chasse.

Ainsi, les requins bouledogue adultes utilisent une ou des zones retreintes durant les heures du jour alors que la nuit, ils sont moins présents et utilisent une zone plus étendue comprenant plusieurs centres d'activités éloignés géographiquement.
Ce comportement a déjà été observé chez les requins bouledogue (Brunnschweiler and Barnett 2013 ; Daly et al 2014) ainsi que chez d'autres espèces de requins (Hearn et al 2010 ; Speed et al 2011). Cette différence d'utilisation en fonction du cycle nycthéméral peut être due à un comportement de chasse (Driggers et al 2012), d'évitement de la prédation ou de la compétition (Curtis 2008) ou encore de régulation thermique (Di Girolamo et al 2012). Dans notre cas, l'hypothèse d'un changement lié à la régulation thermique est peu probable étant donné que les zones utilisées la nuit ont les mêmes caractéristiques océanographiques que celles utilisées de jour (proches de la côte sur 20 à 25 m de fond). L'hypothèse de l'évitement de la prédation ne semble pas évidente non plus car les requins adultes n'ont pas de prédateurs naturels connus à La Réunion. L'hypothèse d'un comportement de chasse apparait alors comme la plus plausible ce qui validerait nos précédentes hypothèses d'activité. Les requins augmenteraient la zone prospectée en chasse pour augmenter leur chance de trouver des proies. L'hypothèse d'une diminution de la compétition pourrait également aller dans ce sens car l'étude a montré que la zone principale des jeunes adultes (la baie de Saint Louis) était utilisée par plusieurs requins en même temps. L'augmentation de la zone de chasse par certains individus permettrait de diminuer le nombre de requins en chasse dans une même zone et ainsi de réduire la compétition entre individus et augmenter le taux de succès des évènements de prédation. Cette dernière hypothèse peut également expliquer la ségrégation spatiale entre les grands adultes et les plus petits. Bien que les interactions entre individus adultes soient très peu connues chez le requin bouledogue, il a été mis en évidence des comportements territoriaux chez d'autres espèces de grands requins comme le requin blanc (Dudley et al 2000). Il est donc possible que les jeunes adultes évitent d'utiliser les mêmes zones que les plus grands pour éviter d'entrer en compétition avec ces derniers.

L'étude des activités au cours des périodes nycthémérales nous permet d'émettre des hypothèses pour expliquer le pic de présence hivernal. Ce pic de présence est essentiellement dû à l'arrivée de femelles de grandes tailles au large de Saint Gilles et à Saint Leu, à l'intensification de l'utilisation du large de Saint Gilles par d'autres femelles de grandes tailles et à une forte présence des jeunes adultes, femelles et mâles, en baie de Saint Louis. Contrairement à l'été, les autres centres d'activités sont peu ou pas utilisés, ce qui traduit une diminution des mouvements des requins dans la zone d'étude. Au sein des centres d'activités

utilisés, on observe une forte présence sur l'ensemble du cycle nycthéméral, ce qui indique que ce pic de présence hivernal n'est probablement pas lié à un changement de comportement alimentaire. L'hypothèse d'un changement saisonnier des caractéristiques biotiques et abiotiques est également peu probable étant donné que le pic de présence n'est observé que pendant quelques mois et à une date et une durée variables entre individus. L'arrivée significative de femelles de grande taille et l'intensification de l'utilisation de zones particulières pourrait donc être en lien avec la reproduction. En effet, il est généralement admis que le départ et/ou l'arrivée saisonnier de grands individus mature dans une zone est souvent lié à un comportement d'accouplement ou de mise bas (Brunnschweiler and Baensch 2011 ; Tillet et al 2011). A La Réunion, l'observation de femelles gestantes avec des embryons proches de la taille à la naissance entre juin et août (Blaison et al. 2014 ; Pirog et al. 2015) permet de penser que la période de mise bas se déroule en hiver, notamment de juin à août. Ainsi, le large de Saint Gilles, Saint Leu et la baie de Saint Paul seraient des zones de mise bas en milieu d'hiver. Pour valider cette hypothèse, il aurait fallu connaître le stade reproductif des femelles suivies à cette période. Néanmoins, certaines observations de requins juvéniles contribuent à valider cette hypothèse. En effet, en janvier 2012, plusieurs requins bouledogue juvéniles (de 70 à 80 cm Lt) ont été observés dans la Ravine Grand Etang au nord de Saint Leu (http://www.zinfos974.com/St-Leu-Un-jeune-requin-bouledogue-dans-la-Ravine). De même, en novembre 2015, une autre observation de requins juvéniles a été rapportée dans le port de Saint Gilles (Ipreunion.com/requins/reportage/2015/11/02/saint-gilles-un-bebe-requin-bouledogue-dans-le-port). Dans la Baie de Saint Paul, les pêcheurs à la senne rapportent qu'entre octobre et décembre, ils capturent beaucoup de requins bouledogue juvéniles (Guyomard, communication personnelle). Plus récemment, en février et mars 2017, des juvéniles de bouledogue de 100 cm (Lt) ont été vus dans la passe de l'Ermitage, à Saint Gilles. Si l'on se base sur le taux de croissance des requins bouledogue juvéniles décrit par Branstetter et Stiles (1987), les individus observés auraient 5 à 6 mois ce qui donne une date de naissance entre mai et août. Ces informations et cette estimation de date de mise bas correspondent au pic de présence des femelles et aux zones utilisées d'avril à juillet.

Interactions entre individus au sein des centres d'activités

L'étude des interactions entre individus a permis de différentier deux types d'agrégation, basés sur la localisation des interactions et le sexe et la taille des individus impliqués :

- des interactions entres femelles de grandes tailles au large de Saint Gilles, entre mars et juin avec un pic en avril.
- des interactions entre jeunes adultes des deux sexes dans la baie de Saint Louis, entre décembre et mai avec deux pics, un en janvier et un en mars-avril. Si le pic de janvier est dû autant à des associations d'individus de même sexe que de sexe opposé, le pic de mars-avril est essentiellement dû à une augmentation des associations entre femelles et mâles.

Les agrégations de requins, avec ou sans ségrégation des sexes, sont régulièrement observées chez les requins (McKibben and Nelson 1986 ; Economakis et al. 1998 ; Sims et al. 2000 ; William et al. 2010 ; Speed et al. 2011 ; Jorgensen et al. 2012). Bien que le véritable rôle de ces agrégations reste peu connu, plusieurs hypothèses sont émises pour expliquer ces comportements, certaines basées sur la reproduction (Stevens and McLoughlin 1991 ; Carrier et al. 1994 ; Economakis et al. 1998 ; Sims et al. 2000), d'autres sur la conservation de l'énergie (Klimley 1985), sur les comportements de chasse (Leblond and Rowat 2016) ou encore sur les comportements sociaux (Ebert 1991 ; Mourier et al. 2012). Les hypothèses autour de la reproduction concernent autant les comportements d'accouplements que de mise-bas ou de fin de gestation. L'agrégation avec ségrégation sexuelle peut provenir d'un comportement d'évitement des mâles par les femelles lors des périodes d'accouplement (Carrier et al. 1994). Il peut également provenir d'une agrégation de femelles gestante en fin de gestation ou prête à mettre bas dans une zone propice au développement de leurs embryons ou à proximité de la zone de mise bas (Precht 2013). Les agrégations de requins, mélangeant des individus matures des deux sexes, peut signifier l'existence de comportements d'accouplement. Il existe peu de moyens pour valider ces hypothèses autrement que par des observations visuelles, de parades sexuelles, de l'accouplement en lui-même ou de blessures sur les individus suite à l'accouplement. En l'absence de ces observations, il est possible de faire l'hypothèse d'un comportement d'accouplement si les interactions entre individus augmentent fortement durant une période de l'année (Sims et al. 2000).

Au cours de notre étude, seul un individu mâle, pêché en juin à Trois Bassins, a été observé avec des marques de reproduction récentes sur les ptérygopodes et aucun individu femelle n'a été observé avec des marques de reproduction entre mars et juin. Sans des données suffisantes pour déterminer la période de reproduction, il n'est pas possible d'infirmer ou de confirmer l'hypothèse que la zone de Saint Gilles soit une zone refuge pour les femelles pendant la période de reproduction. La seconde hypothèse serait que la zone de Saint Gilles soit une zone

de concentration de femelle gestante soit sur le point de mettre bas ou proche du terme (fin de gestation). Comme décrit dans la partie précédente de la discussion, l'hypothèse d'une agrégation de femelles gestantes entre avril et juin est appuyée par la capture de femelles avec des embryons proches du terme entre juin et août et l'observation, quelques mois plus tard, d'individus juvéniles dans les eaux très peu profondes des côtes réunionnaises. L'hypothèse d'une agrégation pré-mise bas est souvent associée à des périodes où l'eau est la plus chaude. En effet, la température du corps de la mère influence la rapidité de développement de l'embryon chez les espèces ectothermes comme les requins (Precht 2013). Les femelles utiliseraient des zones où l'eau est plus chaude pour augmenter la vitesse de développement des embryons. Dans notre cas, l'agrégation des femelles à Saint Gilles d'avril à juin correspond à une période où la température de l'océan baisse de manière générale (Conand et al. 2005). Il est donc possible que les femelles gestantes se rapprochent des eaux moins profondes et donc plus chaudes des côtes réunionnaises à cette période pour optimiser le développement de leurs embryons. Ainsi, nous pouvons émettre l'hypothèse que les femelles gestantes proche du terme s'agrègent à Saint Gilles à partir de mars pour mettre bas au cours des mois suivants et éviter les comportements agressifs des mâles potentiellement en période d'accouplement. Saint Gilles ne serait donc pas forcément une zone de mise bas mais une zone de repos et de refuge des femelles qui vont mettre bas dans les eaux peu profondes des côtes réunionnaises.

A Saint Louis, l'augmentation du nombre d'interactions entre individus de sexe différent en janvier et en mars-avril pourrait être interprétée comme des comportements d'accouplement à ces deux périodes. S'il est difficile de valider ces hypothèses, d'autres observations peuvent aider à les discriminer. En janvier, si l'on observe une augmentation du nombre d'individus différents observés ensemble, on enregistre autant d'interactions entre individus du même sexe qu'entre individus de sexes différents. Il apparait donc qu'en janvier, l'augmentation des interactions d'individus concerne l'ensemble des requins présents, indépendamment de leur sexe. En mars-avril, les interactions les plus fréquentes sont entre une femelle et deux mâles voir deux femelles et deux mâles. On peut donc émettre l'hypothèse qu'en mars-avril, les requins bouledogue adultes sont en période d'accouplement en baie de Saint Louis et que les interactions observées en janvier résultent d'autres mécanismes. Parmi les autres comportements possibles, il y a les comportements de repos (ou de sauvegarde d'énergie) et de chasse collective. Les zones de repos sont des zones où les requins ont une activité réduite avec des mouvements généralement plus lents que lors des phases de déplacements et de chasse (Klimley and Nelson 1984 ; Whitney et al. 2010). Cette baisse d'activité leurs permet

de réduire leur consommation d'énergie (Barnett et al. 2016 ; Whitney et al. 2016). Ainsi, le nombre d'individus observés en même temps pourrait être la conséquence d'une utilisation simultanée de la baie de Saint Louis comme zone de repos.

Le comportement de chasse collective, bien que décrit chez plusieurs espèces de requins, comme le requin à sept branchies (*Notorynchus cepedianus* ; Ebert 1991) ou le requin pointes noires (*Carcharhinus melanopterus* ; Eibl-Eibesfeldt and Hass 1959), n'a jamais été décrit chez le requin bouledogue. Bien que ce comportement ne soit pas impossible chez cette espèce, le caractère diurne des interactions observées ne penche pas vers cette hypothèse. Ainsi, les nombreuses interactions observées en baie de Saint Louis en janvier seraient le reflet d'un nombre important d'individus qui utilisent cette zone comme une zone de repos.

Pour conclure, l'étude individuelle de l'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue adultes, réalisée dans ce chapitre, a permis d'observer la grande variabilité individuelle qu'il existe au sein de la population suivie à La Réunion. Au cours des analyses, nous avons mis en évidence que si la ségrégation sexuelle existe bien, elle ne suffit pas à expliquer l'ensemble des variations spatiales et temporelles de l'utilisation des côtes réunionnaises. On observe une ségrégation spatiale et temporelle en fonction de la taille des individus adultes, et donc de leur l'âge. Cette ségrégation peut s'expliquer soit par un comportement de compétition pour l'accès aux proies, soit par des comportements de reproduction, notamment l'accouplement et la parturition. Ces hypothèses doivent cependant être validées par de nouvelles études qui se focaliseront sur les comportements de chasse, les comportements de reproduction et les comportements sociaux.

Discussion générale et conclusion

Cette thèse a été initiée suite à une série d'attaques de requins bouledogue sur la côte ouest de La Réunion en 2011. Afin de mieux comprendre ce conflit Homme-Requins et d'adopter des mesures de gestion du « risque requins » adaptées, l'Etat, l'Europe et la Région Réunion ont financé la mise en place d'un programme de recherche sur l'écologie comportementale du requin bouledogue. Si cette espèce est impliquée dans plusieurs attaques sur des nageurs ou des surfeurs, elle est encore peu étudiée et beaucoup d'aspects de son écologie sont mal connus. C'est dans ce contexte et au sein du programme CHARC que cette thèse a été réalisée entre 2012 et 2017.

Constituant la première étude scientifique de ce type sur cette espèce à La Réunion, la problématique de recherche s'est concentrée sur les 4 questions fondamentales de l'écologie comportementale : déterminer qui, savoir où et quand, et comprendre pourquoi. La recherche en écologie comportementale s'intéressant au comportement de l'animal, la première étape primordiale est de déterminer les caractéristiques biologiques de la population étudiée. Pour étudier les animaux dans leur environnement, il est nécessaire de connaitre l'occupation spatiale et temporelle de leurs habitats, que ce soit à l'échelle de la population ou à l'échelle individuelle. Enfin, pour comprendre la relation entre l'animal et son environnement, il faut pouvoir déterminer la manière dont il utilise cet habitat.

Pour étudier cette problématique, il y avait donc trois objectifs principaux :

- Définir « Qui », soit les caractéristiques et les particularités de la population de requins bouledogue, observée à La Réunion.
- Déterminer « Où » et « Quand », soit l'occupation spatiale et temporelle de la côte ouest de La Réunion par les requins bouledogue.
- Savoir « Pourquoi », soit le rôle de l'habitat côtier dans le cycle de vie de l'espèce.

Pour atteindre ces objectifs, les analyses se basent sur une campagne de marquage et le suivi acoustique passif des requins bouledogue marqués. Après avoir discuté des points forts et faibles de la méthodologie utilisée, nous analyserons les résultats de ce travail en fonction des objectifs annoncés avant de proposer des études complémentaires qui pourraient améliorer nos connaissances sur cette problématique. Dans un dernier temps, en postface, nous discuterons de l'implication de ces nouvelles connaissances dans la gestion du « risque requins ».

1. Matériels et méthodes

Afin de pourvoir suivre le comportement et les déplacements des requins bouledogue sur la côte ouest de La Réunion, nous avons utilisé la télémétrie acoustique passive. Cette technique nécessite de capturer et d'équiper des requins avec une marque acoustique et, de déployer un réseau de stations d'écoute dans la zone étudiée. La campagne de marquage effectuée dans le cadre du programme CHARC est la première à cibler le requin bouledogue à La Réunion. De même, le suivi acoustique réalisé dans cette étude est le seul sur cette espèce et le réseau d'écoute acoustique déployé représente le plus important mis en place à La Réunion, en termes de taille de la zone d'étude et de nombre de stations d'écoute. A ce titre, la majorité des outils et des méthodes utilisés pour la campagne de marquage et le suivi acoustique ont constitué des éléments nouveaux à adapter, à mettre en place et à maitriser. C'est pourquoi, il semble important de faire un bilan sur les points forts et faibles de notre méthodologie d'étude pour que cette expérience puisse contribuer à aider la mise en place d'autres études souhaitant utiliser ces méthodes, à La Réunion ou à travers le monde.

Campagne de marquage acoustique

La campagne de marquage s'est déroulée de novembre 2011 à janvier 2014, au cours de laquelle 99 sorties en mer ont été réalisées. L'effort de pêche a été réalisé sur l'ensemble de la côte ouest, en utilisant trois techniques de pêche différentes (la palangre horizontale dérivante de surface, la palangre horizontale de fond et la palangre verticale). Les résultats de cette campagne de marquage montrent que seules deux des trois techniques de pêches utilisées sont efficaces pour capturer les requins bouledogue : la palangre horizontale de fond et la palangre verticale. Ces deux techniques de pêche ont chacune des avantages et des inconvénients :

- La palangre horizontale de fond :
    - Avantages : elle est particulièrement efficace lorsque l'on veut couvrir une large zone de pêche et capturer un nombre important d'individus sur un temps limité.
    - Inconvénients : son besoin et son coût en matériel de pêche élevé, la nécessité d'avoir un bateau équipé d'un vire ligne hydraulique si l'on veut déployer un nombre important d'hameçons.

- La palangre verticale :
    - Avantages : elle permet de prospecter des zones très près des côtes, inaccessibles aux autres techniques. Cette technique utilise peu de matériel et est donc peu coûteuse.
    - Inconvénients : cette technique ne couvre qu'une petite zone de pêche et ne permet de capturer qu'un requin à la fois. La survie de l'animal n'est pas garantie si le temps est trop important entre la capture et l'intervention de l'équipe de marquage.

L'utilisation préférentielle d'une des deux techniques dépend donc de l'objectif que l'on se fixe. Si l'on veut privilégier le nombre de captures et l'étendue de la zone prospectée, la palangre horizontale de fond apparaît plus efficace. C'est le cas de notre étude qui avait pour objectif de capturer et marquer 40 requins bouledogue sur la côte ouest en un minimum de temps. Si l'on veut capturer des requins dans une zone très localisée et très côtière, sans objectif précis en termes de nombre de captures et de délai, la palangre verticale sera plus adaptée. Afin de réduire le temps entre la capture et l'intervention sur le requin, les palangres verticales peuvent être équipées de système d'alerte, appelé « Catch-A-Life^{TM} », qui indique, en temps réel, à l'équipe, lorsqu'un requin se prend sur l'hameçon (Perry et al. 2014).

Télémétrie acoustique passive

Bien que la télémétrie acoustique passive soit maintenant très utilisée dans les études sur l'écologie comportementale des requins (Lowe et al. 2006 ; Curtis 2008 ; Johnson et al. 2009 ; Carlson et al. 2010 ; Heupel et al. 2010 ; Meyer et al. 2010 ; Matich and Heithaus 2014 ; Vianna et al. 2014), les protocoles de marquage et de déploiements des stations varient beaucoup selon les études. A ce jour, il n'existe que peu d'informations détaillées sur ces protocoles pour qu'ils soient applicables dans le cadre d'autres études (Kolher and Turner 2001 ; Grothues 2009).

Dans notre étude, il y a eu du marquage acoustique interne et externe. Comme les techniques de pêche, ces deux techniques de marquage ont leurs avantages et leurs inconvénients :

- Marquage « interne » :
    - Avantages : permet un accès facile à l'animal afin de récolter des données sur sa biologie et sa morphologie, de prendre des échantillons de peau, de sang et de muscle et de faire de la photo-identification. La marque en interne ne peut

pas se décrocher du requin. Peut être réalisé dans des conditions environnementales très variables (nuit/jour, houle, eaux turbides...).

    - Inconvénients : immobilisation du requin et temps d'intervention pouvant être long selon le comportement du requin, les conditions environnementales (houle) et l'expérience de l'équipe. Nécessite une opération chirurgicale qui, si elle n'est pas bien effectuée, peut affecter la survie du requin.

- Marquage « externe » :
    - Avantages : pas d'immobilisation du requin et temps d'intervention très court. Facilité de marquage ne nécessitant pas d'opération chirurgicale.
    - Inconvénients : nécessite des bonnes conditions environnementales (peu ou pas de houle, eau non turbide, de jour). Accessibilité limitée au requin ne permettant pas de prendre autant d'informations que lors du marquage en interne. Possibilité que la marque se détache du requin avant la fin d'observation.

Outre ces différences, plusieurs études ont montré que le comportement des requins suivis n'est pas influencé par le type de marquage réalisé (Gruber et al. 1988 ; Holland et al. 1999). Le choix de la technique dépend donc des personnes effectuant le marquage, de l'accessibilité des requins étudiés ou du temps d'observation souhaité.

Indépendamment du type de marquage, l'efficacité de ces protocoles peut être analysée en fonction du résultat du suivi acoustique. Sur les 35 individus suivis, 28 (80%) ont été détectés au moins une fois au cours de la période d'étude. Les 7 autres individus n'ont jamais été détectés après le marquage. Cette absence de détection peut être due à :

- la mort de l'individu peu de temps après le marquage.
- un départ de la zone d'étude après le marquage sans retour au cours de la période d'étude.
- un disfonctionnement de la marque acoustique.

Cette dernière hypothèse parait peu probable car toutes les marques acoustiques ont été testées en laboratoire avant leur déploiement sur les requins. Les hypothèses de la mort des individus ou de leurs départs de la zone est difficile à vérifier en l'absence d'observations visuelles. Au cours de cette étude, il a été montré que certains requins bouledogue utilisaient la côte est, qui est peu couverte par le réseau acoustique. Il est donc possible qu'une partie des individus

jamais détectés utilisent majoritairement une zone non couverte par le réseau acoustique. En Australie, lors d'une étude sur les déplacements migratoires des requins bouledogue le long de la côte est, une femelle marquée acoustiquement n'a jamais été détectée sur le site de marquage mais a été détectée 10 mois plus tard à 100 km de ce site (Espinoza et al. 2016). Près d'Hawaii, au cours d'une étude sur les déplacements et la fidélité au site des requins tigre, deux individus marqués n'ont été détectés que 11 et 26 mois après leurs dates de marquage (Lowe et al. 2006). Si ces deux exemples montrent que notre hypothèse est plausible, elle reste difficile à vérifier.

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous pouvons donc considérer que le taux de survie post-marquage est compris entre 80 et 100%, ce qui se rapproche de ceux trouvés dans les autres études (Carlson et al. 2010 ; Hammerschlag et al. 2012 ; Daly et al. 2014 ; Espinoza et al. 2016). Au vue de ces observations, nous pouvons estimer que les protocoles de marquage définis dans cette étude sont opérationnels et efficaces pour marquer les requins bouledogue.

L'utilisation de stations d'écoute a eu plusieurs avantages et inconvénients :

- Avantages :
    - Suivi en simultané de l'ensemble des requins marqués.
    - Zone d'étude à l'échelle des eaux côtières réunionnaises.
    - Suivi sur une période continue de plusieurs mois voire de plusieurs années.
- Inconvénients :
    - une logistique relativement lourde et coûts de mise en place et de maintenance élevés.
    - une limitation bathymétrique due à la nécessité de récupérer la station pour télécharger les données.
    - la perte possible de la station et donc de l'ensemble des données stockées depuis le dernier téléchargement.
    - les variations de rayon de détection dans l'espace et dans le temps.

Pour limiter la perte des stations d'écoute qui peut être fréquente dans les milieux exposés aux houles, voire aux cyclones, une récupération de l'ensemble des données a été effectuée tous les 3 mois. Cette fréquence relativement élevée permet de limiter le nombre de données perdues en cas de perte d'une station. A chaque récupération, les stations et les systèmes de fixations sont vérifiés et nettoyés. Cette maintenance régulière assure une bonne qualité des

fixations des stations et limite la colonisation de l'appareil par des organismes vivants (« *biofouling* »), qui perturbent la réception des signaux acoustiques (Heupel et al. 2008).

Pour conclure, l'utilisation de la télémétrie acoustique passive nous a permis de suivre, simultanément, pendant 18 mois, 35 requins bouledogue sur la côte ouest (+Sainte Marie et Sainte Rose). Cette méthode a donc prouvé toute sa valeur pour acquérir un grand nombre de données sur un nombre important de requins au sein d'une zone relativement grande (côte ouest) et sur une longue période. Les avantages procurés par cette technique contrebalancent les inconvénients qui découlent de son utilisation. De plus, s'il existe plusieurs moyens sur le terrain pour minimiser ces inconvénients (augmentation de la fréquence des récupérations de données et du nettoyage des stations, tests de rayon de détections…), il existe également des méthodes d'analyses qui prennent en compte les différents biais générés par cette technique de suivi.

Définition des temps de présence et des indices

Dans la majorité des études sur les requins qui utilise la télémétrie acoustique passive, le nombre de détections est soit analysé sans transformation lors d'études à fine échelle spatiale et/ou temporelle (Heupel et al. 2010 ; Werry and Clua 2013 ; Daly et al. 2014), soit synthétiser en nombre de jours de présence lors d'études à grande échelle spatiale et/ou temporelle (Brunnschweiler and Barnett 2013 ; Daly et al. 2014 ; Espinoza et al. 2016). Cependant, ces méthodes d'analyses ne prennent pas en compte les variations du rayon de détection des stations d'écoute, qui peuvent biaiser l'estimation de la présence/absence des individus suivis. Afin de prendre en compte ces biais, nous avons choisi d'appliquer une méthode de prétraitement des données acoustiques utilisée généralement dans les études d'écologie comportementale des poissons pélagiques autour des Dispositif de Concentration de Poissons (DCP) : la définition des temps de présence ou visites (= « *Continuous Residence Time* » ; Ohta and Kakuma 2005 ; Capello et al. 2015). Si cette méthodologie est devenue courante dans l'étude du comportement des poissons pélagiques associés aux DCP, elle est relativement nouvelle dans l'étude du comportement des requins au sein d'un réseau de stations d'écoute. Une seule autre étude, sur les mouvements à fine échelle des requins soyeux (*Carcharhinus falciformis*) associés aux DCP, a utilisé cette méthode d'analyse pour prendre en compte les biais liés aux variations du rayon de détections des stations d'écoute (Filmalter et al. 2015).

Pour conclure, les travaux effectués dans le cadre de cette thèse, et plus largement dans le cadre du programme CHARC, ont permis de définir les méthodes de captures, les protocoles de marquages acoustiques et les protocoles de déploiement des stations d'écoutes nécessaires à la mise en place d'études sur les requins bouledogue utilisant la télémétrie acoustique. Ils mettent également en avant les avantages et les inconvénients de cette technique de suivi tant sur sa mise en place que sur les données récoltés.

2. Qui ? les caractéristiques et les particularités de la population de requins bouledogue, observée à La Réunion.

Au total, 37 requins bouledogue ont été mesurés, sexés et classés en fonction de leur stade de maturité. L'étude de la structure de taille et du sex-ratio a permis de proposer une première caractériserisation de la population observée à La Réunion : celle-ci comprend de grands individus adultes des deux sexes (taille moyenne : femelle : de 290 ±36 cm Lt ; mâles : 273 ±22 cm Lt), dominé dans notre échantillonnage par les femelles (un mâle pour deux femelles). On a observé également la présence d'individus subadultes mais en nombre beaucoup moins important (2 femelles avec une taille inférieure à 210 cm Lt), appuyer par des informations parcellaires issues de réseaux de pêcheurs informels indiquant la présence à la côte d'individus encore plus jeunes (100 cm à 150 cm Lt). De part ces caractéristiques, cette population de requins bouledogue se distingue de la majorité des autres populations observées à travers le monde, notamment par la taille des individus qui est particulièrement grande.
Si notre étude répond à la question posée sur les caractéristiques et les particularités de la population de requins bouledogue à La Réunion, elle nécessite d'être réalisées sur un plus grand nombre d'individus afin de confirmer la représentativité des individus étudiés par rapport à l'ensemble de la population de requin bouledogue présente à La Réunion. La compilation des données de captures des différents programmes de marquage et de pêche entre 2011 et 2014 montrent que lorsque l'on augmente le nombre d'individus considérés (n=54), on retrouve une structure de taille identique (Blaison et al. 2015). Par contre, le sex-ratio s'équilibre avec 1 femelle pour 0,7 mâle. Cette différence entre les résultats de la thèse et ceux de Blaison et al. (2015) peut s'expliquer par l'hétérogénéité de l'effort de pêche selon les zones et par une variabilité de l'occupation spatiale et temporelle des individus. En effet, dans notre étude, l'effort de pêche a été beaucoup plus important à Saint Gilles alors que dans l'étude de Blaison et al. (2015), celui-ci est réparti entre la baie de Saint Paul et Saint Gilles.

Hors, il a été montré que la zone de Saint Gilles est principalement utilisée par les femelles adultes alors que la baie de Saint Paul est utilisée par les deux sexes (cf. Chap. 4 et 5).
On en conclut que, si la structure de taille observée dans notre étude semble être représentative des classes de taille adulte de la population de requins bouledogue sur les côtes réunionnaises, il apparait important que dans les futures études, l'effort de pêche soit plus homogène dans l'espace et dans le temps pour récolter des observations qui se répartissent conformément au sex-ratio de la population.

Les résultats de cette campagne de marquage posent également d'autres questions qu'il sera important d'aborder dans de futures études :

Pourquoi les individus adultes dominent les captures et où sont les juvéniles et les subadultes ?

Si notre étude ne permet pas de répondre ces questions, elle peut apporter certains éléments de réponse. Dans le cadre de cette thèse, une des deux femelles subadultes a été suivie pendant 18 mois. Les résultats montrent que la femelle a une occupation spatiale très restreintes associée majoritairement à la zone côtière de la baie de Saint Louis. Deux captures de sub-adultes en 2015 par le comité régional des pêches dans la baie de Saint-Louis et leur suivi acoustique confirment ces observations (Guyomard D, pers. com.). Si d'autres suivis de subadultes sont nécessaires pour confirmer et obtenir une image représentative de ces comportements à l'ensemble des individus à ce stade de maturité, il est possible que le faible nombre de subadultes capturés provienne d'un biais lié aux zones prospectés durant la campagne de capture. En effet, l'effort de pêche a été beaucoup plus important au nord de la zone d'étude à une distance des côtes relativement importante (>500 m). Dans ces conditions, un individu qui a une occupation spatiale restreinte aux zones côtières du sud aura statistiquement moins de chance de se faire capturer qu'un individu qui a une utilisation spatiale plus étendue au sein de la zone d'étude et qui utilise des zones côtières et pélagiques. Cette hypothèse est également valable pour expliquer l'absence de juvéniles dans les captures. Dans la littérature, l'habitat des juvéniles est défini par des zones restreintes, très côtières et peu profondes, comme l'embouchure des rivières ou les lagons. A La Réunion, plusieurs observations d'individus juvéniles dans l'embouchure de ravines ou de rivières laissent penser que les juvéniles tendent, effectivement, à être dans des eaux très peu profondes et donc très difficilement accessibles pour les engins de pêche telle que la palangre horizontale de fond ou verticale. De plus, dans notre étude, l'effort de pêche s'est concentré sur la côte ouest de l'île.

Les autres parties de la bande côtière (nord, est et sud) n'ont pas été prospectées. Il est donc possible que les individus subadultes ou juvéniles soient présents à La Réunion dans les parties de la bande côtière non prospectées.

Pour valider l'ensemble de ces hypothèses, il serait intéressant d'envisager une nouvelle campagne de captures prenant en compte l'occupation spatiale des différents stades de maturité. Pour cibler les subadultes, les efforts de pêche devront se focaliser dans un premier temps dans les zones où au moins un individu subadulte a déjà été capturé : en baie de Saint Louis (individu étudié dans le cadre de cette thèse), en baie de Saint Paul (individu prélevé dans le cadre de CAPREQUIN 1 ; données non publiées). Dans un deuxième temps, un effort de pêche devra être réalisé dans les zones côtières du nord, de l'est et du sud de La Réunion. Pour cibler les juvéniles, les méthodes de capture devront inclure des engins de pêche capables de capturer des requins de petites tailles (entre 80 et 100 cm Lt) dans très peu d'eau, comme les sennes de plage. Ces nouvelles techniques de pêche devront être réalisées en priorité là où plusieurs juvéniles ont été observés, notamment en baie de Saint Paul près de l'embouchure de la Rivière des Galets.

Si au terme de cette campagne, les individus adultes constituent toujours la plus grande partie des captures, il faudra tester l'hypothèse d'une localisation des juvéniles et/ou des subadultes dans une autre île de l'océan Indien, par exemples à Maurice, à Rodrigue ou encore à Madagascar. Le récent suivi d'une femelle requin bouledogue gestante, qui s'est déplacée des Seychelles à Madagascar et qui est revenue dans les eaux seychelloises non gestante (Léa et al. 2015), montre qu'il est possible que les femelles ou du moins une partie des femelles requins bouledogue observées à La Réunion ne mettent pas bas à La Réunion mais sur une autre île du bassin ouest de l'océan Indien. Pour tester cette hypothèse, il faudrait réaliser un double marquage, acoustique et satellite, sur au moins une femelle gestante proche du terme. Le marquage acoustique permettra de suivre les déplacements de la femelle à l'échelle des côtes réunionnaises alors que le marquage satellite nous servira à suivre ses déplacements à l'échelle du bassin ouest de l'océan Indien. Comme dans l'étude seychelloise, une validation visuelle de l'état de la femelle (pré- et post-mise bas) au cours du suivi serait nécessaire ce qui implique de pouvoir retrouver la femelle après plusieurs mois. Cela ne serait possible qu'avec localisation précise et une logistique importante.

3. Où ? et Quand ? Occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue sur les côtes réunionnaises

Pour répondre à ces questions, trois approches ont été utilisées : l'analyse des données de capture et l'analyse des données de la télémétrie acoustique passive à l'échelle de la population et à l'échelle individuelle. On observe une différence importante entre les résultats issus des données de captures et ceux qui proviennent de la télémétrie acoustique (Blaison et al. 2015). Si la campagne de marquage est un élément essentiel de la télémétrie acoustique, l'analyse des données de captures ne donne qu'une vision ponctuelle de l'occupation spatiale et temporelle des requins. De ce fait, cette approche ne permet pas d'avoir des informations sur le comportement et les déplacements des individus, au cours du temps. De plus, le lieu et la période des captures sont influencés par les conditions en mer, la disponibilité des requins (présence/absence dans la zone, comportement vis-à-vis de l'engin de pêche) ou la puissance de pêche (capacité à trouver et à capturer les requins présents). Ces biais dans la répartition spatiale des captures sont difficilement quantifiables et donc difficiles à prendre en compte dans ce type d'étude. Ainsi, si les données de capture fournissent les premiers éléments sur l'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue, elles ne sont pas suffisantes pour la définir de manière précise. A l'inverse des données de capture, la télémétrie acoustique passive permet de suivre simultanément le comportement et les déplacements de plusieurs dizaines d'individus sur une échelle temporelle relativement longue (de quelques mois à plusieurs années). De plus, les deux approches, populationnelle et individuelle, apparaissent complémentaires, en mettant chacune en avant des mécanismes différents qui permettent de décrire et d'expliquer l'occupation spatio-temporelle, telles que la ségrégation en fonction du sexe et de la taille ou la variabilité individuelle. La synthèse des résultats issus des deux dernières approches est présentée ci-dessous.

L'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue sur les côtes réunionnaises a été étudiée en séparant les adultes de l'individu subadulte. Au cours de la période d'étude, les adultes ont utilisé l'ensemble de la côte ouest et étaient présents toute l'année. Cette apparente simplicité cache, cependant, une occupation spatio-temporelle hétérogène et complexe, avec une variabilité individuelle, influencée par la taille et le sexe des individus.

L'occupation spatiale des adultes au sein de la zone d'étude

L'occupation spatiale des requins bouledogue s'organise autour de zones préférentielles, appelées « Zones Principales d'Occupation » à l'échelle de la population ou « Centres d'Activité Principaux » à l'échelle individuelle (**Figure 71**). L'analyse a mis en évidence 5 zones préférentielles au sein de la zone d'étude : Sainte Marie, la baie de Saint Paul, Saint Gilles, la baie de Saint Louis et le large de Saint Pierre. En marge de ces zones préférentielles, les requins utilisent un certain nombre d'autres zones, appelées « Zones Secondaires d'Occupation » à l'échelle de la population ou « Centres d'Activité Secondaires » à l'échelle individuelle. L'analyse a défini 8 zones secondaires au sein de la zone d'étude : le large de Boucan Canot, la Saline, Trois Bassins, Saint Leu, Ravine des Sable, l'Etang Salé, la Pointe du Diable et le sud de Saint Pierre.

A l'échelle des individus, le nombre et la localisation des zones préférentielles et secondaires sont influencés par le sexe et la taille des requins : les jeunes adultes (Lt<300 cm) des deux sexes ont une zone préférentielle côtière située en baie de Saint Louis et utilisent une grande partie de la bande côtière de la côte ouest alors que les adultes plus âgés (Lt>300 cm) ont une zone préférentielle côtière ou au large situées essentiellement au nord de la zone d'étude, pour les femelles et aux extrêmités nord et sud, pour le mâle. Pour ces adultes de grande taille, l'utilisation des autres parties de la bande côtière de la côte ouest restent limitées.

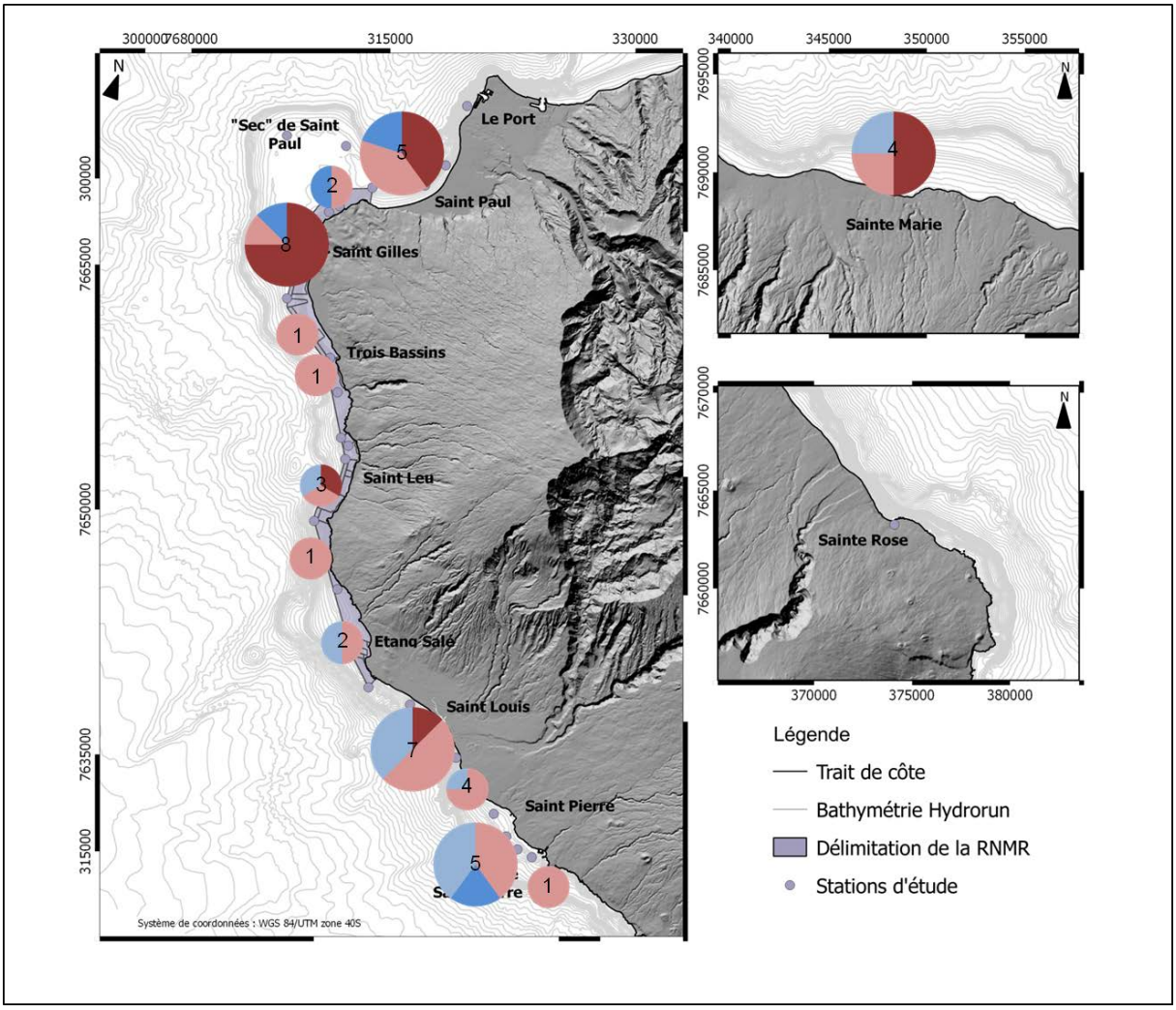


Figure 71. Occupation spatiale des requins bouledogue adultes le long des côtes réunionnaises. RNMR : Réserve Naturelle Marine de La Réunion. Les camemberts de grandes tailles représentent les zones préférentielles et, ceux de petite taille, les zones secondaires. Le nombre au centre de ces camemberts représente le nombre de requins adultes présents de manière significative dans ces zones. Les camemberts symbolisent la proportion d'adultes de chaque sexe et de chaque classe au sein de ces zones : rouge foncé : femelle de grande taille ; rouge clair : jeune femelle ; bleu foncé : mâle de grande taille ; bleu clair : jeune mâle.

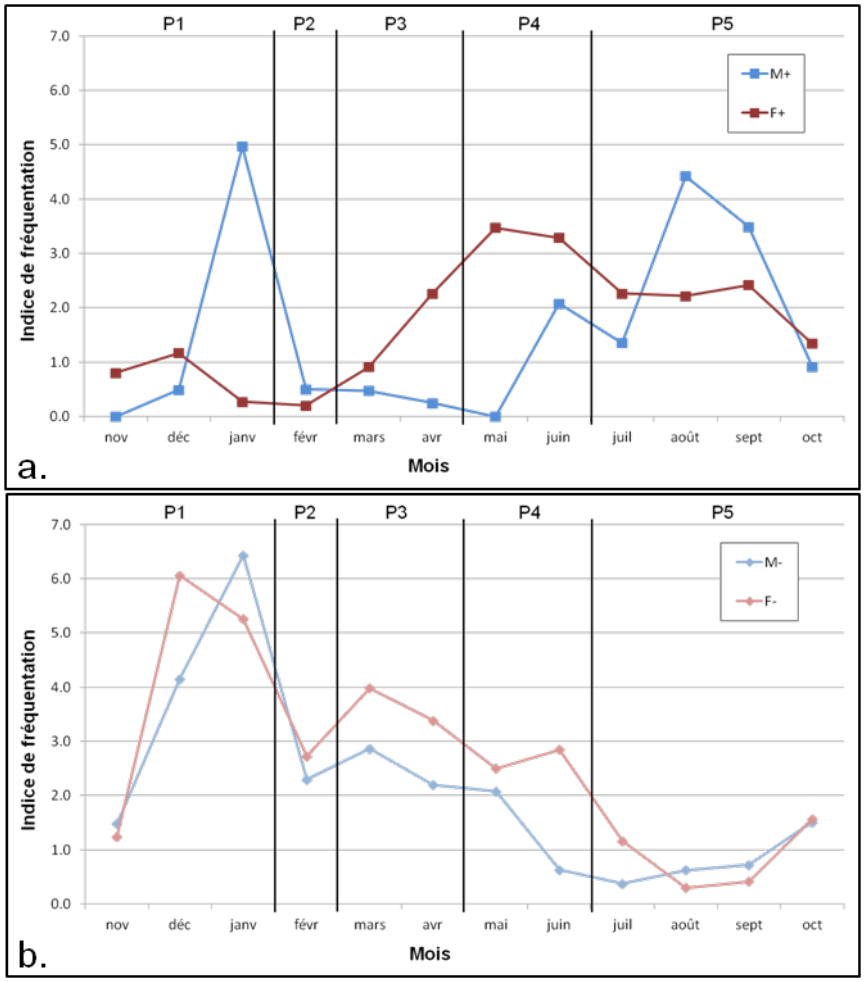
Occupation temporelle

La question de l'occupation temporelle a été posée à travers deux approches: une étude à l'échelle individuelle qui permet de déterminer si les individus sont présents tout au long de l'année et une étude de l'occupation temporelle qui permet d'analyser les variations de présence en fonction des périodes de l'année. L'étude individuelle a mis en évidence trois groupes de d'individus :

- Les grandes femelles essentiellement présentes en hiver austral
- Les requins présents majoritairement durant l'été
- Les requins présents tout au long de l'année représentés en grande partie par les jeunes adultes des deux sexes.

L'étude de l'occupation temporelle montre une présence saisonnière prononcée des requins bouledogue au sein de la zone d'étude (**Figures 72a et b**) avec 5 périodes au cours desquelles la présence des requins serait variable en fonction du sexe et de la taille des individus:

- P1 : de novembre à janvier, la présence élevée des requins est essentiellement dû à celles des jeunes adultes des deux sexes.
- P2 : en février, les requins présents sont majoritairement des jeunes adultes des deux sexes mais ils sont moins nombreux et peu présents au sein de la zone d'étude.
- P3-P4 : de mars à avril (P3), on observe une augmentation progressive de la présence des femelles plus âgées qui aboutit à un pic de présence en mai-juin (P4). Au cours de ces deux périodes, même si les jeunes adultes sont observés, leur présence diminue de façon progressive.
- P5 : de juillet à octobre, les requins sont à nouveaux peu nombreux. A cette période, seuls des adultes plus âgés des deux sexes ont une présence significative.



Figures 72a et b. Evolution de l'indice de fréquentation mensuel chez les adultes de grande taille (a) et les jeunes adultes (b). P : période de l'année.

Variation saisonnière de l'occupation spatiale

Cette dernière partie a permis de décrire l'évolution temporelle de l'occupation des zones préférentielles et secondaires et représente ainsi la réponse couplée aux deux questions : où sont les requins bouledogue le long de la côte et quand sont-ils présents ?

La synthèse des résultats aboutit au scénario suivant (**Figure 73**):

- De novembre à janvier, les jeunes adultes sont très présents dans le sud de la zone, notamment dans la baie de Saint Louis et au large de Saint Pierre. Les adultes plus âgés sont peu présents et limitent leurs déplacements au nord de la zone, en particulier dans la baie de Saint Paul et à Sainte Marie.
- En février, la majorité des requins suivis sont peu ou pas présents dans la zone d'étude. Seul 4 jeunes adultes, deux femelles et deux mâles, sont présents de manière significative. Ces individus ont une occupation spatiale plus étendue qu'à la période précédente.
- De mars à avril, une grande partie des adultes sont présents. Cette période est marquée par la présence de l'ensemble des jeunes adultes dans la baie de Saint Louis, par l'arrivée et une forte présence des grandes femelles à Saint Gilles et par une présence plus forte de certains jeunes adultes et d'une grande femelle dans le centre de la zone d'étude (Saint Leu et Etang Salé).
- De mai à juin, le nombre de grandes femelles avec des temps de présence élevés continue d'augmenter à Saint Gilles alors que le nombre et la présence des jeunes individus à Saint Louis diminue. Cette période est également marquée par une plus faible présence des individus dans leurs zones secondaires.
- De juillet à octobre, les grandes femelles quittent la zone d'étude ainsi qu'une grande partie des jeunes individus. Seuls deux adultes, une femelle et un mâle de grandes tailles sont présents de manière significative.

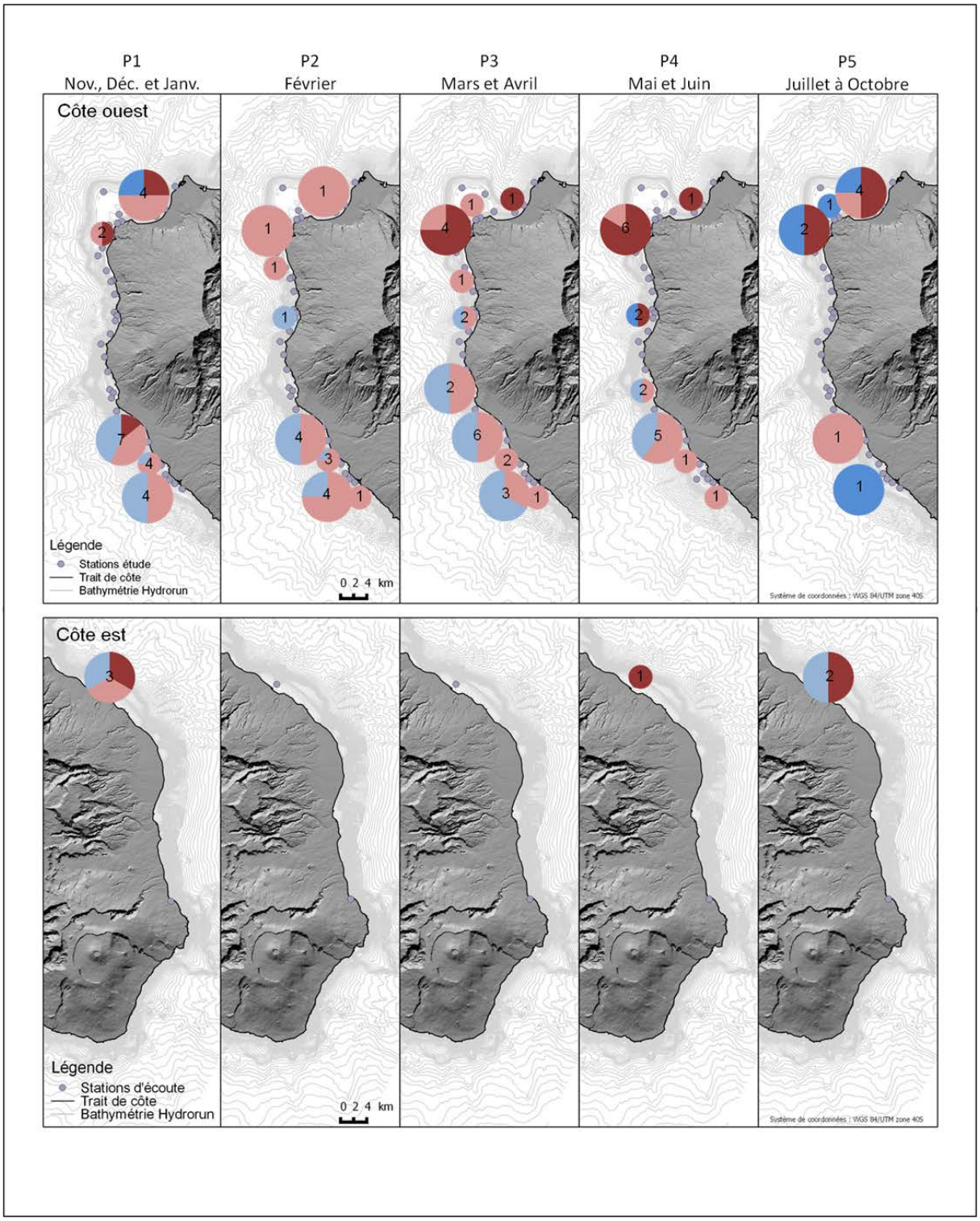


Figure 73. Variation temporelle de l'occupation spatiale des requins bouledogue adultes sur les côtes Ouest et Est de La Réunion. Les camemberts de grandes tailles représentent les zones préférentielles et, ceux de petite taille, les zones secondaires. Le nombre au centre de ces camemberts représente le nombre de requins adultes présents de manière significative dans ces zones. Les camemberts symbolisent la proportion d'adultes de chaque sexe et de chaque classe au sein de ces zones : rouge foncé : femelle de grande taille ; rouge clair : jeune femelle ; bleu foncé : mâle de grande taille ; bleu clair : jeune mâle.

Si ces résultats nous permettent d'avoir une meilleure connaissance de l'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue dans la bande côtière de La Réunion, ils nécessitent d'être confirmés par de futures études.

Dans un premier temps, celles-ci devront apporter une attention particulière à l'échantillonnage des requins suivis afin d'augmenter le nombre de requins suivis de chaque sexe et de chaque classe de taille (i.e. juvéniles : < 100 cm Lt ; subadultes : compris entre 101 et 210 cm Lt ; jeunes adultes : compris entre 210 et 300 cm Lt : adultes plus âgés : > 300 cm Lt). Un échantillon suffisamment grand et homogène avec des marques d'une durée plus importante (6 ans) pourra d'une part confirmer la ségrégation spatio-temporelle partielle des adultes en fonction du sexe et de la taille et d'autre part, valider la différence d'occupation spatiale et temporelle entre les adultes et les subadultes. Le suivi des trois stades de maturité permettra également de mieux comprendre l'évolution de l'occupation spatiale et temporelle au fur et à mesure de la croissance des individus.

Dans un deuxième temps, les futures études devront s'intéresser aux temps d'absence des requins suivis dans le cadre de cette étude. En d'autres termes, il s'agira de déterminer où sont les requins bouledogue lorsqu'ils ne sont pas sur dans la bande côtière de la côte ouest de La Réunion. Les résultats de notre étude fournissent déjà quelques éléments de réponse. La zone de Sainte Marie, sur la côte est, a été définie comme zone principale d'occupation (ZPO). Si ce résultat montre que certains requins présents sur la côte ouest utilisent également une partie de la côte est, il est nécessaire d'étendre le réseau acoustique à l'ensemble de la bande côtière réunionnaise pour connaitre et mieux comprendre l'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue dans l'ensemble des eaux côtières de La Réunion. Cette extension de nos connaissances sur le comportement des requins bouledogue au-delà de la côte ouest apparait d'autant plus nécessaire au regard de l'attaque récente qui s'est déroulée à Saint André, le 21 février 2017.

Si la présence des requins dans d'autres zones côtières de La Réunion est une hypothèse plus que probable, cela n'exclut pas la possibilité qu'ils soient également dans des zones plus au large, voire en milieu hauturier ou sur les côtes d'une autre île. L'hypothèse d'un habitat plus au large est appuyée par une récente étude sur l'écologie trophique des requins bouledogue à La Réunion qui suggère que cette espèce s'alimente en partie en milieu hauturier (Trystram et al. 2017). Pour confirmer ces hypothèses, il faudrait étendre le réseau de stations d'écoute aux zones plus hauturières et coupler le marquage acoustique par du marquage satellite :

- L'extension du réseau acoustique à des zones hauturières peut se faire soit en utilisant les structures déjà présentes au large, notamment les Dispositifs de Concentration de

Poissons, soit en utilisant plus de « releaser » (cf. Chap.2). Ces deux moyens d'extension du réseau en milieu hauturier ont déjà été testés à La Réunion dans le cadre de la campagne RUN (2016). D'après les résultats de cette campagne, les deux méthodes sont efficaces malgré quelques inconvénients logistiques et la nécessité de maintenir un nombre de requins marqués stables durant la période d'étude pour recueillir un nombre de données significatif.

- Le marquage satellite consiste à équiper un requin d'une marque satellite externe qui enregistre son comportement et ses déplacements sur une longue période (de plusieurs mois à plusieurs années). Les données enregistrées sont la pression (=profondeur), la température de l'eau et la lumière ambiante. A partir de ces données, il est possible d'estimer la position de l'animal et ainsi de suivre son comportement et ses déplacements à travers les océans et les mers de la planète (Gunn and Block 2001). C'est grâce à cette technique que l'on a découvert que les requins blancs pouvaient effectuer des migrations transocéanique entre l'Afrique du Sud et l'Australie (Bonfil et al. 2005). Au Seychelles, cette technique a permis de mettre en évidence la capacité des requins bouledogue à effectuer des migrations à l'échelle d'un bassin océanique (Léa et al. 2015). A La Réunion, les premiers suivis satellites sur des requins bouledogue, effectués dans le cadre du programme CHARC, ont montré que si les individus restaient essentiellement côtiers, ils étaient aussi capables d'effectuer des excursions en milieu hauturier sur des périodes de plus d'un mois (Soria 2014). Ces observations, que ce soit aux Seychelles ou à La Réunion doivent être confirmées sur un plus grand nombre d'individus pour vérifier la réalité de ce comportement au sein de l'espèce. Si cette technique est particulièrement intéressante pour étudier les déplacements à très grande échelle, la méthode d'estimation de la position du requin n'est pas assez précise pour étudier le comportement de l'individu à des échelles plus petites comme celle de La Réunion. C'est pourquoi, il est nécessaire de faire un double suivi : acoustique à l'échelle régionale et satellite à l'échelle du bassin océanique.

4. Pourquoi ? étude des activités des requins au sein des centres d'activité

Pour définir l'activité des requins au sein de leurs zones préférentielles et secondaires, la synthèse de l'occupation spatiale est complétée par deux études : une sur les variables de présence au cours des périodes nycthémérales et une sur les interactions entre individus.

L'ensemble de ces résultats a été utilisé pour formuler des hypothèses sur le rôle des centres activités dans le cycle de vie des requins. Ces rôles peuvent être : le repos (zone de repos), la chasse (zone de chasse), les déplacements (zone de passage), l'accouplement et le repos pré-mise bas (zone de reproduction). L'ensemble de ces hypothèses par zone et par période est résumé dans la discussion du chapitre 5. Pour valider le rôle de ces zones dans le cycle de vie des requins, il est possible de faire plusieurs études complémentaires qui dépendent du rôle que l'on veut étudier :

- Zone de repos, de chasse et de passage :
    - La télémétrie acoustique en temps réel (cf. Chap. 2 3.1.) : cette technique consiste à suivre, en temps réel, un requin préalablement équipé d'une marque acoustique continue, potentiellement équipée d'un capteur de pression et de température. Elle permet d'avoir un suivi continu du comportement et des déplacements d'un individu sur une période relativement courte (de quelques heures à quelques jours). A partir de ces données à très fine échelle, il est possible de calculer pour le requin suivi, le taux d'activité (« Rate Of Movement »), l'indice de linéarité (« Linearity index ») et la direction et la vitesse des déplacements (Klimley et al. 2002 ; Ortega et al. 2009). L'association de ces variables permet d'établir des hypothèses très précises sur l'activité du requin au cours du temps. Bien que cette technique ait de nombreux avantages, elle a également quelques inconvénients : elle ne permet de suivre qu'un seul requin à la fois sur une période qui n'excède pas une quinzaine de jours. De plus, elle nécessite la présence d'un bateau de suivi tout au long du « tracking » ce qui peut représenter des coûts logistiques et financiers élevés.
    - L'utilisation d'un accéléromètre et d'une caméra : L'accéléromètre est une marque, fixée sur le premier aileron dorsal du requin, qui enregistre la vitesse de nage et l'accélération de l'animal, la profondeur et la température à cette profondeur. Associé à de la télémétrie acoustique en temps réel, l'accéléromètre fournit des données précises sur la vitesse et l'accélération du requin durant ces déplacements, ce qui aide à déterminer l'activité du requin : zone de repos : vitesse faible avec peu d'accélération ; zone de chasse : vitesse faible avec des accélérations soudaines répétés ; zone de passage : augmentation de la vitesse sans grosse accélération (excepté celle qui à initier le déplacement). Le couplage possible de ce système avec une caméra sous-

marine embarquée permet deux choses : - si la caméra est tournée vers l'arrière du requin (fixée sur le premier aileron dorsal), elle sert essentiellement à calculer les dépenses énergétiques utilisées par l'individu pour se déplacer horizontalement et verticalement, en comptabilisant la fréquence et l'amplitude des mouvements de la nageoire caudale. - si la caméra est tournée vers l'avant, elle sert majoritairement à détecter visuellement les évènements de prédation ou d'interaction inter- et intraspécifiques.

  - L'utilisation d'un transpondeur température/pH acoustique (Goldman 1997 ; Papastamatiou et al. 2007) : Ce type de marque enregistre les variations de pH et de température dans l'estomac de l'individu et détermine ainsi, le moment exact où l'animal s'alimente. Couplé à de la télémétrie acoustique en temps réel, elle permet de définir de manière précise les zones d'alimentation (qui se confondent aux zone de chasses chez les requins) et la fréquence d'alimentation.

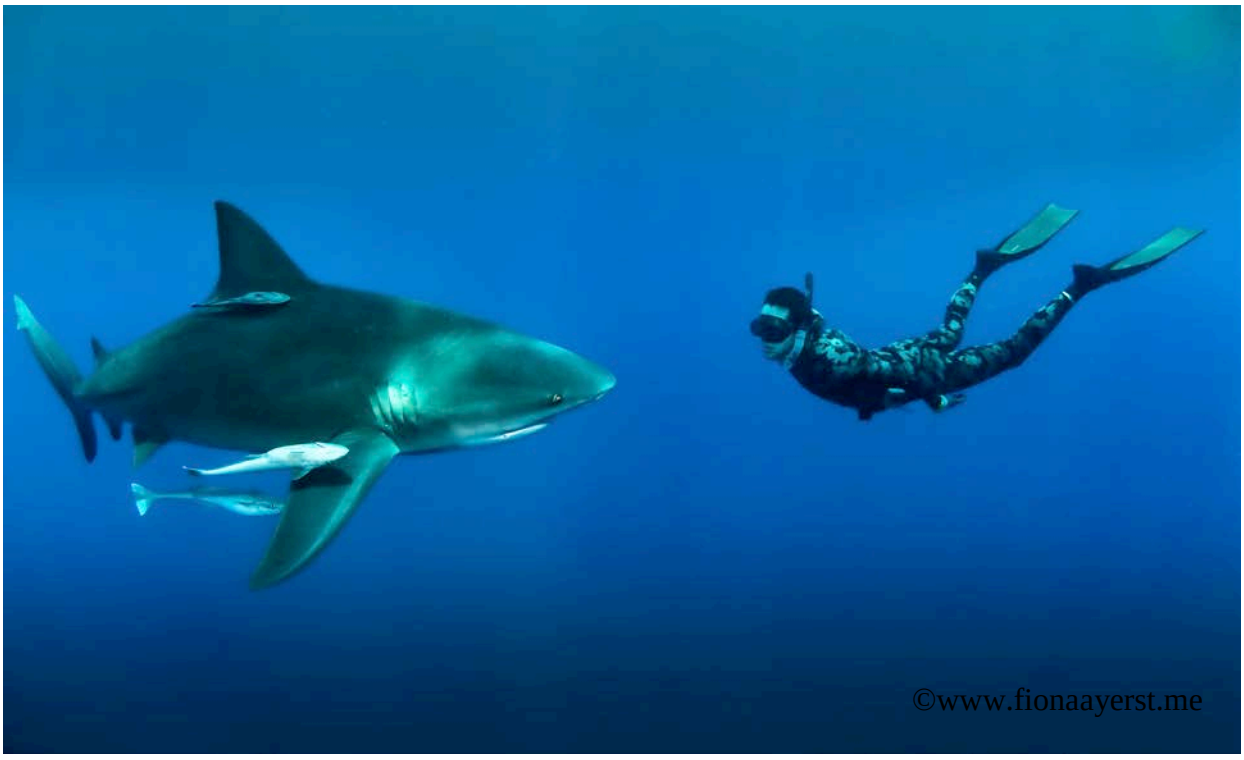
- Zones d'interactions entre individus :
  - L'utilisation de marque de type « Business Card » (Holland et al. 2009) : les marques BC fonctionnent de la même façon que la télémétrie acoustique sauf que la station d'écoute (récepteur acoustique) est incorporée dans la marque acoustique (émetteur). Ainsi, lorsqu'un requin marqué rencontre un autre requin marqué, la marque des deux individus va enregistrer la présence de l'autre. Ces données permettent d'évaluer de manière précise le nombre et la durée des interactions entre chaque individu.
- Zones liées à la reproduction :
  - Les zones d'accouplement : comme nous l'avons décrit dans cette étude, les zones d'accouplement sont caractérisées par des interactions entre femelles et mâles au cours d'une ou plusieurs période de l'année. De ce fait, l'utilisation de marque type « Business Card » devrait apporter de nouvelles données pour valider ou infirmer nos hypothèses. Pour une validation définitive, il faudrait cependant pouvoir observer directement des accouplements ou du moins observer des individus avec des marques d'accouplement récents (femelles : cicatrices au niveau du cloaque et des flancs ; mâles : cicatrices au niveau des ptérygopodes).
  - Zone de gestation et de mise bas : pour confirmer nos hypothèses, il faudrait pouvoir valider le lien entre la présence de grandes femelles au début de l'hiver

et l'observation de juvéniles dans les mois suivants. Pour cela, la meilleure stratégie serait, dans un premier temps, d'étudier plus précisément la présence et la localisation de nurserie et, dans un deuxième temps, d'observer les mouvements des grandes femelles par rapport à ces zones spécifiques.

Pour conclure les différentes études présentées dans cette thèse ont permis de définir les bases de l'écologie comportementales des requins bouledogue à La Réunion. La population de requins bouledogue sur les côtes réunionnaises est composée en grande partie d'individus adultes des deux sexes. Cette population se distingue de celles observées à travers le monde par une plus grande taille moyenne. L'étude de l'occupation spatiale et temporelle a montré une structure complexe liée à une grande variabilité, elle-même, influencée par le sexe et la taille des individus. L'étude à l'échelle individuelle a permis de faire des hypothèses sur l'activité des requins sur la côte ouest de La Réunion, notamment une zone d'accouplement dans la baie de Saint Louis en mars-avril, et un zone de repos pré-mise bas à Saint Gilles de mars à juin. S'il est important de consolider ces connaissances de base sur l'écologie comportementale du requin bouledogue à La Réunion, les futures études devront, également, mettre ces résultats en perspective avec l'environnement que constitue de la bande côtière réunionnaise. De nouvelles questions pourront alors être formulées sur la signification adaptative du comportement des requins bouledogue dans ce milieu aux caractéristiques particulières, sous forte influence anthropique. L'influence des facteurs environnementaux sur l'occupation spatiale et temporelle des espèces est un phénomène bien connu. De manière générale, les facteurs environnementaux peuvent être de nature abiotique (température de l'eau, salinité, houle, turbidité…) ou biotique (disponibilité en proie, compétition interspécifique…). Par exemple, de nombreuses études ont mis en évidence l'influence de la température de l'eau sur la présence des requins bouledogue (Simpfendorfer et al. 2005; Brunnschweiler and Buskirk 2006; Curtis 2008; Carlson et al. 2010; Brunnschweiler et al. 2010 ; Drymon et al. 2014). Si globalement cette espèce est présente dans une grande gamme de températures, au niveau régional, les individus semblent préférer des intervalles de température relativement faibles. A l'instar de cet exemple, il serait donc utile d'étudier l'influence de ces facteurs sur l'occupation spatiale et temporelle des requins bouledogue mise en évidence dans cette étude. Pour finir, comprendre l'influence des activités humaines sur le comportement des requins est un élément incontournable de la gestion du « risque requins ». Il a été démontré qu'une des premières réponses à un changement anthropique de

l’environnement était un changement de comportement chez les espèces impliquées (Wong and candolin 2015). L’influence des activités humaines sur le comportement et les déplacements des animaux a été définie comme une des problématiques majeures auxquelles il faudra répondre dans les prochaines décennies (Hays et al. 2016).

Postface :
Implication de ces nouvelles connaissances sur les requins bouledogue dans la gestion du « risque requin ».



En introduction de ce travail de thèse, nous avons longuement expliqué la naissance du conflit Homme-Requin (CHR) à La Réunion, appelé localement « risque requins ». Selon Treves et al. (2006), la première étape vers la résolution de ce type de conflit est une meilleure connaissance des espèces impliquées. Les nouvelles informations acquises dans le cadre de cette thèse participent donc à la résolution de ce conflit et permettent d'apporter des éléments de réponse à plusieurs questions posées par les autorités locales et certains usagers de la mer. L'objectif de cette postface n'est pas de répondre à toutes les questions posées mais de mettre en avant l'apport de ces nouvelles connaissances dans la gestion du « risque requins ». Pour ce faire, nous allons répondre à deux des questions les plus fréquemment posées :

1. Les requins bouledogue sont-ils présents toute l'année à La Réunion ou seulement une partie de l'année ?

L'étude de l'occupation temporelle des requins bouledogue a mis en évidence qu'il existait trois groupes d'individus selon leur occupation temporelle : 1. Les requins présents majoritairement en hiver ; 2. Les requins essentiellement présents en été ; 3. Ceux présents de façon discontinue toute l'année.

La réponse à cette question n'est donc pas triviale et mets en évidence la complexité du problème de la gestion du risque localement. Au vue de nos résultats, une partie des requins sont présents toute l'année alors qu'une autre partie n'est présente que pendant une saison. Néanmoins, la couverture acoustique étant concentrée sur la côte ouest de La Réunion, il n'est pas impossible que les individus avec une présence saisonnière sur la côte ouest soient présents sur une autre partie de la côte non couverte par le réseau acoustique ou plus au large en dehors de la zone de couverture du réseau.

2. Existe-t-il des périodes et/ou des zones plus ou moins à risque que d'autres ?

S'il est difficile de déterminer le risque d'attaque en tant que tel, il est possible d'étudier le niveau d'interaction potentiel entre les Hommes et les requins.

Pour étudier cette question, deux approches sont possibles : considérer que le niveau d'interactions est principalement lié à la variabilité de la présence des requins bouledogue le long des côtes ou considérer que le niveau d'interactions résulte de la présence simultanée des requins et des activités humaines.

Dans la première approche, le niveau d'interactions peut alors se résumer aux pics de présence définis dans l'étude de l'occupation spatiale et temporelle des requins. Les périodes et les lieux les plus sujets à des interactions Hommes-Requins seraient :

- De novembre à décembre : essentiellement au sud de la zone : de la baie de Saint Louis au sud de Saint Pierre. Dans une moindre mesure, au nord et au nord-est de la zone, de Saint Gilles à Sainte Marie.
- De mars à juin : sur l'ensemble de la côte ouest, notamment à Saint Gilles et en baie de Saint Louis.

Au cours des deux périodes restantes, en février et de juillet à octobre, le niveau d'interactions serait considéré comme plus faible.

Dans la deuxième approche, il faut confronter l'occupation spatiale (voire temporelle) des requins à la répartition spatiale (voire temporelle) des activités humaines. Le niveau élevé d'interactions peut, là encore, être défini de deux manières différentes : soit il découle d'une forte présence des requins bouledogue et des activités humaines dans une même zone, soit la forte présence des requins ou des activités humaines suffit pour considérer le niveau de la zone comme élevé. Cette approche utilise donc deux types de données, la présence spatiale et temporelle des requins et celles des activités humaines. A La Réunion, les données sur les activités humaines ont pu être récoltées et analysées dans le cadre d'une thèse sur la fréquentation et les usages littoraux dans la Réserve Naturelle Marine de La Réunion qui s'est déroulée entre 2010 et 2015 (Lemahieu 2015). La confrontation de l'occupation spatiale des requins et des activités humaines en 2013 a pu être étudiée (Blaison et al. 2017). Cette étude met en avant deux phénomènes intéressants dans le cadre de la gestion du « risque requins » :

- Dans la majorité des cas, les lieux des attaques, qui se sont passées entre 2011 et 2017, correspondent aux zones couplant une forte présence de requins et une fréquentation élevée par les surfeurs et bodyboardeurs : Saint Paul, Saint Gilles, Trois Bassins, Etang Salé.
- Dans certains cas, les lieux des attaques correspondent à des zones avec une faible présence des requins mais une forte fréquentation des pratiquants des sports de glisses nautique : Boucan Canot, le nord de Saint Leu.

Si ces observations montrent que le risque d'attaque peut être lié au niveau d'interactions Hommes-Requins à l'échelle spatiale, ils suggèrent également l'existence d'autres facteurs

explicatifs, tel qu'une variabilité du niveau d'interaction en fonction des saisons ou d'un rôle du comportement des requins dans le « risque d'attaque ».
Si notre étude a pu mettre en évidence l'occupation spatiale et temporelle des requins, les données saisonnières sur les activités humaines n'étaient pas disponibles. Pour approfondir nos connaissances sur le niveau d'interactions Hommes-Requins, il serait utilise d'étudier parallèlement l'occupation spatio-temporelle des requins et des activités humaines.
Dans le cadre de notre étude, nous avons pu émettre des hypothèses sur l'activité des requins en fonction de la zone utilisée, de la période nycthémérale et des saisons. Pour éudier la part du comportement des requins dans le risque d'attaque, il faudrait dans un premier temps valider les hypothèses d'activités émises dans notre étude et déterminer si les attaques se déroulent plus particulièrement dans des zones associées à une même activité.

En résumé, il semble bien exister une variation du risque d'attaque en fonction du lieu et de la période de l'année. Cependant, nous manquons encore de recul sur cette question, qu'il faudra approfondir dans les prochaines années si nous voulons pouvoir améliorer la gestion du risque requin à La Réunion.

Pour conclure, les nouvelles connaissances sur l'écologie comportementale des requins bouledogue à La Réunion ont permis de mieux comprendre le comportement de ces requins ainsi que le CHR dans lequel ils sont impliqués. Il est évident qu'il reste encore beaucoup de questions sans réponse et qu'il faudra encore du temps pour comprendre pleinement cette problématique. Si le temps de la recherche ne semble pas correspondre à celui d'une crise ou d'un risque impliquant la vie humaine, les résultats de cette étude prouve son importance pour mieux comprendre la situation et adapter nos solutions. Comme l'explique de nombreux auteurs sur ce type de conflit, la résolution de cette problématique doit avoir un double objectif de réduction des menaces de la faune sauvage sur les êtres humains et leurs biens, et de limitation des impacts négatifs sur la conservation de l'espèce et de son écosystème. Ainsi, la résolution des conflits Hommes-Faunes sauvages ne se trouve pas dans une solution unique mais dans l'équilibre entre des actions à court, moyen et long terme où l'ensemble de la communauté humaine est impliquée.

Références

Agence France Presse (AFP). 2012. Réunion. Une ferme aquacole victime collatérale des requins. http://www.francetvinfo.fr/faits-divers/requins/attaque-requins/reunion-une-ferme-aquacole-victime-des-requins_140583.html

Agence Nationale de Sécurité Sanitaire (ANSES). 2014. Contamination des requins, notamment tigre et bouledogue, par des ciguatoxines : occurrence, méthodes analytiques, cas humains rapportés et éléments d'éthologie. *Rapport d'expertise collective, ANSES*: 97pp.

Babcock EA. 2008. Recreational fishing for pelagic sharks worldwide. *In*: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation, *ed. Camhi MD, Pikitch EK and Babcock EA, Blackwell, Fish and Aquatic Resources series 13, chapter 15*: 193-204.

Barnett A, Payne NL, Semmens JM and Fitzpatrick R. 2016. Ecotourism increases the field metabolic rate of whitetip reef sharks. *Biological Conservation 199*: 132-136.

Bass AJ. 1978. Problems in studies of sharks in the Southwest Indian Ocean. *In*: *Hodgson ES, Mathewson RF (eds),* Sensory biology of sharks, skates and rays. *Office of Naval Research Department of the Navy Arlington VA:* 545–594.

Baum JK and Blanchard W. 2010. Inferring shark population trends from generalized linear mixed models of pelagic longline catch and effort data. *Fisheries Research, 102*(3): 229-239.

Belotti E, Cervený J, Šustr P, Kreisinger J, Gaibani G and Bufka L. 2013. Foraging sites of Eurasian lynx *Lynx lynx*: relative importance of microhabitat and prey occurrence. *Wildlife Biology 19(2)*: 188-201.

Berger LR. 2006. Predatory bird damage to the Taung type-skull of Australopithecus Africanus Dart 1925. *American Journal of Physical Anthropology 131*:166–168.

Bessy O and Naria O. 2004. Loisirs et tourisme sportif de nature à La Réunion. État des lieux, enjeux et perspectives en matière de développement durable. *CCEE-Réunion, Saint-Denis*: 130 p

Bigelow HB and Schroeder WC. 1976. Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes. *In*: Investigations of the Ichtyofauna of Nicaraguan lakes, *ed. Thomas B. Thorson, University of Nebraska-Lincoln*.

Bigelow HB and Schroeder WC. 1961. *Carcharhinus Nicaraguensis,* a Synonym of the Bull Shark , *C . Leucas*. *Copeia 3*: 511.

Bigelow HB and Schroeder WC. 1948. Sharks. *In*: ed. Tee-Van J, Breder CM, Hildebrand SF, Parr AE and Schroeder WC, Fishes of the Western North Atlantic, part one, *Mem. Sears Found. Mar. Res., Yale Univ. 1*: 59–546.

Blainville HM. 1816. Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. *Bull. Soc. Philomath. Paris 3*(3): 113-124.

Blaison A, Lemahieu A, Crochelet E, Bertrand G, Pennober G and Soria M. 2017. Human-shark interactions: The case study of Reunion Island in the south-west Indian. Ocean. *Ocean & Coastal Management 136*: 73-82.

Blaison A, Jaquemet S, Guyomard D, Vangrevelynghe G, Gazzo T, Cliff G, Cotel P and Soria M. 2015. Seasonal variability of bull and tiger shark presence on the west coast of Reunion Island, western Indian Ocean. *African Journal of Marine Science 37*(2): 199-208.

Blaison A. 2012. Rapport bibliographique : Biologie et écologie du requin tigre (Galeocerdo cuvier) et du requin bouledogue (Carcharhinus leucas). *Rapport IRD, Programme CHARC, Phase I*: 52pp.

Blaison A. 2008. Predator Prey Interaction: white shark (*Carcharodon carcharias*) hunting strategy and seal (*Arctocephalus pusillus pusillus*) avoidance predation strategy. M. Sc. Report, Ocearch/University of Tours: 70pp.

Bon R, Rideau C, Villaret JC and Joachim J. 2001. Segregation is not only a matter of sex in Alpine ibex, *Capra ibex ibex*. *Animal Behaviour 62*(3): 495-504.

Bonfil R, Meÿer M, Scholl MC, Johnson R, O'Brien S, Oosthuizen H, Swanson S, Deon K and Paterson M. 2005. Transoceanic migration, spatial dynamics, and population linkages of white sharks. *Science 310*: 100-103.

Borrell A, Aguilar A, Gazo M, Kumarran RP and Cardona L. 2011. Stable isotope profiles in whale shark (*Rhincodon typus*) suggest segregation and dissimilarities in the diet depending on sex and size. *Environmental Biology of Fishes*, *92*(4): 559-567.

Branstetter S and Burgess GH. 1997. Commercial shark fishery observer program. Characterization and comparisons of the directed commercial shark fishery in the eastern Gulf of Mexico and off North Carolina through an observer program. *Final Report MARFIN Award NA47FF000811*: 33pp.

Branstetter S. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the northwest Atlantic. *In*: *Pratt HL Jr, Gruber SH, Taniuchi T (eds)*, Elasmobranchs as living resources: advances in biology, ecology, systematics and the status of the fisheries. *NOAA Tech Rep 90 National Marine Fisheries Service Silver Spring MD*: 17–28.

Branstetter S and Stiles R. 1987. Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes 20*(3): 169-181.

Bres M. 1993. The behaviour of sharks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries 3*(2): 133-159.

Broad A, Knott NA, Turon X and Davis AR. 2010. Effects of a shark repulsion device on rocky reef fishes: no shocking outcomes. *Institute for Conservation Biology & School of Biological Sciences*: 16pp.

Brown JS, Laundré JW and Gurung M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, *80*(2): 385-399.

Bruce BD. 1992. Preliminary observations on the biology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in south Australian waters. *Marine and Freshwater Research, 43*(1): 1-11.

Brunnschweiler JM and Baensch H. 2011. Seasonal and Long-Term Changes in Relative Abundance of Bull Sharks from a Tourist Shark Feeding Site in Fiji. *PLoS ONE 6*(1): e16597.

Brunnschweiler JM. 2009. Tracking free-ranging sharks with hand-fed intra-gastric acoustic transmitters. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 42*(3) 201-209.
Brunnschweiler JM, Queiroz N and Sims DW. 2010. Oceans apart? Short-term movements and behaviour of adult bull sharks *Carcharhinus leucas* in Atlantic and Pacific Oceans determined from pop-off satellite archival tagging. *Journal of fish biology 77*: 1343-1358.

Brunnschweiler J and Buskirk JV. 2006. Satellite tagging of bull shark at Walker's Cay. *Bahamas Naturalist & Journal of Science 1*(1): 30-34.

Brunnschweiler JM and Earle JL. 2006. A contribution to marine life conservation efforts in the South Pacific: The Shark Reef Marine Reserve, Fiji by. *Cybium 30*(4): 133-139.

Bullen E and Mann BQ. 2000. Sedgewick's/ORI/WWF Tagging Programme: Zambezi shark (*Carcharhinus leucas*). *Data Report Oceanographic Research Institute 2000*(11): 6 pp.

Butler MJ, MacDiarmid AB and Booth JD. 1999. The cause and consequence of ontogenetic changes in social aggregation in New Zealand spiny lobsters. *Marine Ecology Progress Series 188*: 179-191.

Caldicott DG, Mahajani R and Kuhn M. 2001. The anatomy of a shark attack: a case report and review of the literature. *Injury 32*(6): 445-453.

Campana SE, Marks L, Joyce W and Kohler NE. 2006. Effects of recreational and commercial fishing on blue sharks (*Prionace glauca*) in Atlantic Canada, with inferences on the North Atlantic population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 63*(3): 670-682.

Compagno LJV, Dando M and Fowler L. 2005. Sharks of the World. Collins Field Guides: 368pp.

Capello M, Robert M, Soria M, Potin G, Itano D, Holland K, Deneubourg JL and Dagorn L. 2015. A methodological framework to estimate the site fidelity of tagged animals using passive acoustic telemetry. *PLoS ONE 10*(8): e0134002.

Capello M, Soria M, Potin G, Cotel P and Dagorn L. 2013. Effect of current and daylight variations on small-pelagic fish aggregations (*Selar crumenophthalmus*) around a coastal fish aggregating device studied by fine-scale acoustic tracking. *Aquatic Living Resources, 26*(1): 63-68.

Carlson JK, Hale LF, Morgan A and Burgess G. 2012. Relative abundance and size of coastal sharks derived from commercial shark longline catch and effort data. *Journal of Fish Biology, 80*(5): 1749-1764.

Carlson JK, Ribera MM, Conrath CL, Heupel MR and Burgess GH. 2010. Habitat use and movement patterns of bull sharks *Carcharhinus leucas* determined using pop-up satellite archival tags. *Journal of fish biology 77*: 661-675.

Carrier JC and Pratt HL. 1998. Habitat management and closure of a nurse shark breeding and nursery ground. *Fisheries Research 39*(2): 209-213.

Carrier JC, Pratt Jr HL and Martin LK. 1994. Group reproductive behaviors in free-living nurse sharks, *Ginglymostoma cirratum*. *Copeia*: 646-656.

Castro JI. 1993. The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. In *The reproduction and development of sharks, skates, rays and ratfishes*. Springer Netherlands (eds): 37-48.

Castro-Aguirre JL. 1980. Catalogo sistematico de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de Mexico con aspectos zoogeograficos y ecologicos. *Direccion General del Instituto Nacional de Pesca, Serie Cientifica 19*: 1-298.

Choudhury A. 2004. Human–elephant conflicts in Northeast India. *Human Dimensions of Wildlife 9*(4): 261-270.

Clarke SC, McAllister MK, Milner-Gulland EJ, Kirkwood GP, Michielsens CG, Agnew DJ, Pikitch EK, Nakano H and Shivji MS. 2006. Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. *Ecology letters 9*(10) : 1115-1126.

Clarke MW, Connolly PL and Bracken JJ. 2002. Age estimation of the exploited deepwater shark *Centrophorus squamosus* from the continental slopes of the Rockall Trough and Porcupine Bank. *Journal of Fish Biology 60*(3) : 501-514.

Claval P. 1998. Propos sur la maritimité. Géographie humaine des littoraux, activités liées à la mer. *Dir. DumortierB, Ed. du Temps, Paris*: 239pp.

Clements S, Jepsen D, Karnowski M and Schreck CB. 2005. Optimization of an acoustic telemetry array for detecting transmitter implanted fish. *North American Journal of Fisheries Management 25*: 429–436.

Cliff G. 1991. Shark attacks on the South African coast between 1960 and 1990. *South African Journal of Science 87*: 513-518.

Cliff G and Dudley SF. 2011. Reducing the environmental impact of shark-control programs: a case study from KwaZulu-Natal, South Africa. *Marine and Freshwater Research 62*(6): 700-709.

Cliff G and Dudley SFJ. 1992. Protection against Shark Attack in South Africa, 1952-90. *Aust. J. Mar. Freshwater Res. 43*: 263-272.

Cliff G and Dudley SFJ. 1991. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 4. The bull shark *Carcharhinus leucas* (Valenciennes). *South African Journal of Marine Science 10*: 253-270.

Coad BW and Papahr F. 1988. Shark attacks in the rivers of southern Iran. *Environmental Biology of Fishes 23(1-2)*: 131-134.

Compagno L JV, Dando M and Fowler S. 2005. Sharks of the world. *Collins Field Guides*: 368 pp.

Compagno LJ. 1997. Threatened fishes of the world: *Glyphis gangeticus* (Müller & Henle, 1839) (Carcharhinidae). *Environmental biology of fishes 49*(4): 400-400.

Compagno LJV. 1984. Sharks of the world. Part 1, Hexanchiformes to Lamniformes. *FAO Species Catalogue 4, FAO Fish. Synop. 125, Food and Agriculture Organisation of the United Nations, Rome*: 249 pp.

Conand F, Marsac F, Tessier E and Conand C. 2007. A Ten-year Period of Daily Sea Surface Temperature at a Coastal Station in Reunion Island, Indian Ocean (July 1993–April 2004): Patterns of Variability and Biological Responses. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science 6*: 1-16.

Corbett LK. 1979. Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. *PhD thesis, University of Aberdeen*: 296pp.

Creel L. 2003. Ripple effects: Population and coastal regions. *Washington, DC: Population Reference Bureau*: 1-7.

Croft DP, James R and Krause J. 2008. Exploring animal social networks. *Princeton (NJ): Princeton University Press.*

Cruz-Martínez A, Chiappa-Carrara X and Arenas-Fuentes V. 2004. Age and Growth of the Bull Shark, *Carcharhinus leucas*, from Southern Gulf of Mexico. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 35*: 367-374.

Curtis TH. 2008. Distribution, Movements and Habitat use of Bull Sharks (*Carcharhinus leucas*, Müller and Henle 1839) in the Indian River lagoon system, Florida. Doctoral *dissertation, University of Florida*: 130pp.

Dagorn L, Holland KN and Itano DG. 2007. Behavior of yellowfin (Thunnus albacares) and bigeye (T. obesus) tuna in a network of fish aggregating devices (FADs). *Marine Biology, 151*(2): 595-606.

Daly R, Smale MJ, Cowley PD and Froneman PW. 2014. Residency patterns and migration dynamics of adult bull sharks (*Carcharhinus leucas*) on the east coast of southern Africa. *PLoS ONE 9*(10): e109357.

Danchin E, Giraldeau LA and Cézilly F. 2005. Écologie comportementale: cours et questions de réflexion. *Dunod*.

Depraz S. 2008. Géographie des espaces naturels protégées. Génèse, principes et enjeux territoriaux. *Collection U, Armand Colin éd., Paris*: 320 p.

Derocher AE and Stirling I. 1990. Distribution of polar bears (*Ursus maritimus*) during the ice-free period in western Hudson Bay. *Canadian Journal of Zoology 68*(7): 1395-1403.

DiBattista JD, Feldheim KA, Gruber SH and Hendry AP. 2008. Are indirect genetic benefits associated with polyandry? Testing predictions in a natural population of lemon sharks. *Molecular Ecology 17*(3): 783-795.

DiGirolamo AL, Gruber SH, Pomory C and Bennett WA. 2012. Diel temperature patterns of juvenile lemon sharks Negaprion brevirostris, in a shallow-water nursery. *Journal of Fish Biology 80*(5): 1436-1448.

Dodrill JW. 1977. A hook and line survey of the sharks of Melbourne Beach, Brevard County, Florida. *Master's Thesis, Florida Institute of Technology, Melbourne*.

Domeier ML and Nasby-Lucas N. 2013. Two-year migration of adult female white sharks (*Carcharodon carcharias*) reveals widely separated nursery areas and conservation concerns. *Animal Biotelemetry 1*(1): 1-10.

Driggers III WB, Campbell MD, Hoffmayer ER and Ingram Jr GW. 2012. Feeding chronology of six species of carcharhinid sharks in the western North Atlantic Ocean as inferred from longline capture data. *Marine Ecology Progress Series 465*: 185-192.

Drymon JM, Ajemian MJ and Powers SP. 2014. Distribution and dynamic habitat use of young bull sharks Carcharhinus leucas in a highly stratified northern Gulf of Mexico estuary. *PLoS ONE 9*(5): e97124.

Dudley SFJ. 1997. A comparison of the shark control programs of New South Wales and Queensland (Australia) and KwaZulu-Natal (South Africa). *Ocean & coastal management, 34*(1): 1-27.

Dudley SF and Simpfendorfer CA. 2006. Population status of 14 shark species caught in the protective gillnets off KwaZulu–Natal beaches, South Africa, 1978–2003. *Marine and Freshwater Research 57*(2): 225-240.

Dudley SF, Anderson-Reade MD, Thompson GS and McMullen PB. 2000. Concurrent scavenging off a whale carcass by great white sharks, *Carcharodon carcharias*, and tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*. *Fishery Bulletin National Oceanic and Atmospheric administration 98*(3): 646-649.

Duncan KM and Holland KN. 2006. Habitat use, growth rates and dispersal patterns of juvenile scalloped hammerhead sharks *Sphyrna lewini* in a nursery habitat. *Marine Ecology Progress Series 312*: 211-221.

Dunham KM, Ghiurghi A, Cumbi R and Urbano F. 2010. Human–wildlife conflict in Mozambique: a national perspective, with emphasis on wildlife attacks on humans. *Oryx 44*(02): 185-193.

Durant SM. 2000. Predator avoidance, breeding experience and reproductive success in endangered cheetahs, *Acinonyx jubatus*. *Animal behaviour 60*(1): 121-130.

Ebert DA. 2002. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (Notorynchus *cepedianus*). *Marine and Freshwater Research 53*(2): 517-523.

Ebert DA. 1994. Diet of the sixgill shark *Hexanchus griseus* off southern Africa. *South African Journal of Marine Science 14*(1): 213-218.

Ebert DA. 1991. Observations on the predatory behaviour of the sevengill shark *Notorynchus cepedianus*. *South African Journal of Marine Science 11*(1) : 455-465.

Economakis AE and Lobel PS. 1998. Aggregation behavior of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Johnston Atoll, Central Pacific Ocean. *Environmental Biology of Fishes 51*(2) : 129-139.

Eibl-Eibesfeldt I and Hass H. 1959. Erfahrungen mit haien. *Zeitschrift für Tierpsychologie, 16*(6): 733-746.

Espinoza M, Heupel MR, Tobin AJ & Simpfendorfer CA. 2016. Evidence of Partial Migration in a Large Coastal Predator: Opportunistic Foraging and Reproduction as Key Drivers?. *PloS one, 11*(2): e0147608.

Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ,... and Wardle DA. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science 333*(6040): 301-306.

Fabing P. 2014. Impact économique de la crise requin à la Réunion. *Rapport SAGIS/DEAL Saint-Denis, La Réunion*: 50 p.

Ferretti F, Worm B, Britten GL, Heithaus MR and Lotze HK. 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology letters 13*(8): 1055-1071.

Filmalter J, Cowley P, Forget F and Dagorn L. 2015. Fine-scale 3-dimensional movement behaviour of silky sharks Carcharhinus falciformis associated with fish aggregating devices (FADs). *Marine Ecology Progress Series 539*: 207-223.

Fitzgerald JW, Davis ME and Hurdle BG. 1947. Some acoustic properties of marine fouling. Journal of the Acoustical Society of America19: 332-337.

Food and Agricultural Organization (FAO). 1999. Aquaculture Production Statistics 1988–1997. *Food and Agricultural Organization Rome*.

Forest A. 2001. Ressources halieutiques hors quotas du Nord Est Atlantique: bilan des connaissances et analyse de scénarios d'évolution de la gestion. *Rapport Final Ifremer/MAPA 2*(28): 14pp.

Ficetola GF, Pennati R and Manenti R. 2013. Spatial segregation among age classes in cave salamanders: habitat selection or social interactions? *Population ecology 55*(1): 217-226.

Fricke R, Mulochau T, Durville P, Chabanet P, Tessier E and Letourneur Y. 2009. Annotated checklist of the fish species (Pisces) of La Réunion, including a Red List of threatened and declining species. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A Neue Serie 2*: 1-168.

Froeschke JT, Froeschke BF and Stinson CM. 2012. Long-term trends of bull shark (Carcharhinus leucas) in estuarine waters of Texas, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 70*(1): 13-21.

Froeschke J, Stunz GW and Wildhaber ML. 2010. Environmental influences on the occurrence of coastal sharks in estuarine waters. *Marine Ecology Progress Series 407*: 279-292.

Gabrié C and Montaggioni L. 1982. Sediments from fringing reefs of Reunion Island, Indian Ocean. *Sedimentary Geology 31*(3): 281-301.

Potin G. 2009. Distribution spatiale de poissons grégaires dans un réseau de structures artificielles: le cas de la baie de Saint-Paul à l'Île de la Réunion. Doctoral dissertation, Université de la Réunion, 205pp.

Gaiser D. 1976. Impact of sharks on tourism. *In*: *W. Seaman, ed.* Sharks and man: a perspective, *Florida Sea Grant Program Publ.*: 8.

Garla RC, Chapman DD, Wetherbee BM and Shivji M. 2006. Movement patterns of young Caribbean reef sharks, Carcharhinus perezi, at Fernando de Noronha Archipelago, Brazil: the potential of marine protected areas for conservation of a nursery ground. *Marine Biology 149*(2): 189-199.

Gascuel D. 1995. Efforts et puissances de pêche: redéfinition des concepts et exemple d'application. *Les recherches françaises en evaluation quantitatives et modélisation des resources et des systèmes halieutiques, Colloques et séminaires, Paris, Orstom*: 159-181.

Gauthier C. 2012. Expertise médicale des victimes d'attaques de requins à l'île de la Réunion. *Thèse de Doctorat en Médecine, Faculté de Bordeaux*: 271 pp.

Gjelland KØ and Hedger RD. 2013. Environmental influence on transmitter detection probability in biotelemetry: developing a general model of acoustic transmission. *Methods in Ecology and Evolution 4*(7): 665-674.

Goldman KJ. 1997. Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, *167*(6): 423-429.

Goldman KJ and Anderson SD. 1999. Space utilization and swimming depth of white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the South Farallon Islands, central California. *Environmental Biology of Fishes 56*(4): 351-364.

Goldman KJ, Anderson SD, McCosker JE and Klimley AP. 1996. Temperature, swimming depth and movements of a white shark at the South Farallon Islands, California. *In*: Klimey, A.P. et Ainley, D.G. (eds) Great white sharks : the biology of *Carcharodon carcharias*. *Acadmic Press, San Diego, Calif.*: 111-120.

Gong H and Williams JR. 2006. Synthesis of the aglycone of the shark repellent pavoninin-4 using remote functionalization. *Organic letters 8*(11): 2253-2255.

Goodrich JM, Miquelle DG, Smirnov EN, Kerley LL, Quigley HB and Hornocker MG. 2010. Spatial structure of Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*) on Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik, Russia. *Journal of Mammalogy 91*(3): 737-748.

Graham F, Rynne P, Estevanez M, Luo J, Ault JS & Hammerschlag N. 2016. Use of marine protected areas and exclusive economic zones in the subtropical western North Atlantic Ocean by large highly mobile sharks. *Diversity and Distributions, 22*(5): 534-546.

Grothues TM. 2009. A review of acoustic telemetry technology and a perspective on its diversification relative to coastal tracking arrays. *In*: Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices. *Springer Netherlands*: 77-90.

Gruber SH, Nelson DR and Morrissey JF. 1988. Patterns of activity and space utilization of lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, in a shallow Bahamian lagoon. *Bulletin of Marine Science 43*(1): 61-76.

Gunn J and Block B. 2001. Advances in acoustic, archival, and satellite tagging of tunas. *Fish physiology, 19*: 167-224.

Guttridge TL, Gruber SH, Krause J and Sims DW. 2010. Novel acoustic technology for studying free-ranging shark social behaviour by recording individuals' interactions. *PLoS ONE 5*: e9324

Guttridge TL, Gruber SH, Gledhill KS, Croft DP, Sims DW and Krause J. 2009. Social preferences of juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. *Animal Behaviour 78*(2): 543-548.

Guyomard D. 2013. Dynamique des interactions entre la petite pêche et les poissons prédateurs au large du littoral ouest (DIPPLO) de La Réunion. *Rapport CRPMEM-IRD*: 1p.

Guyomard D, Cliff G, Perry C, Gasbarre L, Futhazar F, Vangrevelynghe G, Landron F, Gazzo T, Villedieu L and Raybaud B. 2014. The CAPREQUINS project, a study on the catchability of bull and tiger sharks by “smart drumlines” for the feasibility of beach protection in St Paul, Reunion Island, Western Indian Ocean. *Oral presentation, Sharks International II conference, Durban, Juin 2014*.

Hall CM. 2001. Trends in ocean and coastal tourism: the end of the last frontier?. *Ocean & Coastal Management 44*(9): 601-618.

Hammerschlag N, Luo J, Irschick DJ and Ault JS. 2012. A comparison of spatial and movement patterns between sympatric predators: bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and Atlantic tarpon (*Megalops atlanticus*). *PLoS One, 7*(9): e45958.

Hammerschlag N, Gallagher AJ and Lazarre DM. 2011. A review of shark satellite tagging studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 398*(1): 1-8.

Harry AV, Saunders RJ, Smart JJ, Yates PM, Simpfendorfer CA and Tobin AJ. 2016. Assessment of a data-limited, multi-species shark fishery in the Great Barrier Reef Marine Park and south-east Queensland. *Fisheries Research, 177*: 104-115.

Hays GC, Ferreira LC, Sequeira AM, Meekan MG, Duarte CM, Bailey H, ... and Eguíluz VM. 2016. Key questions in marine megafauna movement ecology. *Trends in ecology & evolution 31*(6): 463-475.

Hazin FHV and Afonso AS. 2014. A green strategy for shark attack mitigation off Recife, Brazil. *Animal Conservation, 17*(4): 287-296.

Hazin FH, Burgess GH and Carvalho FC. 2008. A shark attack outbreak off Recife, Pernambuco, Brazil: 1992–2006. *Bulletin of Marine Science 82*(2): 199-212.

Hazin FH, Kihara K, Otsuka K, Boeckman CE and Leal EC. 1994. Reproduction of the Blue Shark *Prionace glauca* in the South-Western Equatorial Atlantic Ocean. *Fisheries science 60*(5): 487-491.

Hearn A, Ketchum J, Klimley AP, Espinoza E and Penaherrera C. 2010. Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island, Galapagos Marine Reserve. *Marine Biology 157*: 1899–1915.

Hedrick AV and Temeles EJ. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution 4*(5): 136-138.

Henle K, Alard D, Clitherow J, Cobb P, Firbank L, Kull T, McCraken D, Moritz RFA, Niemelä J, Rebane M, Whascher D, Watt A and Young J. 2008. Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe–A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment 124*(1): 60-71.

Heithaus MR. 2001. Predator–prey and competitive interactions between sharks (order Selachii) and dolphins (suborder Odontoceti): a review. *Journal of Zoology 253*(01): 53-68.

Heithaus MR, Delius BK, Wirsing AJ and Dunphydaly MM. 2009. Physical factors influencing the distribution of a top predator in a subtropical oligotrophic estuary. *Limnol. Oceanogr. 54*(2): 472-482.

Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ and Worm B. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution, 23*(4): 202-210.

Heithaus M, Frid A and Dill L. 2002. Shark-inflicted injury frequencies, escape ability, and habitat use of green and loggerhead turtles. *Marine Biology 140*: 229-236.

Heupel MR, Simpfendorfer CA, Espinoza M, Smoothey AF, Tobin A and Peddemors V. 2015. Conservation challenges of sharks with continental scale migrations. *Frontiers in Marine Science 2*: 12.

Heupel MR and Simpfendorfer CA. 2011. Estuarine nursery areas provide a low-mortality environment for young bull sharks *Carcharhinus leucas*. *Marine Ecology Progress Series 433*: 237-244.

Heupel MR, Simpfendorfer CA and Fitzpatrick R. 2010. Large–scale movement and reef fidelity of grey reef sharks. *PloS one 5*(3): e9650.

Heupel MR and Simpfendorfer CA. 2008. Movements and distribution of young bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in a variable estuarine environment. *Aquatic Biology 1*: 277-289.

Heupel MR, Reiss KL, Yeiser BG and Simpfendorfer CA. 2008. Effects of biofouling on performance of moored data logging acoustic receivers. *Limnology and Oceanography: Methods 6*(7): 327-335.

Heupel MR, Carlson JK and Simpfendorfer CA. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series 337*: 287-297.

Heupel MR, Semmens JM and Hobday AJ. 2006. Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Marine and Freshwater Research 57*(1): 1-13.

Heupel MR and Simpfendorfer CA. 2005. Quantitative analysis of aggregation behavior in juvenile blacktip sharks. *Marine Biology 147*(5): 1239-1249.

Holland KN, Meyer CG and Dagorn LC. 2009. Inter-animal telemetry: results from first deployment of acoustic'business card' tags. *Endangered Species Research 10*: 287-293.

Holland KN, Wetherbee BM, Lowe CG and Meyer CG. 1999. Movements of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in coastal Hawaiian waters. *Marine Biology 134*(4): 665-673.

How JR and de Lestang S. 2012. Acoustic tracking: issues affecting design, analysis and interpretation of data from movement studies. *Marine and Freshwater Research 63*(4): 312-324.

Hueter RE and Tyminski JP. 2002. Center for Shark Research (CSR) U.S. shark nursery research overview 1991-2001. *In*: McCandless CT, Pratt HL Jr., Kohler NE (eds), Shark nursery grounds of the Gulf of Mexico and the east coast waters of the United States: an overview. *NMFS Internal Report to NOAA's Highly Migratory Species Office*: 116-135.

Hueter RE and Manire CA. 1994. Bycatch and catch-release mortality of small sharks in the Gulf coast nursery grounds of Tampa Bay and Charlotte Harbor. *Mote Marine Laboratory Tech Rep 368*: 183 pp.

Huveneers C, Rogers PJ, Semmens JM, Beckmann C, Kock AA, Page B and Goldsworthy SD. 2013. Effects of an electric field on white sharks: in situ testing of an electric deterrent. *PloS one, 8*(5): e62730.

ISAF 2015: The International Shark Attack File. www.flmnh.ufl.edu/fish/sharks

Integrated Taxonomic Information System (ITIS). 2012. Integrated Taxonomic Information System.
http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=160275

Jaccoud A. 2014. Mieux comprendre pour mieux agir. Approche sociale de la crise requin. *Rapport DEAL, Saint-Denis, La Réunion*: 172 p.
Jacoby DM, Croft DP and Sims DW. 2012. Social behaviour in sharks and rays: analysis, patterns and implications for conservation. *Fish and Fisheries 13*(4): 399-417.

Jacoby DM, Busawon DS and Sims DW. 2010. Sex and social networking: the influence of male presence on social structure of female shark groups. *Behavioral Ecology 61*: 1-21.

Jauze JM. 2013. Highs and lows of the resortification of the Saint-Paul coast (Reunion Island). *Miscellanea Geographica-Regional Studies on Development 17*(1): 5-14.

Jenson NH. 1976. Reproduction of the Bull Shark, Carcharhinus leucas, in the Lake Nicaragua-Rio San Juan System. *In*: Investigations of the Ichthyofauna of Rapport bibliographique : Biologie et Ecologie du requin tigre et du requin bouledogue, *ed. Thomas B. Thorson, School of Life Sciences, University of Nebraska-Lincoln*: 539-559.

Johnson R, Bester MN, Dudley SF, Oosthuizen WH, Meÿer M, Hancke L and Gennari E. 2009. Coastal swimming patterns of white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Mossel Bay, South Africa. *Environmental biology of fishes 85*(3): 189-200.

Jorgensen SJ, Chapple TK, Anderson S, Hoyos M, Reeb C and Block BA. 2012. Connectivity among white shark coastal aggregation areas in the Northeastern Pacific. *Global perspectives on the biology and life history of the white shark*: 159-168.

Kessel ST, Cooke SJ, Heupel MR, Hussey NE, Simpfendorfer CA, Vagle S and Fisk AT. 2014. A review of detection range testing in aquatic passive acoustic telemetry studies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries 24*(1): 199-218.

Kidder GW, Petersen CW and Preston RL. 2006. Energetics of osmoregulation: II. water flux and osmoregulatory work in the euryhaline fish, Fundulus heteroclitus. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology 305*(4): 318–327.

Klimley AP. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes 18*(1): 27-40.

Klimley AP. 1985. Schooling in Sphyrna lewini, a species with low risk of predation: a non-egalitarian state. *Z. Tierpsychol. 70*: 297–319.

Klimley AP, Beavers SC, Curtis TH and Jorgensen SJ. 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Environmental Biology of Fishes, 63*(2): 117-135.

Klimley AP and Nelson DR. 1984. Diel movement patterns of the scalloped hammerhead shark (Sphyrna lewini) in relation to El Bajo Espiritu Santo: a refuging central-position social system. *Behavioral Ecology and Sociobiology 15*(1): 45-54.

Klimley AP and Nelson DR. 1981. Schooling of the scalloped hammerhead shark, Sphyrna lewini, in the Gulf of California. *Fisheries Bulletin 79*: 356-360.

Knip DM, Heupel MR and Simpfendorfer CA. 2012. Evaluating marine protected areas for the conservation of tropical coastal sharks. *Biological Conservation 148*(1): 200-209.

Kohler NE and Turner PA. 2001. Shark tagging: a review of conventional methods and studies. *Environ. Biol. Fish. 60*: 191-223.

Kohler NE, Casey JG and Turner PA. 1998. NMFS Cooperative SharkTagging Program, 1962-93: An Atlas of Shark Tag and Recapture Data. *Marine Fisheries Review 60*(2): 1-87.

Kock A, O'Riain MJ, Mauff K, Meÿer M, Kotze D and Griffiths C. 2013. Residency, habitat use and sexual segregation of white sharks, *Carcharodon carcharias* in False Bay, South Africa. PLoS One 8(1): 1-12.

Kock A, Titley S, Petersen W, Sikweyiya M, Tsotsobe S, Colenbrander D, Gold H and Oelofse G. 2012. A Pioneering Shark Safety Program in Cape Town, South Africa. *In*: Domeier M, ed. CRC Press, Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark: 447.

Kock A, Titley S, Petersen W, Sikweyiya M, Tsotsobe S, Colenbrander D, and Oelofse G. 2012. Shark spotters: A pioneering shark safety program in Cape Town, South Africa. In *Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark', Ed. ML Domeier*: 447-466.

Kocsis L, Vennemann TW, Ulianov A and Brunnschweiler JM. 2015. Characterizing the bull shark *Carcharhinus leucas* habitat in Fiji by the chemical and isotopic compositions of their teeth. *Environmental Biology of Fishes 98*(6): 1609-1622.

Knight J. 2000. Introduction. *In*: Natural enemies: People–wildlife conflicts in anthropological perspective, *Ed. J. Knight, London: Routledge*: 1–35.

Krause J and Ruxton GD. 2002. Living in groups. *Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press*.

Krebs JR and Davies NB. 2009. Behavioural Ecology: An evolutionary approach. *Oxford, 4th Ed. Blackwell* : 456p.

Krebs JR, Wilson JD, Bradbury RB and Siriwardena GM. 1999. The second silent spring? *Nature 400*(6745): 611-612.

Krebs JR and Davies NB. 1981. An Introduction to Behavioural Ecology. *Oxford, Ed. Blackwell* : 489p.

Krogh M and Reid D. 1996. Bycatch in the protective shark meshing programme off south-eastern New South Wales, Australia. *Biological Conservation 77*(2): 219-226.

Kruse S. 1991. The interactions between killer whales and boats in Johnstone Strait, BC. *Dolphin societies: Discoveries and puzzles*: 148-159.

Kurzman D. 2008. *Fatal voyage: the sinking of the USS Indianapolis*. Broadway Books.

L'Abée-Lund JH, Langeland A, Jonsson B and Ugedal O. 1993. Spatial segregation by age and size in Arctic charr: a trade-off between feeding possibility and risk of predation. *Journal of Animal Ecology 62*:160-168.

Lack M and Sant G. 2009. Trends in global shark catch and recent developments in management. *TRAFFIC International*: 33pp.

Lacroix GL and Voegeli FA. 2000. Development of automated monitoring systems for ultrasonic transmitters. *In*: Fish Telemetry: Proceedings of the 3rd Conference on Fish Telemetry in Europe. *CEFAS: Lowestoft, UK*: 37-50.

Lagabrielle E, Loiseau N, Verlinden N, Chabanet P and Soria M. 2012. Analyse des conditions environnementales et des usages de la mer associés aux attaques de requin à l'île de la Réunion entre 1980 et 2011. Program CHARC report. IRD, La Réunion.

Lagabrielle E, Metzger P, Martignac C, Lortic B and Durieux L. 2007. Les dynamiques d'occupation du sol à la Réunion (1989-2002). Mappemonde 86(2): 1-23.

Last PR and Stevens JD. 1994. Sharks and Rays of Australia. *Ed. CSIRO, Melbourne, Australia*: 513 pp.

Lea JSE, Humphries NE, Clarke CR and Sims DW. 2015. To Madagascar and back: long-distance, return migration across open ocean by a pregnant female bull shark *Carcharhinus leucas*. *Journal of fish biology 87*(6): 1313-1321.

Leblond ST and Rowat DR. 2016. Studying spatial distribution of the whale shark in the Gulf of Tadjora, Djibouti. *QScience Proceedings*: 29.

Le Boeuf BJ. 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*: 163-176.

Lemahieu A. 2015. Fréquentation et usages littoraux dans la Réserve Naturelle Marine de La Réunion. Élaboration d'un suivi pour l'analyse des dynamiques spatio-temporelles et apports de l'outil à la gestion et la recherche interdisciplinaire. *Thèse de Géographie, Université de La Réunion, Université Paris 1*: 365pp.

Letourneur Y, Chabanet P, Durville P, Taquet M, Tessier E, Parmentier M, Quéro JC and Pothin K. 2004. An updated checklist of the marine fish fauna of reunion island, south-western indian ocean. *Cybium 28*(3): 199-216.

Letourneur Y. 1995. Sensibilité et vulnérabilité des milieux marins de l'île de la Réunion. *Rapport DIREN Réunion*: 136 pp.

Liu J, Linderman M, Ouyang Z, An L, Yang J and Zhang H. 2001. Ecological degradation in protected areas: the case of Wolong Nature Reserve for giant pandas. *Science 292*(5514): 98-101.

Löe J and Röskaft E. 2004. Large carnivores and human safety: a review. *AMBIO: A Journal of the Human Environment 33*(6): 283-288.

Loiseau N, Kiszka J and Chabanet P. 2015. Observation par vidéo sous-marine de la fréquentation des requins côtiers sous les cages aquacoles, programme CHARC. Rapport scientifique final du programme CHARC IRD.

Lowe CG, Wetherbee BC and Meyer CG. 2006. Using acoustic telemetry monitoring techniques to quantify movement patterns and site fidelity of sharks and giant trevally around French Frigate Shoals and Midway atoll. *Atoll Research Bulletin*: 281-303.

Lowe CG, Wetherbee BM, Crow GL and Tester AL. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes 47*: 203-11.

Lyle JM and Timms GJ. 1984. North Australia's multi-species shark fishery exploratory fishing survey of shark and other pelagic fish resources found in Northern Territory inshore waters. *Fishery Report-Northern Territory Department of Primary Production (Australia) 4*(12): 75pp.

Madden F. 2004. Creating coexistence between humans and wildlife: global perspectives on local efforts to address human–wildlife conflict. *Human Dimensions of Wildlife 9*(4): 247-257.

Manire CA and Gruber SH. 1992. Anatomy of a shark attack. *Journal of Wilderness Medicine 3*(1): 4-8.

Martin RA, Rossmo DK and Hammerschlag N. 2009. Hunting patterns and geographic profiling of white shark predation. *Journal of Zoology 279*(2): 111-118.

Mathies NH, Ogburn MB, McFall G and Fangman S. 2014. Environmental interference factors affecting detection range in acoustic telemetry studies using fixed receiver arrays. *Marine Ecology Progress Series 495*: 27-38.

Matich P and Heithaus MR. 2015. Individual variation in ontogenetic niche shifts in habitat use and movement patterns of a large estuarine predator (*Carcharhinus leucas*). *Oecologia, 178*(2): 347-359.

Matich P and Heithaus MR. 2014. Multi-tissue stable isotope analysis and acoustic telemetry reveal seasonal variability in the trophic interactions of juvenile bull sharks in a coastal estuary. *Journal of Animal Ecology 83*(1): 199-213.

Maunder MN and Punt AE. 2004. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. *Fish. Res. 70*:141–159.

McClenachan L. 2009. Documenting loss of large trophy fish from the Florida Keys with historical photographs. *Conservation Biology, 23*(3): 636-643.

McComb K, Packer C and Pusey A. 1994. Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions, *Panthera leo*. *Animal Behaviour 47*(2): 379-387.

McCord M and Lamberth S. 2009. Catching and tracking the world's largest Zambezi (bull) shark *Carcharhinus leucas* in the Breede Estuary, South Africa: the first 43 hours. *African Journal of Marine Science 31*: 107–111.

McKibben JN and Nelson DR. 1986. Patterns of movements and grouping of grey reef sharks, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Enewetak, Marshal Islands. *Bull. Mar. Sci. 38*: 89-110.

McPherson FJ and Chenoweth PJ. 2012. Mammalian sexual dimorphism. *Animal reproduction science 131*(3): 109-122.

Medwin H and Clay CS. 1998. Fundamentals of Acoustical Oceanography Academic. *New York*: 24pp.

Menni RC and Lucifora LO. 2007. Condrictios de la Argentina y Uruguay. *ProBiota: Serie técnica y didáctica*: 17pp.

Merson RR and Pratt Jr HL. 2001. Distribution, movements and growth of young sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in the nursery grounds of Delaware Bay. *Environmental Biology of Fishes 61*(1): 13-24.

Meyer CG, Papastamatiou YP and Holland KN. 2010. A multiple instrument approach to quantifying the movement patterns and habitat use of tiger (*Galeocerdo cuvier*) and Galapagos sharks (*Carcharhinus galapagensis*) at French Frigate Shoals, Hawaii. *Marine Biology 157*(8): 1857-1868.

Mladenoff DJ, Haight RG, Sickley TA and Wydeven AP. 1997. Causes and implications of species restoration in altered ecosystems. *BioScience*: 21-31.

Molinier A and Molinier-Meyer N. 1981. Environnement et histoire: les loups et l'homme en France. *Revue d'histoire moderne et contemporaine 28*(2): 225-245.

Montaggioni L and Faure G. 1980. Les récifs coralliens des Mascareignes : océan Indien. *Centre Universitaire de La Réunion* : 151 pp.

Montoya RV and Thorson TB. 1982. The bull shark (*Carcharhinus leucas*) and largetooth sawfiish (*Pristis perotteti*) in Lake Bayano, a tropical man-made impoundment in Panama. *Environmental Biology of Fishes 7*(4): 341-347.

Mosser A and Packer C. 2009. Group territoriality and the benefits of sociality in the African lion, *Panthera leo*. *Animal Behaviour 78*(2): 359-370.

Mourier J and Planes S. 2013. Direct genetic evidence for reproductive philopatry and associated fine-scale migrations in female blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) in French Polynesia. *Molecular Ecology, 22*(1): 201-214.

Mourier J, Vercelloni J and Planes S. 2012. Evidence of social communities in a spatially structured network of a free-ranging shark species. *Animal Behaviour 83*(2): 389-401.

Mucientes GR, Queiroz N, Sousa LL, Tarroso P and Sims DW. 2009. Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. *Biology Letters*: 1-4.

Myers GS. 1952. Sharks and sawfishes in the Amazon. *Copeia*: 268-269.

Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP and Peterson CH. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science, 315*(5820): 1846-1850.

Myrberg Jr AA, Gordon CR and Klimley AP. 1978. Rapid withdrawal from a sound source by open-ocean sharks. *The Journal of the Acoustical Society of America 64*(5): 1289-1297.
Myrberg Jr AA and Gruber SH. 1974. The behavior of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. *Copeia*: 358-374.

Nakano H and Stevens JD. 2008. The biology and ecology of the blue shark, Prionace glauca. *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*: 140-151.

Natanson LJ, Adams DH, Winton MV and Maurer JR. 2014. Age and growth of the bull shark in the Western North Atlantic Ocean. *Transactions of the American Fisheries Society 143*(3): 732-743.

Naughton-Treves L, Grossberg R and Treves A. 2003. Paying for tolerance: rural citizens' attitudes toward wolf depredation and compensation. *Conservation biology, 17*(6): 1500-1511.

Neer JA, Thompson BA and Carlson JK. 2005. Age and growth of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in the northern Gulf of Mexico: incorporating variability in size at birth. *Journal of Fish Biology 67*: 370–383.

Neumann CJ. 1993. Global Overview. *In*: Holland GJ, Global Guide to Tropical Cyclone Forecasting, Ed., *World Meteorological Organization 1*: 1–56.

O'Connell CP, Abel DC, Gruber SH, Stroud EM and Rice PH. 2011. Response of juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, to a magnetic barrier simulating a beach net. *Ocean & Coastal Management 54*(3): 225-230.

O'Connell MT, Sheperd TD, O'Connell AMU and Myers RA. 2007. Longterm declines in two apex predators Bull Sharks and Alligator Gar, in Lake Pontchartrain, an Oligohaline Estuary in Southern Louisana. *Estuaries and Coasts 30*(4): 567-574.

Ogada MO, Woodroffe R, Oguge NO and Frank LG. 2003. Limiting depredation by African carnivores: the role of livestock husbandry. *Conservation Biology 17*(6): 1521-1530.

Ohta I and Kakuma S. 2005. Periodic behavior and residence time of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices around Okinawa Islands, as identified with automated listening stations. *Marine Biology, 146*(3): 581-594.

Ortega LA, Heupel MR, Beynen PV and Motta PJ. 2009. Movement patterns and water quality preferences of juvenile bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in a Florida estuary. *Environmental Biology of Fishes 84*: 361-373.

Otway NM, Bradshaw CJ and Harcourt RG. 2004. Estimating the rate of quasi-extinction of the Australian grey nurse shark (Carcharias taurus) population using deterministic age-and stage-classified models. *Biological Conservation, 119*(3): 341-350.

Packer C, Scheel D and Pusey AE. 1990. Why lions form groups: food is not enough. *American Naturalist* 1-19.

Packer C and Pusey AE. 1982. Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory? *Nature 296*: 740–742.

Papastamatiou YP, Meyer CG, Carvalho F, Dale JJ, Hutchinson MR and Holland KN. 2013. Telemetry and random-walk models reveal complex patterns of partial migration in a large marine predator. *Ecology, 94*(11): 2595-2606.

Papastamatiou YP, Itano DG, Dale JJ, Meyer CG and Holland KN. 2011. Site fidelity and movements of sharks associated with ocean-farming cages in Hawaii. *Marine and Freshwater Research 61*(12): 1366-1375.

Papastamatiou YP, Meyer CG and Holland KN. 2007. A new acoustic pH transmitter for studying the feeding habits of free-ranging sharks. *Aquatic Living Resources, 20*(4): 287-290.

Parks EK, Derocher AE and Lunn NJ. 2006. Seasonal and annual movement patterns of polar bears on the sea ice of Hudson Bay. *Canadian Journal of Zoology 84*(9): 1281-1294.

Patterson BD, Kasiki SM, Selempo E and Kays RW. 2004. Livestock predation by lions (*Panthera leo*) and other carnivores on ranches neighboring Tsavo National Parks, Kenya. *Biological conservation 119*(4): 507-516.

Perry C, Pino F, Guyomard D and Bodilis G. 2014. Real time alert innovation for maximising the "survival rate at releasing" of large sharks and other marine species: the "smart drumline" developed in Reunion Island. Paper presented at the Sharks International 2014 Conference, Durban, South Africa, June 2014.

Petersen CGT. 1896. The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea. *Report of the Danish Biological Station 6*: 1–48.

Peterson RO, Jacobs AK, Drummer TD, Mech LD and Smith DW. 2002. Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves, Canis lupus. *Canadian Journal of Zoology 80*(8): 1405-1412.

Pierce BM, Bleich VC, Wehausen JD and Bowyer RT. 1999. Migratory patterns of mountain lions: implications for social regulation and conservation. *Journal of Mammalogy 80*(3): 986-992.

Powell RA. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*: 442pp.

Pillans RD, Anderson WG, Good JP, Hyodo S, Takei Y, Hazon N and Franklin CE. 2006. Plasma and erythrocyte solute properties of juvenile bull sharks, *Carcharhinus leucas*, acutely exposed to increasing environmental salinity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 331*: 145-157.

Pillans RD, Good JP, Anderson WG, Hazon N and Franklin CE. 2005. Freshwater to seawater acclimation of juvenile bull sharks (*Carcharhinus leucas*): plasma osmolytes and Na+/K+-ATPase activity in gill, rectal gland, kidney and intestine. *Journal of comparative physiology. B, Biochemical, systemic, and environmental physiology 175*: 37-44.

Pillans RD and Franklin CE. 2004. Plasma osmolyte concentrations and rectal gland mass of bull sharks Carcharhinus leucas, captured along a salinity gradient. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology 138*: 363-71.

Piper DJ and Normark WR. 2009. Processes that initiate turbidity currents and their influence on turbidites: a marine geology perspective. *Journal of Sedimentary Research 79*(6): 347-362.

Pirog A, Jaquemet S, Soria M and Magalon H. 2017. First evidence of multiple paternity in the bull shark (*Carcharhinus leucas*). *Marine and Freshwater Research, 68*(1): 195-201.

Piton B and Taquet M. 1992. Océanographie physique des parages de l'île de la Réunion (Océan Indien). *Document Scientifique ORSTOM*: 39pp.

Postel S, Bawa K, Kaufman L, Peterson CH, Carpenter S, Tillman D, ... & Matson, P. A. (2012). *Ed. By Daily GC*, Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems, *Island Press*: 393pp.

Pratt Jr HL and Carrier JC. 2001. A review of elasmobranch reproductive behavior with a case study on the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. *Environmental Biology of Fishes*, *60*(1-3): 157-188.

Precht H. 2013. Temperature and life. *Springer Science & Business Media*.

Punt AE and Walker TI. 1999. Stock assessment and risk analysis for the school shark (*Galeorhinus galeus*) off southern Australia. *Marine and Freshwater Research*, *49*(7): 719-731.

Queiroz N, Humphries NE, Mucientes G, Hammerschlag N, Lima FP, Scales KL, Miller PI, Sousa LL, Seabra R and Sims DW. 2016. Ocean-wide tracking of pelagic sharks reveals extent of overlap with longline fishing hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences 113*(6): 1582-1587.

Quinn TJ and Deriso RB. 1999. Quantitative fish dynamics. *Oxford University Press*. Raik DB, Lauber TB, Decker DJ and Brown TL. 2005. Managing community controversy in suburban wildlife management: adopting practices that address value differences. *Human Dimensions of Wildlife 10*(2): 109-122.

Ramsay MA and Stirling I. 1986. On the mating system of polar bears. *Canadian Journal of Zoology 64*(10): 2142-2151.

Rand RW. 1967. The Cape fur seal (*Arctocephalus Pusillus Pusillus*). 3. General behaviour on land and at sea. *Investigation Report, Division of Sea Fisheries, South Africa, 60*: 1-39.

Rard M and Menou A. 2011. Bilan sur les activités nautiques à l'île de La Réunion. *Saint-Denis, Observatoire marin de La Réunion* : 80 p.

Revillion C, Goutorbe S. and Pennober G. 2015. Contribution à la caractérisation de la turbidité littorale par télédétection. Rapport CHARC : Annexe : 93-107.

Robbins RL. 2007. Environmental variables affecting the sexual segregation of great white sharks *Carcharodon carcharias* at the Neptune Islands South Australia. *Journal of Fish Biology*, *70*(5): 1350-1364.

Robert M, Dagorn L, Filmalter JD, Deneubourg JL, Itano D and Holland K. 2013. Intra-individual behavioral variability displayed by tuna at fish aggregating devices (FADs). *Marine Ecology Progress Series, 484*: 239-247.

Roff G, Doropoulos C, Rogers A, Bozec YM, Krueck NC, Aurellado E, Priest M, Birell C and Mumby PJ. 2016. The ecological role of sharks on coral reefs. *Trends in ecology & evolution*, *31*(5): 395-407.

Sadowsky V. 1971. Notes on the Bull Shark, *Carcharhinus leucas*, in the lagoon region of Canania, Brazil. *Bolm. Inst. oceanogr. S Paulo 20*(2) 71-78.

Salvatore D and Brooker RF. 1993. Managerial economics in a global economy. Chapter 10: Game Theory and Strategic Behaviour. *McGraw-Hill, New York*: *60pp*.

Schmid TH, Murru FL and McDonald F. 1990. Feeding habits and growth rates of bull (*Carcharhinus leucas* (Valenciennes)), sandbar (*Carcharhinus plumbeus* (Nardo)), sandtiger (*Eugomphodus taurus* (Rafinesque)), and nurse (*Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre)) sharks maintained in captivity. *J. Aquac. Aquat. Sci. 5*: 100–105.

Shepherd TD and Myers RA. 2005. Direct and indirect fishery effects on small coastal elasmobranchs in the northern Gulf of Mexico. *Ecology Letters, 8*(10): 1095-1104.

Shin YJ and Cury P. 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 61*(3): 414-431.

Simpfendorfer C and Burgess GH. 2009. *Carcharhinus leucas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T39372A10187195.

Simpfendorfer CA, Freitas GG, Wiley TR and Heupel MR. 2005. Distribution and Habitat Partitioning of Immature Bull Sharks (*Carcharhinus leucas*) in a Southwest Florida Estuary. *Estuaries 28*(1): 78-85.

Sims DW. 2010. Tracking and analysis techniques for understanding free-ranging shark movements and behaviour. *In*: *eds Carrier J, Heithaus M and Musick J* Biology of Sharks and their Relatives, *CRC, Boca Raton, FL, 2*: 351–392.

Sims DW. 2005. Differences in habitat selection and reproductive strategies of male and female sharks. *Sexual segregation in vertebrates: Ecology of the two sexes*: 127-147.

Sims, D, Nash J and Morritt D. 2001. Movements and activity of male and female dogfish in a tidal sea lough: alternative behavioural strategies and apparent sexual segregation. *Marine Biology, 139*(6), 1165-1175.

Sims DW, Southall EJ, Quayle VA and Fox AM. 2000. Annual social behaviour of basking sharks associated with coastal front areas. Proceedings of the Royal Society of London B: *Biological Sciences 267*(1455): 1897-1904.

Smith J. 1952. *Carcharhinus zambezensis* Peters, 1852, with note on other chondrichthyan fishes. *Ann. Mag. Nat. Hist. 12*(5): 837-863.

Snelson Jr FF, Mulligan TJ and Williams SE. 1984. Food habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida coastal lagoons. *Bull. Mar. Sci. 34*: 71-80.

Sogbohossou EA, Bauer H, Loveridge A, Funston PJ, De Snoo GR, Sinsin B and De Iongh HH. 2014. Social Structure of Lions (*Panthera leo*) Is Affected by Management in Pendjari Biosphere Reserve, Benin. *PLoS ONE 9*(1): e84674.

Soria M. 2014. Etude du comportement des requins bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et tigre (*Galeocerdo cuvier*) à La Réunion. Programme CHARC. *Rapport IRD, Programme CHARC*: 100pp.

Soria M, Dagorn L, Potin G and Fréon P. 2009. First field-based experiment supporting the meeting point hypothesis for schooling in pelagic fish. *Animal Behaviour, 78*(6): 1441-1446.

Speed CW, Meekan MG, Field IC, McMahon CR, Stevens JD, McGregor F, Huveneers C, Berger Y and Bradshaw CJ. 2011. Spatial and temporal movement patterns of a multi-species coastal reef shark aggregation. *Marine Ecology Progress Series 429*: 261-275.

Speed CW, Field IC, Meekan MG and Bradshaw CJA. 2010. Complexities of coastal shark movements and their implications for management. *Marine Ecology Progress Series 408*: 275–305.

Springer S. 1967. Social organization of shark populations. *In*: Sharks, Skates and Rays, *ed. Gilbert PW, Mathewson RF and Rall DP, Baltimore, Johns Hopkins University Press*: 149-174.

Stander PE, Haden PJ, Kaqece II and Ghau II. 1997. The ecology of asociality in Namibian leopards. *Journal of Zoology 242*(2): 343-364.

Stearns SC. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol. 3*: 259–268.

Stevens JD and McLoughlin KJ. 1991. Distribution, size, and sex composition, reproductive biology and diet of sharks from northern Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res. 40*:129-146.

Stoate C, Boatman ND, Borralho RJ, Carvalho CR, De Snoo GR and Eden P. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of environmental management 63*(4): 337-365.

Stokke S and Du Toit JT. 2002. Sexual segregation in habitat use by elephants in Chobe National Park, Botswana. *African Journal of Ecology 40*(4): 360-371.

Sumpton WD, Taylor SM, Gribble NA, McPherson G and Ham T. 2011. Gear selectivity of large-mesh nets and drumlines used to catch sharks in the Queensland Shark Control Program. *African Journal of Marine Science 33*(1): 37-43.

Taglioni F and Guiltat S. 2015. Le risque d'attaques de requins à La Réunion. *EchoGéo [En ligne], Sur le Vif*: 22pp.

Tessier E, Bigot L, Cadet C, Cauvin B, Chabanet P, Conand C, ... and Quod JP. 2008. Les récifs coralliens de La Réunion en 2007: état des lieux et réseau de suivi. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie, 63*(1-2): 85-102.

Testerman CB. 2014. Molecular Ecology of Globally Distributed Sharks. Doctoral dissertation. *Nova Southeastern University. Retrieved from NSUWorks, Oceanographic Center*: 202pp.

Thomerson JE, Thorson TB and Hempel RL. 1977. The bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the upper Mississippi River near Alton, Illinois. *Copeia*: 166-168.

Thorson TB. 1971. Movement of Bull Sharks, *Carcharhinus leucas*, Between Carribean Sea and Lake Nicaragua Demonstrated by Tagging. *Copeia 2*: 336-338.

Tillett BJ, Meekan MG, Field IC, Hua Q and Bradshaw CJ. 2011. Similar life history traits in bull (*Carcharhinus leucas*) and pig-eye (*C. amboinensis*) sharks. *Marine and Freshwater Research 62*(7): 850-860.

Tinbergen N. 1951.The study of instinct. *Oxford,UK: Clarendon*.

Topelko KN and Dearden P. 2005. The shark watching industry and its potential contribution to shark conservation. *Journal of Ecotourism 4*(2): 108-128.

Trape S. 2008. Shark Attacks in Dakar and the Cap Vert Peninsula, Senegal: Low Incidence despite High Occurrence of Potentially Dangerous Species. *PLoS ONE 3*(1): 1-6.

Treves A, Wallace RB, Naughton-Treves L and Morales A. 2006. Co-managing human–wildlife conflicts: a review. *Human Dimensions of Wildlife 11*(6): 383-396.

Trinkel M and Kastberger G. 2005. Competitive interactions between spotted hyenas and lions in the Etosha National Park, Namibia. *African Journal of Ecology 43*(3): 220-224.

Trystram C, Rogers KM, Soria M and Jaquemet S. 2016. Feeding patterns of two sympatric shark predators in coastal ecosystems of an oceanic island. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* (999): 1-12.

Tsakem SC, Tchamba M and Weladji RB. 2015. Les gorilles du Parc National de Lobéké (Cameroun): interactions avec les populations locales et implications pour la conservation. *Int. J. Biol. Chem. Sci. 9*(1): 270-280.

Vangrevelynghe G. 1999. Attaques de requins à l'île de La Réunion (sud-ouest de l'Océan Indien). *In*: Seret B, Sire J-Y (eds), Proceedings of the 3rd Meeting of the European Elasmobranch Association, *Paris (France): French Ichthyological Society and IRD*: 78–81.

Vangrevelynghe G. 1994. Les requins a la reunion: mythes et realite; etude de 12 cas d'accidents lies aux requins. *Doctoral dissertation, Lille 2*.

Van Horn RC, Engh AL, Scribner KT, Funk SM and Holekamp KE. 2004. Behavioural structuring of relatedness in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*) suggests direct fitness benefits of clan-level cooperation. *Molecular Ecology 13*(2): 449-458.

Vianna GM, Meekan MG, Bornovski TH and Meeuwig JJ. 2014. Acoustic telemetry validates a citizen science approach for monitoring sharks on coral reefs. *PloS one 9*(4): e95565.

Vié JC, Hilton-Taylor C, Pollock C, Ragle J, Smart J, Stuart SN and Tong R. 2009. The IUCN Red List: a key conservation tool. *Wildlife in a changing world–An analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*: 1.

Voegeli FA, Smale MJ, Webber DM, Andrade Y and O'Dor RK. 2001. Ultrasonic telemetry, tracking and automated monitoring technology for sharks. *In*: The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson, *Springer Netherlands*: 267-282.

Wearmouth VJ and Sims DW. 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Advances in marine biology 54*: 107-170.

Werbrouck A, Vangrevelynghe G, Landron F, Charlier P, Loire C, Gauthier C. 2014. Expertise médicolégale des victimes d'attaques et de morsures de requins à la Réunion. *La Revue de Médecine Légale 5*: 110-121.
Wetherbee BM, Lowe CG and Crow GL. 1994. A review of shark control in Hawaii with recommendations for future research. *Pacific Science 48*(2): 95-115.

Werry JM, Planes S, Berumen ML, Lee KA, Braun CD and Clua E. 2014. Reef-fidelity and migration of tiger sharks, Galeocerdo cuvier, across the Coral Sea. *PLoS ONE 9*(1): e83249.

Werry JM and Clua E. 2013. Sex-based spatial segregation of adult bull sharks, *Carcharhinus leucas*, in the New Caledonian great lagoon. *Aquatic Living Resources, 26*(4): 281-288.

Woolgar JD, Cliff G, Nair R, Hafez H and Robbs JV. 2001. Shark attack: review of 86 consecutive cases. *Journal of Trauma and Acute Care Surgery 50*(5): 887-891.

Whitney NM, Lear KO, Gaskins LC and Gleiss AC. 2016. The effects of temperature and swimming speed on the metabolic rate of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*, Bonaterre). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 477*: 40-46.

Whitney NM, Pratt Jr HL, Pratt TC and Carrier JC. 2010. Identifying shark mating behaviour using three-dimensional acceleration loggers. *Endangered Species Research, 10*: 71-82.

Whitney NM, Pratt HL and Carrier JC. 2004. Group courtship, mating behaviour and siphon sac function in the whitetip reef shark, *Triaenodon obesus*. *Animal behaviour 68*(6): 1435-1442.

Williams R, Okey TA, Wallace SS and Gallucci VF. 2010. Shark aggregation in coastal waters of British Columbia. *Marine Ecology Progress Series 414*: 249-256.

Williams CK, Ericsson G and Heberlein TA. 2002. A quantitative summary of attitudes toward wolves and their reintroduction. *Wildlife Society Bulletin 30*:575-584.

Wiley TR and Simpfendorfer CA. 2007. The ecology of elasmobranchs occurring in the Everglades National Park, Florida: Implications for conservation and management. *Bull. Mar. Sci. 80*: 171–189.

Wong BB and Candolin U. 2015. Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology 26*(3): 665-673.

Yano K, Mori H, Minamikawa K, Ueno S, Uchida S, Nagai K, Toda M and Masuda M. 2000. Behavioral response of sharks to electric stimulation. *Bulletin of Seikai National Fisheries Research Institute (Japan) 78*: 13-30.

Yeiser BG, Heupel MR and Simpfendorfer CA. 2008. Occurrence, home range and movement patterns of juvenile bull (*Carcharhinus leucas*) and lemon (*Negaprion brevirostris*) sharks within a Florida estuary. *Marine and Freshwater Research 59*: 489–501.

Zaninetti JM. 2006. L'urbanisation du littoral en France. *Population & Avenir 677*(2): 4-8.

ANNEXES

Annexe 1. Carte de la Réserve Nationale Marine de La Réunion.

Délimitation des zones en fonction des niveaux de réglementation : bleu clair : Niveau 1 ; bleu avec traits en diagonales : Niveau 2A ; bleu avec traits horizontaux : Niveau 2B ; rouge : Niveau 3. ©Réserve Nationale Marine de La Réunion

Annexe 2 : Valeurs extrêmes des variables lors de l'étude de la répartition côte/large des requins bouledogue adultes

Adlt F+M	Côte/Large	Stations	Valeurs		Côte/Large	Stations	Valeurs
Indice de présence	L	AIGRBR	1.795	Moy. des temps de présence (min)	L	BRBRIS	40.4(±58)
	C	GOLFETSAL	2.378		C	GRRAVI	75.4 (±335)
	C	ETDUGOL	2.292	Cv des temps de présence	L	CM-BSSG	1.0
Indice de fréquentation	C	STMARIE	0.030		L	CM-LCLH	0.9
	C	RIVDGAL	0.026		C	AIGRCM	0.8
	L	AIGRBR	0.026		L	BRBOUCAN	3.1
	L	BRBRIS	0.039		C	SALINE	2.1
	C	GOLFETSAL	0.038		L	ERMITA	2.5
	C	ETDUGOL	0.049		C	GRRAVI	4.5
	L	CM-LSP	0.026		C	NDSTLEUBS	2.4
% de requins détectés	L	CM-LCLH	23		C	PTDIABL	2.0

Adlt F	Côte/Large	Stations	Valeurs		Côte/Large	Stations	Valeurs
Indice de présence	L	AIGRBR	1.558	Moy. des temps de présence (min)	L	ARDA	40.7
	L	BRBRIS	1.277		L	BRBOUCAN	33.5
	C	GOLFETSAL	1.250		L	BRBRIS	42.5
	C	ETDUGOL	1.415	Cv des temps de présence	L	ARDA	1.8
Indice de fréquentation	C	STMARIE	0.025		L	CM-BSSG	1.0
	C	RIVDGAL	0.021		L	CM-LCLH	0.7
	L	ARDA	0.013		C	AIGRCM	0.7
	L	AIGRBR	0.024		L	BRBOUCAN	3.0
	L	BRBRIS	0.038		L	ERMITA	2.8
	C	RONOIR	0.015		C	SALINE	2.7
	C	GOLFETSAL	0.019		C	NDSTLEUBS	2.1
	C	ETDUGOL	0.031		L	NDSTLEUCM	0.8
% de requins détectés	L	CM-LCLH	22		C	PTDIABL	2.0

Adlt M	Stations	Côte/Large	Valeurs		Stations	Côte/Large	Valeurs
Indice de présence	L	SUDSTLEU	0.545	Moy. des temps de présence (min)	L	CAPLAHOU	32.0
	L	PTOISEAU	0.591		C	GRRAVI	139.2
	C	GOLFETSAL	1.127		L	CM-LSP	36.9
	C	ETDUGOL	0.877	Cv des temps de présence	C	GRRAVI	3.4
	L	CM-LSP	0.738		C	NDSTLEUBS	2.9
Indice de fréquentation	L	CAPLAHOU	0.008				
	L	SUDSTLEU	0.005				
	L	PTOISEAU	0.004				
	C	GOLFETSAL	0.019				
	C	ETDUGOL	0.018				
	L	CM-LSP	0.019				

Annexe 3. Nombre de stations d'écoute avec plus de 10 jours de présence pour chaque requin

Code requin	16	29	12	31	10	11	18	19	25	13	21	5	22	6	30	20
Nbre de stations	2	3	5	5	6	8	8	8	8	11	14	15	18	21	21	23
Stations	GOLFETSAL	RIVDGAL	BRBOUCAN	HOULO	BRBOUCAN	RONOIR	RIVDGAL	RIVDGAL	BRBRIS	NDSTLEUBS	RONOIR	RIVDGAL	HOULO	BRBRIS	RONOIR	RIVDGAL
	ETDUGOL	ARDA	AIGRBR	RIVDGAL	AIGRBR	BRBRIS	ARDA	CAPLAHOU	SOUFFLE	SUDSTLEU	BRBRIS	3BASSCM	RIVDGAL	SALINE	SUDBRI	ARDA
		CAPLAHOU	RONOIR	ARDA	RONOIR	NDSTLEUBS	CAPLAHOU	SUDSTLEU	RAVAVIR	SOUFFLE	SUDBRI	NDSTLEUBS	ARDA	3BASSCM	3BASSCM	CAPLAHOU
			BRBRIS	CAPLAHOU	BRBRIS	SUDSTLEU	BRBOUCAN	PTOISEAU	ETSALBR	RAVAVIR	BR3BASS	SUDSTLEU	CAPLAHOU	BR3BASS	BR3BASS	BRBOUCAN
			ERMITA	STMARIE	BR3BASS	PTSELSUD	AIGRBR	GOLFETSAL	PTOISEAU	ETSALCM	NDSTLEUBS	SOUFFLE	BRBOUCAN	GRRAVI	SUDSTLEU	AIGRBR
					GOLFETSAL	SOUFFLE	RONOIR	ETDUGOL	GOLFETSAL	ETSALBR	SUDSTLEU	ETSALCM	AIGRBR	POINTCHA	SOUFFLE	RONOIR
						GOLFETSAL	BRBRIS	RIVSTETIE	ETDUGOL	PTOISEAU	SOUFFLE	PTOISEAU	BRBRIS	NDSTLEUBS	RAVSABL	BRBRIS
						ETDUGOL	STMARIE	STMARIE	RIVSTETIE	GOLFETSAL	ETSALCM	GOLFETSAL	BR3BASS	NDSTLEUCM	RAVAVIR	SUDBRI
										ETDUGOL	ETSALBR	ETDUGOL	SUDSTLEU	SUDSTLEU	ETSALCM	SALINE
										PTDIABL	PTOISEAU	RIVSTETIE	SOUFFLE	PTSELSUD	ETSALBR	BR3BASS
										CM-LSP	GOLFETSAL	AEPIERFD	ETSALBR	SOUFFLE	PTOISEAU	NDSTLEUBS
											ETDUGOL	PTDIABL	PTOISEAU	RAVAVIR	GOLFETSAL	SUDSTLEU
											RIVSTETIE	PTRIVABOR	GOLFETSAL	ETSALCM	ETDUGOL	SOUFFLE
											PTRIVABOR	CM-LSP	ETDUGOL	ETSALBR	RIVSTETIE	ETSALCM
												STMARIE	RIVSTETIE	PTOISEAU	AEPIERFD	ETSALBR
													CM-LCLH	GOLFETSAL	PTDIABL	PTOISEAU
													CM-LSP	ETDUGOL	STPJUMBO	GOLFETSAL
													STMARIE	RIVSTETIE	RAVBLANC	ETDUGOL
														AEPIERFD	STPIERPORT	RIVSTETIE
														PTDIABL	PTRIVABOR	AEPIERFD
														CM-LSP	CM-LSP	PTDIABL
																PTRIVABOR
																CM-LSP

Annexe 4. Définitions des CAP et CAS : analyses statistiques

Requin 16

Le ***requin 16*** n'était présent, plus de 10 jours, que dans la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL ; **Tableau 1**). Cependant, il n'est pas resté suffisamment longtemps dans cette zone pour la définir comme une CAP ou un CAS. Le requin 16 n'a donc pas de CAP ni de CAS au sein de la zone d'étude durant la période d'observation.

Tableau 1. Variables de présence du requin 16 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
ETDUGOL	19	411	0,0004	0,04	13	1,0	51
GOLFETSAL	14	411	0,0008	0,06	18	1,3	103

Requin 29

Le ***requin 29*** n'était présent, plus de 10 jours, que dans la baie de Saint Paul (RIVDGAL, ARDA et CAPLAHOU ; **Tableau 2**). Cependant, il n'est pas resté suffisamment longtemps dans cette zone pour la définir comme une CAP ni un CAS. Le requin 29 n'a donc pas de CAP ni de CAS au sein de la zone d'étude durant la période d'observation.

Tableau 2. Variables de présence du requin 29 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
ARDA	15	348	0,0017	0,10	24	1,1	128
RIVDGAL	15	479	0,0007	0,05	18	1,1	84
CAPLAHOU	16	479	0,0012	0,07	24	0,9	89

Requin 12

Le ***requin 12*** était présent plus de 10 jours à Boucan Canot (BRBOUCAN), à Saint Gilles (AIGRBR, RONOIR et BRBRIS) et à l'Ermitage (ERMITA). La zone de Saint Gilles apparait comme le centre d'activité de ce requin (**Tableau 3**). Une partie du large de Saint Gilles (BRBRIS) représente le CAP, caractérisé par un indice de fréquentation très élevée, un

nombre de visites important d'une durée moyenne de 37 min avec un maximum de 4,0 heures. On distingue deux types de CAS, un au large de Saint Gilles (CAS1 : AIGRBR) définit par un indice fréquentation élevé induit par un nombre important de visite de courtes durées (17 min en moyenne) et un plus proche des côtes de Saint Gilles (CAS2 : RONOIR) dont l'indice de fréquentation est faible résultant de visites peu nombreuses d'une durée moyenne de 21 min. Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 3. Variables de présence du requin 12 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
BRBRIS	CAP	35	230	0,0107	0,42	37	1,1	242
AIGRBR	CAS1	27	156	0,0040	0,35	17	1,1	90
RONOIR	CAS2	20	230	0,0017	0,11	21	1,2	103
BRBOUCAN	NA	13	230	0,0007	0,07	15	0,9	43
ERMITA	NA	12	230	0,0004	0,06	9	1,3	44

Requin 31

Le ***requin 31*** était présent plus de 10 jours à Sainte Marie (STMARIE), au Port (HOULO) et en baie de Saint Paul (RIVDGAL, ARDA et CAPLAHOU). Il n'y a pas eu de CAP au sein de la zone d'étude durant la période d'observation. Le nord et le centre de la baie de Saint Paul (RIVDGAL et ARDA) et Sainte Marie (STMARIE) représentent des CAS (**Tableau 4**), caractérisé par un indice de fréquentation élevé résultant d'un faible nombre de visite de longues durées (47 min en moyenne avec un maximum de 6,4 heures). Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 4. Variables de présence du requin 31 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
RIVDGAL	CAS2	35	479	0,0036	0,13	42	1,0	205
ARDA	CAS2	12	348	0,0021	0,06	49	1,9	382
STMARIE	CAS2	23	479	0,0020	0,06	49	1,1	226
CAPLAHOU	NA	13	479	0,0010	0,04	35	0,7	86
HOULO	NA	15	331	0,0006	0,08	10	1,0	53

Requin 10

Le ***requin 10*** était présent plus de 10 jours à Boucan Canot (BRBOUCAN), à Sainte Gilles (AIGRBR, RONOIR et BRBRIS), à Trois Bassins (BR3BASS) et en baie de Saint Louis (GOLFETSAL). La zone de Saint Gilles apparait comme le centre d'activité de ce requin (**Tableau 5**). Elle constitue (AIGRBR RONOIR et BRBRIS) un CAP, caractérisés par des indices de fréquentation très élevés résultant d'un grand nombre de visites de longues durées (40 min en moyenne avec un maximum de 10,2 heures). Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 5. Variables de présence du requin 10 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
BRBRIS	CAP	75	427	0,0174	0,47	54	1,5	609
AIGRBR	CAP	48	136	0,0148	0,71	30	1,3	227
RONOIR	CAP	66	427	0,0090	0,37	35	1,6	460
BRBOUCAN	NA	15	191	0,0008	0,08	14	0,9	49
BR3BASS	NA	15	427	0,0002	0,04	6	0,7	15
GOLFETSAL	NA	16	427	0,0001	0,04	5	0,4	8

Requin 34

Le ***requin 34*** était présent plus de 10 jours que sur le sec de Saint Paul (CM-BSSG), à Trois Bassins (BR3BASS), à Saint Leu (SUDSTLEU, PTSELSUD et SOUFFLE) et à Etang Salé (RAVAVIR et ETSALBR ; **Tableau 6**). Ces zones apparaissent comme les centres d'activité de ce requin. Cependant, il n'est pas resté suffisamment longtemps dans ces zones pour les définir comme un CAP et un CAS. Le requin 34 n'a donc pas de CAP ni de CAS au sein de la zone d'étude durant la période d'observation.

Tableau 6. Variables de présence du requin 34 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	Groupe	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
CM-BSSG	1	15	260	0,0015	0,14	15	0,8	53
RAVAVIR	1	20	208	0,0014	0,16	12	1,6	99
PTSELSUD	1	23	209	0,0011	0,13	11	1,5	91
ETSALBR	2	13	231	0,0011	0,06	25	1,0	77
SOUFFLE	3	28	448	0,0006	0,08	11	1,4	61
SUDSTLEU	3	14	448	0,0002	0,03	10	1,3	54
BR3BASS	3	11	448	0,0001	0,03	5	0,5	8

Requin 11

Le ***requin 11*** était présent plus de 10 jours à Sainte Gilles (RONOIR et BRBRIS), à Saint Leu (NDSTLEUBS, SUDSTLEU, PTSELSUD et SOUFFLE) et en baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL). Il n'y a pas eu de CAP au sein de la zone d'étude durant la période d'observation. Le large et la côte de Saint Gilles (BRBRIS et RONOIR) représentent des CAS (**Tableau 7**), caractérisé par un indice de fréquentation élevée associé à des visites peu nombreuses mais de longues durées (56 min en moyenne avec un maximum de 6,3 heures). Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 7. Variables de présence du requin 11 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
BRBRIS	CAS2	15	230	0,0082	0,18	66	1,3	378
RONOIR	CAS2	13	230	0,0073	0,23	46	1,3	246
SOUFFLE	NA	13	188	0,0012	0,18	10	1,5	74
ETDUGOL	NA	11	230	0,0004	0,06	11	1,5	66
SUDSTLEU	NA	13	230	0,0011	0,11	15	1,8	109
GOLFETSAL	NA	11	188	0,0010	0,08	18	1,1	69
NDSTLEUBS	NA	13	230	0,0014	0,10	20	1,2	81
PTSELSUD	NA	12	230	0,0011	0,08	19	1,3	96

Requin 18

Le ***requin 18*** était présent plus de 10 jours à Sainte Marie (STMARIE), en baie de Saint Paul (RIVDGAL, ARDA et CAPLAHOU), à Boucan Canot (BRBOUCAN) et à Sainte Gilles (AIGRBR, RONOIR et BRBRIS). Les zones de Sainte Marie, de la Baie de Saint Paul et de Saint Gilles apparaissent comme les centres d'activités du requin 18 (**Tableau 8**). La zone de Sainte Marie (STMARIE) et l'embouchure de la Rivière des Galets (RIVDGAL) représente les CAP, caractérisé par un indice de fréquentation très élevé résultant d'un très grand nombre de visites de longues durées (47 min en moyenne avec un maximum de 8,7 heures). Il y a deux CAS, localisé au centre de la baie de Saint Paul (ARDA) et au large de Saint Gilles (BRBRIS), qui sont caractérisés par un indice de fréquentation élevé due à un nombre important de visites de longue durée (34 min en moyenne de 34 min avec un maximum de 5,8 heures). Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 8. Variables de présence du requin 18 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
STMARIE	CAP	112	428	0,0199	0,57	51	1,4	497
RIVDGAL	CAP	98	545	0,0120	0,40	43	1,4	524
ARDA	CAS3	53	414	0,0065	0,30	32	1,4	227
BRBRIS	CAS3	49	545	0,0056	0,22	37	1,2	346
AIGRBR	NA	18	156	0,0019	0,23	12	1.3	70
CAPLAHOU	NA	50	545	0,0013	0,13	14	1,1	67
RONOIR	NA	23	545	0,0016	0,06	40	1,6	220
BRBOUCAN	NA	19	309	0,0037	0,07	71	2,7	790

Requin 19

Le ***requin 19*** était présent plus de 10 jours à Sainte Marie (STMARIE), en baie de Saint Paul (RIVDGAL et CAPLAHOU), à Sainte Leu (SUDSTLEU) et en baie de Saint Louis (PTOISEAU, GOLFETSAL, ETDUGOL et RIVSTETIE). Les zones de Sainte Marie, de la Baie de Saint Paul et de la baie de Saint Louis apparaissent comme les centres d'activités du requin 19 (**Tableau 9**). La zone de Sainte Marie (STMARIE) et de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) représente les CAP, caractérisé par un indice de fréquentation

élevé résultant d'un grand nombre de visites d'une durée moyenne de 28 min avec un maximum de 5,8 heures. Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 9. Variables de présence du requin 19 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
ETDUGOL	CAP	71	407	0,0091	0,43	30	1,4	245
GOLFETSAL	CAP	85	407	0,0062	0,37	24	1,7	347
STMARIE	CAP	63	407	0,0044	0,22	29	1,4	310
RIVDGAL	NA	20	407	0,0016	0,08	29	1,3	167
RIVSTETIE	NA	22	407	0,0007	0,07	13	1,4	66
CAPLAHOU	NA	15	407	0,0005	0,05	16	1,1	62
PTOISEAU	NA	49	407	0,0010	0,16	9	1,3	55
SUDSTLEU	NA	12	407	0,0001	0,03	4	0,5	8

Requin 25

Le ***requin 25*** était présent plus de 10 jours à Sainte Marie (STMARIE), en baie de Saint Paul (RIVDGAL et CAPLAHOU), à Sainte Leu (SUDSTLEU) et en baie de Saint Louis (PTOISEAU, GOLFETSAL, ETDUGOL et RIVSTETIE). Les zones de Sainte Gilles et de la baie de Saint Louis apparaissent comme les centres d'activités du requin 25 (**Tableau 10**). La baie de Saint Louis (ETDUGOL) représente le CAP, caractérisé par un indice de fréquentation élevé résultant d'un grand nombre de visites d'une durée moyenne de 25 min avec un maximum de 4,5 heures. Le large de Saint Gilles (BRBRIS) constitue un CAS, caractérisé par un indice de fréquentation plus faible que dans le CAP, associée à des visites peu nombreuses mais de plus longue durée (35 min en moyenne avec un maximum de 4 heures) que dans le CAP. Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 10. Variables de présence du requin 25 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; PE : Peu Utilisé ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
ETDUGOL	CAP	57	545	0,0052	0,30	25	1,4	274
BRBRIS	CAS2	15	545	0,0022	0,09	35	1,4	239
GOLFETSAL	PE	29	503	0,0013	0,10	19	1,0	87
PTOISEAU	PE	32	545	0,0008	0,09	13	2,0	161
ETSALBR	PE	21	328	0,0004	0,08	7	1,0	32
RAVAVIR	PE	11	305	0,0004	0,04	14	1,0	44
RIVSTETIE	PE	12	545	0,0001	0,03	7	1,3	39
SOUFFLE	PE	14	503	0,0001	0,03	5	0,7	18

Requin 13

Le ***requin 13*** était présent plus de 10 jours à Sainte Leu (NDSTLEUBS, SUDSTLEU et SOUFFLE), à Etang Salé (RAVAVIR, ETSALCM, ETSALBR), en baie de Saint Louis (PTOISEAU, GOLFETSAL, ETDUGOL), à la Pointe du Diable (PTDIABL) et à Saint Pierre (CM-LSP). Les zones d'Etang Salé, de la baie de Saint Louis et de Saint Pierre apparaissent comme les centres d'activités du requin 13 (**Tableaux 11 et 12**). Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) représente le CAP, caractérisé par un indice de fréquentation élevé résultant d'un nombre important de visites d'une durée moyenne de 19 min avec un maximum de 3,2 heures. Le centre et le sud de la baie de Saint Louis (ETDUGOL et RIVSTETIE), l'Etang Salé (RAVAVIR, ETSALCM et ETSALBR) et le large de Saint Pierre (CM-LSP) constitue des CAS, caractérisés par un indice de fréquentation et un nombre de visites plus faibles que dans le CAP mais avec des durées moyenne et maximum des visites similaires. Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 11. Variables de présence du requin 13 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; PE : Peu Utilisé ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy	Cv	Max
GOLFETSAL	CAP	88	425	0,0043	0,32	19	1,4	190
ETSALBR	CAS2	32	208	0,0024	0,20	17	1,1	61
ETDUGOL	CAS2	46	425	0,0016	0,16	14	1,5	100
PTOISEAU	CAS2	73	425	0,0014	0,21	10	1,7	124
RAVAVIR	CAS2	25	185	0,0014	0,15	13	1,1	54
CM-LSP	CAS2	12	202	0,0014	0,11	18	1,2	82
ETSALCM	CAS2	34	425	0,0010	0,10	18	1,5	100
PTDIABL	PE	11	425	0,0004	0,03	19	1,5	92
NDSTLEUBS	PE	15	425	0,0004	0,04	14	2,1	127
SUDSTLEU	PE	32	425	0,0005	0,08	9	1,8	78
SOUFFLE	PE	31	425	0,0005	0,08	8	1,6	69

Tableau 12. Comparaison des variables de présence du requin 13 en fonction du type de CA des stations d'écoute. *p* significatif à 0,05.

	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
Indice de fréquentation	8,6	0,035
Indice de présence	8,4	0,039
Moy	6,4	0,094
Cv	4,5	0,215
Durée max d'une visite (min)	4,4	0,221

Requin 21

Le ***requin 21*** était présent plus de 10 jours à Saint Gilles (RONOIR, BRBRIS et SUDBRI), à Trois Bassins (BR3BASS), Sainte Leu (NDSTLEUBS, SUDSTLEU et SOUFFLE), à Etang Salé (ETSALCM, ETSALBR), en baie de Saint Louis (PTOISEAU, GOLFETSAL, ETDUGOL, RIVSTETIE) et à Saint Pierre (PTRIVABOR). Les zones de Saint Gilles et de Saint Leu apparaissent comme les centres d'activités du requin 21. Il n'y a pas eu de CAP au sein de la zone d'étude durant la période d'observation. Le large de Saint Gilles (BRBRIS) et le nord et le sud de Saint Leu (NDSTLEUBS et SOUFFLE) représentent des CAS (**Tableaux 13 et 14**). Il y a 3 types de CAS : le premier (NDSTLEUCM) est caractérisé par un indice de

fréquentation élevé résultant d'un nombre moyen de visites d'une durée moyenne de 18 ±32 min (moyenne ±EC ; maximum de 3,8 heures) ; le deuxième (BRBRIS) est caractérisé par un indice de fréquentation élevée associé à des visites peu nombreuses mais de longues durées (25 ±30 min ; moyenne ±EC ; maximum de 2,6 heures) ; le troisième (SOUFFLE) est caractérisé par un indice de fréquentation élevée associé à de nombreuses visites de courtes durées (11 ±21 min ; moyenne ±EC ; maximum de 2,2 heures). Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 13. Variables de présence du requin 21 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; PE : Peu Utilisé ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
NDSTLEUBS	CAS3	48	402	0,0020	0,16	18	1,8	228
BRBRIS	CAS1	29	402	0,0019	0,11	25	1,2	157
SOUFFLE	CAS2	67	402	0,0017	0,23	11	1,9	130
RONOIR	PE	17	402	0,0012	0,05	32	1,2	132
PTRIVABOR	PE	13	402	0,0007	0,04	26	1,0	77
GOLFETSAL	PE	43	402	0,0009	0,12	10	0,8	49
SUDSTLEU	PE	44	402	0,0008	0,11	10	1,2	76
ETDUGOL	PE	30	402	0,0008	0,09	12	1,3	80
ETSALCM	PE	16	402	0,0006	0,06	14	1,3	61
ETSALBR	PE	12	185	0,0003	0,06	7	0,7	19
RIVSTETIE	PE	13	402	0,0003	0,04	12	1,6	56
BR3BASS	PE	14	402	0,0002	0,04	7	0,8	19
PTOISEAU	PE	11	402	0,0002	0,03	10	1,1	35
SUDBRI	PE	12	402	0,0002	0,03	7	1,4	36

Tableau 14. Comparaison des variables de présence du requin 21 en fonction du type de CA des stations d'écoute. *p* significatif à 0,05.

	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
Indice de fréquentation	11,5	0,009
Indice de présence	10,1	0,017
Moy	8,1	0,044
Cv	3,4	0,333
Durée max d'une visite (min)	10,2	0,016

Requin 5

Le ***requin 5*** était présent plus de 10 jours à Saint Marie (STMARIE), en baie de Saint Paul (RIVDGAL), à Trois Bassins (3BASSCM), à Sainte Leu (NDSTLEUBS, SUDSTLEU et SOUFFLE), à Etang Salé (ETSALCM), en baie de Saint Louis (PTOISEAU, GOLFETSAL, ETDUGOL, RIVSTETIE), à la Pointe du Diable (PTDIABL) et à Saint Pierre (AEPIERFD, PTRIVABOR et CM-LSP). Les zones de Sainte Marie, de la baie de Saint Paul, de Trois Bassins, de Saint Leu, de la baie de Saint Louis, de la Pointe du Diable et de Saint Pierre apparaissent comme les centres d'activité du requin 5 (**Tableaux 15 et 16**). Le centre de la baie de Saint Paul (ETDUGOL) représente un CAP, caractérisé par un indice de fréquentation élevée résultant d'un grand nombre de visites d'une durée moyenne de 37 min avec un maximum de 6,6 heures. On distingue deux types de CAS : un au nord de la baie de Saint Louis (CAS1 : GOLFETSAL) définit par un indice de fréquentation plus faible que dans le CAP, induit par de nombreuses visites de courtes durées (15 min en moyenne avec un maximum de 1,4 heures ; 5 autres CAS sont répartis entre Sainte Marie et la Pointe du Diable (CAS 2 : PTDIABL, NDSTLEUBS, RIVDGAL, STMARIE et 3BASSCM) et sont caractérisés par un indice de fréquentation similaire au CAS1 mais résultant d'un faible nombre de visites de longues durées (40 min en moyenne avec un maximum de 5,6 heures). Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 15. Variables de présence du requin 5 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; PE : Peu Utilisé ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy	Cv	Durée max d'une visite (min)
ETDUGOL	CAP	79	434	0,0082	0,32	37	1,7	397
GOLFETSAL	CAS1	66	434	0,0021	0,20	15	1,1	84
RIVDGAL	CAS2	19	434	0,0038	0,12	48	1,2	261
STMARIE	CAS2	22	434	0,0019	0,08	37	1,4	302
PTDIABL	CAS2	32	434	0,0019	0,09	30	1,9	335
NDSTLEUBS	CAS2	18	434	0,0018	0,06	47	1,6	271
3BASSCM	CAS2	12	434	0,0011	0,04	36	0,9	118
PTRIVABOR	PE	20	434	0,0008	0,05	24	0,9	57
CM-LSP	PE	15	202	0,0007	0,08	13	1,6	88
RIVSTETIE	PE	30	434	0,0006	0,09	10	1,4	58
ETSALCM	PE	14	434	0,0005	0,03	20	1,0	54
SOUFFLE	PE	21	434	0,0004	0,06	10	1,2	48
SUDSTLEU	PE	16	434	0,0004	0,04	15	1,2	77
AEPIERFD	PE	13	434	0,0003	0,04	13	1,7	90
PTOISEAU	PE	16	434	0,0003	0,04	10	2,2	106

Tableau 16. Comparaison des variables de présence du requin 5 en fonction du type de CA des stations d'écoute. *p* significatif à 0,05.

	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
Indice de fréquentation	11,2	0,010
Indice de présence	6,7	0,082
Moy	10,4	0,015
Cv	1,8	0,604
Durée max d'une visite (min)	10,6	0,014

Requin 22

Le ***requin 22*** était présent plus de 10 jours à Saint Marie (STMARIE), au Port (HOULO), en baie de Saint Paul (RIVDGAL, ARDA et CAPLAHOU), sur le sec de Saint Paul (CM-LCLH), à Boucan Canot (BRBOUCAN), à Saint Gilles (AIGRBR et BRBRIS), à Trois Bassins (BR3BASS), à Sainte Leu (SUDSTLEU et SOUFFLE), à Etang Salé (ETSALBR), en baie de Saint Louis (PTOISEAU, GOLFETSAL, ETDUGOL, RIVSTETIE) et à Saint Pierre (CM-LSP). Les zones de la baie de Saint Paul, de Boucan Canot, de Saint Gilles, et de Saint Pierre apparaissent comme les centres d'activités du requin 22 (**Tableaux 17 et 18**). Le nord et le sud de la baie de Saint Paul (RIVDGAL et CAPLAHOU) représente le CAP, caractérisé par des indices de fréquentation élevés résultant d'un nombre important de visite de longues durées (34 min en moyenne avec un maximum de 8,0 heures). Le large de Boucan Canot (BRBOUCAN), de Saint Gilles (AIGRBR) et de Saint Pierre (CM-LSP) constituent les CAS, caractérisé par un indice de fréquentation plus faible que dans les CAP résultant d'un nombre important de visites de courtes durées (14 min en moyenne avec un maximum de 1,8 heure). Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 17. Variables de présence du requin 22 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; PE : Peu Utilisé ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
CAPLAHOU	CAP	67	402	0,0077	0,30	37	1,7	482
RIVDGAL	CAP	56	402	0,0043	0,20	31	1,6	304
CM-LSP	CAS1	28	197	0,0026	0,23	16	0,9	62
AIGRBR	CAS1	22	131	0,0026	0,27	13	1,0	61
BRBOUCAN	CAS1	22	166	0,0021	0,22	14	1,4	108
GOLFETSAL	PE	42	402	0,0018	0,13	20	1,5	180
BRBRIS	PE	30	402	0,0013	0,09	20	1,0	93
ARDA	PE	23	324	0,0009	0,08	16	1,2	84
ETDUGOL	PE	19	402	0,0007	0,05	18	1,6	139
PTOISEAU	PE	52	402	0,0011	0,15	10	1,2	64
SUDSTLEU	PE	43	402	0,0009	0,14	9	1,6	77
CM-LCLH	PE	23	255	0,0009	0,10	13	1,0	38
ETSALBR	PE	15	185	0,0006	0,09	9	1,3	50
HOULO	PE	16	254	0,0005	0,07	11	1,2	41
BR3BASS	PE	25	402	0,0005	0,07	10	1,5	67
STMARIE	PE	17	402	0,0003	0,05	10	0,7	33
RIVSTETIE	PE	16	402	0,0003	0,04	10	1,6	55
SOUFFLE	PE	13	402	0,0003	0,04	10	1,5	61

Tableau 18. Comparaison des variables de présence du requin 22 en fonction du type de CA des stations d'écoute. *p* significatif à 0,05.

	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
Indice de fréquentation	12,8	0,005
Indice de présence	10,4	0,015
Moy	14,4	0,002
Cv	5,7	0,128
Durée max d'une visite (min)	11,9	0,007

Requin 6

Le ***requin 6*** était présent plus de 10 jours à sur 21 stations réparties sur l'ensemble de la zone d'étude. Les zones de Saint Leu, de la baie de Saint Louis et de Saint Pierre apparaissent comme les centres d'activités du requin 6 (**Tableaux 19 et 20**). La baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) et le large de Saint Pierre (CM-LSP) représente les CAP, caractérisés par les indices de fréquentations les plus élevés résultant d'un grand nombre de visite de longues durées. Les deux CAP se distinguent par leur nombre de visites et les durées moyenne et maximum de ces dernières. Le CAP de la baie de Saint Louis a le plus grand nombre de visites d'une durée moyenne de 33 min avec un maximum de 4,6 heures. Le CAP du large de Saint Pierre a un nombre de visites moins important mais les durées moyenne et maximum des visites sont deux fois plus grandes que dans le CAP de la baie de Saint Louis (moyenne de 68 min avec un maximum de 8,4 heures). La zone de Saint Leu (NDSTLEUBS, SUDSTLEU et PTSELSUD) et le nord de Saint Pierre (PTDIABL) constituent les CAS. On distingue deux types de CAS : le premier type de CAS (NDSTLEUBS et SUDSTLEU) est caractérisé par un indice de fréquentation élevé qui résulte d'un nombre important de visites de courtes durées (14 min en moyenne avec un maximum de 7,9 heures) ; le deuxième type de CAS (PTSELSUD et PTDIABL) est caractérisé par un indice de fréquentation plus faible associé à un nombre de visites plus faibles que dans le premier type de CAP mais d'une durée moyenne plus élevée (25 min en moyenne avec un maximum de 4,6 heures). Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 19. Variables de présence du requin 6 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; PE : Peu Utilisé ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
CM-LSP	CAP	37	202	0,0142	0,30	68	1,5	506
ETDUGOL	CAP	97	434	0,0107	0,42	37	1,3	274
GOLFETSAL	CAP	116	434	0,0090	0,44	29	1,2	175
NDSTLEUBS	CAS1	103	434	0,0031	0,34	13	3,1	475
SUDSTLEU	CAS1	121	434	0,0043	0,40	16	1,7	221
PTSELSUD	CAS2	27	195	0,0026	0,16	23	2,1	214
PTDIABL	CAS2	39	434	0,0024	0,13	28	1,7	275
SOUFFLE	PE	110	434	0,0015	0,31	7	1,3	69
3BASSCM	PE	43	434	0,0018	0,15	17	1,5	168
BR3BASS	PE	53	434	0,0014	0,17	12	1,5	87
ETSALCM	PE	38	434	0,0018	0,13	20	1,5	147
PTOISEAU	PE	73	434	0,0019	0,20	14	2,1	257
ETSALBR	PE	17	217	0,0011	0,09	19	1,4	111
GRRAVI	PE	15	433	0,0006	0,04	25	0,9	61
RIVSTETIE	PE	27	434	0,0011	0,08	19	1,7	125
SALINE	PE	29	434	0,0016	0,08	28	1,1	128
AEPIERFD	PE	28	434	0,0005	0,08	10	1,6	83
BRBRIS	PE	11	434	0,0003	0,03	15	1,3	57
NDSTLEUCM	PE	16	434	0,0004	0,04	13	1,0	38
POINTCHA	PE	18	434	0,0004	0,05	12	1,4	70
RAVAVIR	PE	12	194	0,0006	0,06	13	1,3	62

Tableau 20. Comparaison des variables de présence du requin 6 en fonction du type de CA des stations d'écoute. *p* significatif à 0,05.

	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
Indice de fréquentation	17,5	0,003
Indice de présence	17,7	0,003
Moy	10,8	0,055
Cv	10,2	0,070
Durée max d'une visite (min)	14,4	0,013

Requin 30

Le ***requin 30*** était présent plus de 10 jours à sur 21 stations réparties sur l'ensemble de la zone d'étude. Les zones d'Etang Salé, de la baie de Saint Louis, de la Pointe du Diable et de Saint Pierre sont les centres d'activités du requin 30 (**Tableaux 21 et 22**). La baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) représente le CAP, caractérisé par des indices de fréquentation très élevés résultant d'un très grand nombre de visites d'une durée moyenne de 33 min avec un maximum de 7, 23 heures. Il y a 2 types de CAS : le premier type (PTDIABL) est caractérisé par des variables de présence élevés bien que significativement plus faibles que dans le CAP (excepté la durée maximum d'une visite); le deuxième type de CAP (du nord au sud : RAVSABL, RAVAVIR, ETSALCM, ETSALBR, PTOISEAU, PTRIVABOR et CM-LSP) est caractérisés par des indices de fréquentation élevés associés à un faible nombre de visite d'une moyenne de 19 min avec un maximum de 3,5 heures. Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 21. Variables de présence du requin 30 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; PE : Peu Utilisé ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
ETDUGOL	CAP	107	479	0,0137	0,51	39	1,2	334
GOLFETSAL	CAP	108	479	0,0070	0,37	27	0,9	207
PTDIABL	CAS3	81	479	0,0038	0,27	21	2,2	434
CM-LSP	CAS2	33	202	0,0030	0,19	23	1,2	131
ETSALBR	CAS2	43	262	0,0025	0,22	17	1,5	146
PTRIVABOR	CAS2	79	479	0,0025	0,20	18	1,4	123
PTOISEAU	CAS2	63	479	0,0020	0,18	16	1,1	90
RAVAVIR	CAS2	34	239	0,0019	0,18	15	1,5	124
ETSALCM	CAS2	48	479	0,0018	0,16	17	1,5	138
RAVSABL	CAS2	28	479	0,0018	0,09	30	1,5	207
STPJUMBO	PE	20	479	0,0009	0,06	23	1,4	119
BR3BASS	PE	21	479	0,0008	0,06	18	1,5	142
STPIERPORT	PE	15	479	0,0005	0,03	20	1,6	109
3BASSCM	PE	15	479	0,0004	0,03	18	1,8	131
RIVSTETIE	PE	73	479	0,0014	0,20	10	1,8	107
RAVBLANC	PE	16	124	0,0006	0,16	5	0,6	11
SOUFFLE	PE	27	479	0,0008	0,08	14	1,0	53
AEPIERFD	PE	39	479	0,0006	0,09	10	1,4	76
SUDSTLEU	PE	21	479	0,0005	0,06	13	0,5	31
RONOIR	PE	11	479	0,0004	0,04	14	1,1	67
SUDBRI	PE	13	479	0,0003	0,03	13	0,8	37

Tableau 22. Comparaison des variables de présence du requin 30 en fonction du type de CA des stations d'écoute. *p* significatif à 0,05.

	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
Indice de fréquentation	16,5	0,002
Indice de présence	14,5	0,005
Moy	15,7	0,003
Cv	6,3	0,179
Durée max d'une visite (min)	15,9	0,003

Requin 20

Le ***requin 20*** était présent plus de 10 jours à sur 23 stations réparties sur l'ensemble de la zone d'étude. Les zones de la baie de Saint Paul, de Saint Gilles, de la Saline, de la baie de Saint Louis et de Saint Pierre apparaissent comme les centres d'activités du requin 20 (**Tableaux 23 et 24**). La baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) et le large de Saint Gilles (BRBRIS) représente les CAP, caractérisés par des indices de fréquentation élevés résultant d'un très grand nombre de visites d'une durée moyenne de 30 min avec un maximum de 7,0 heures. On distingue deux types de CAS : le premier type de CAS (ARDA et SALINE) est caractérisé par un indice de fréquentation élevé qui résulte d'un nombre de visites faibles mais de longues durées, notamment celle d'une durée maximum (71 min en moyenne avec un maximum de 8,6 heures) ; le deuxième type de CAS (du nord au sud : RIVDGAL, BRBOUCAN, AIGRBR, PTOISEAU, PTDIABL et CM-LSP) est caractérisé par des indices de fréquentation plus faible que dans le premier type de CAS associé à un nombre plus important de visites d'une durée moyenne de 24 min avec un maximum de 4,6 heures. Les autres zones ne sont pas considérées comme des CAP ou des CAS.

Tableau 23. Variables de présence du requin 20 pour les stations d'écoute cumulant plus de 10 jours de présence sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. CA : Centre d'Activité ; CAP : Centre d'Activité Principal ; CAS : Centre d'Activité Secondaire ; PE : Peu Utilisé ; Moy. : Durée moyenne des visites (min) ; Cv : Coefficient de variation de la durée des visites ; Max : durée maximum d'une visite (min).

Stations d'écoute	CA	Nbre de jours d'observation	Nbre jours d'échantillonnage	Indice de fréquentation	Indice de présence	Moy.	Cv	Max
GOLFETSAL	CAP	103	503	0,0064	0,33	28	1,9	419
ETDUGOL	CAP	92	545	0,0060	0,26	34	1,4	235
BRBRIS	CAP	63	545	0,0051	0,21	36	1,3	219
CM-LSP	CAS1	30	202	0,0029	0,20	21	1,5	145
AIGRBR	CAS1	20	156	0,0023	0,16	20	1,2	82
PTOISEAU	CAS1	51	545	0,0017	0,13	19	1,4	152
BRBOUCAN	CAS1	22	309	0,0017	0,08	31	1,5	204
PTDIABL	CAS1	39	545	0,0014	0,10	21	1,3	118
RIVDGAL	CAS1	19	545	0,0010	0,04	32	1,8	274
ARDA	CAS2	14	414	0,0047	0,07	90	1,4	517
SALINE	CAS2	13	545	0,0009	0,03	52	2,4	490
ETSALCM	PE	22	545	0,0008	0,05	25	1,4	111
CAPLAHOU	PE	25	545	0,0007	0,07	15	1,3	106
AEPIERFD	PE	21	545	0,0007	0,04	23	1,7	146
RONOIR	PE	23	545	0,0005	0,05	15	1,4	97
RIVSTETIE	PE	24	545	0,0005	0,05	14	1,5	89
PTRIVABOR	PE	14	545	0,0005	0,03	24	0,9	56
NDSTLEUBS	PE	25	545	0,0003	0,05	10	1,5	64
SOUFFLE	PE	34	503	0,0003	0,07	6	1,8	71
ETSALBR	PE	21	328	0,0003	0,06	7	0,9	25
BR3BASS	PE	17	545	0,0002	0,03	10	1,2	47
SUDBRI	PE	15	545	0,0002	0,03	10	1,0	37
SUDSTLEU	PE	13	545	0,0002	0,03	9	2,0	66

Tableau 24. Comparaison des variables de présence du requin 20 en fonction du type de CA des stations d'écoute. *p* significatif à 0,05.

	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
Indice de fréquentation	18,1	>0,0001
Indice de présence	13,6	0,003
Moy	14,0	0,002
Cv	1,5	0,673
Durée max d'une visite (min)	15,5	0,001

Annexe 5. Variation temporelle de l'occupation spatiale par individu

Les requins suivis peuvent être divisés en trois groupes selon leur indice de fréquentation mensuel :

- les requins majoritairement présents en hiver. Ce groupe est composé exclusivement de femelles (requins 10+, 11+, 12+, 21+ et 31+).
- les requins majoritairement présents en été austral. Ce groupe comprend deux requins, dont une femelle (25+) et un mâle (19-).
- les requins qui sont présents de façon discontinue durant l'été et l'hiver. Sept requins appartiennent à ce groupe, dont quatre femelles (5-, 18+, 20- et 30-) et trois mâles (6-, 13- et 22+).

1. Occupation temporelle des centres d'activité des requins 10+, 11+, 12+, 21+ et 31+ (Figures 1-5 ; Tableaux 25-27)

- Femelle 10+

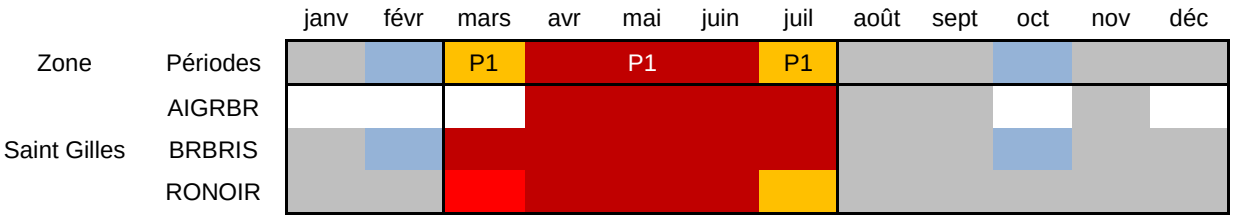


Figure 1. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 10. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée.

Tableau 25. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin femelle 10 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05. Les tests de comparaison n'ont pas pu être faits sur la station d'AIGRBR car le nombre de données n'était pas suffisant

R10	**Tests de Kruskal-Wallis**	
Variables	**H**	***p***
AIGRBR	5,9	0,062
BRBRIS	10,6	0,031
RONOIR	10,9	0,012

- **Femelle 11+**

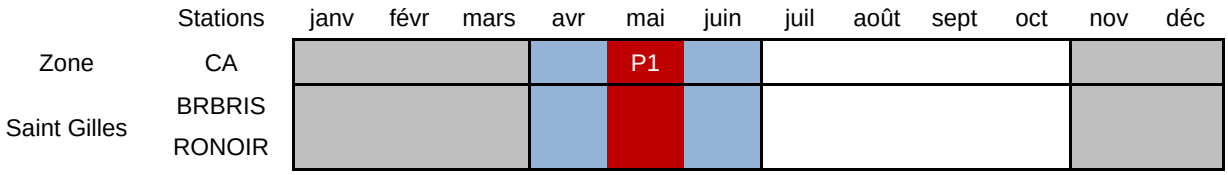


Figure 2. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 11. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée.

- **Femelle 12+**

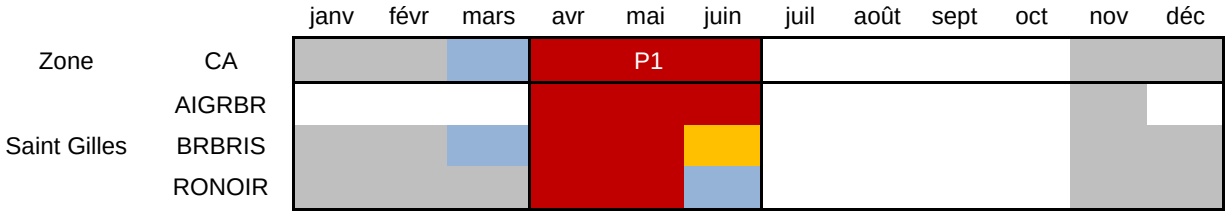


Figure 3. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 12. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée.

- **Femelle 21+**

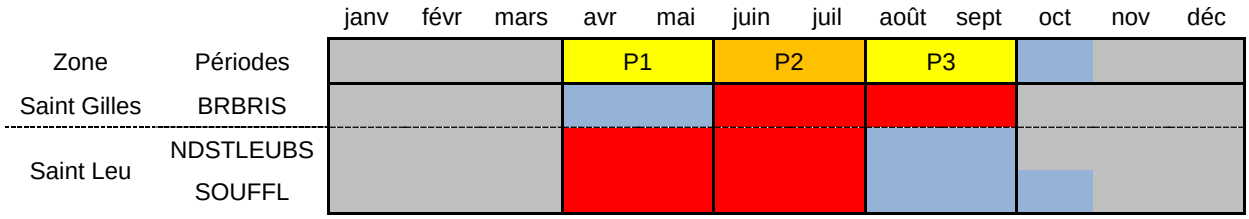


Figure 4. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 21. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 26. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin femelle 21 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05.

R21	**Tests de Kruskal-Wallis**	
Variables	**H**	***p***
BRBRIS	10,9	0,027
NDSTLEUBS	10,8	0,013
SOUFFL	10,8	0,029

- **Femelle 31+**

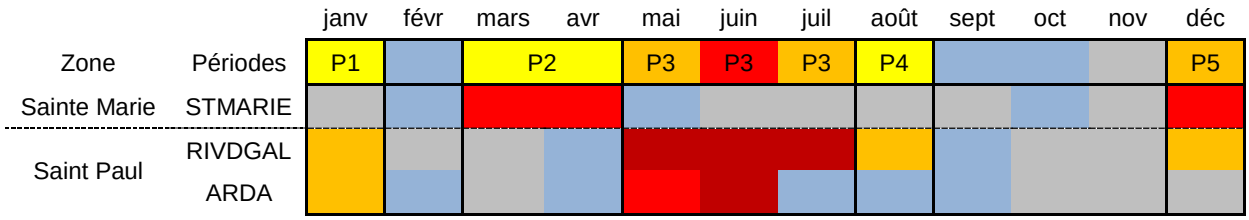


Figure 5. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 31. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 27. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin femelle 21 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05.

R31	**Tests de Kruskal-Wallis**	
Variables	**H**	***p***
STMARIE	10,7	0,013
RIVDGAL	10,7	0,030
ARDA	10,8	0,029

2. Occupation temporelle des centres d'activité des requins 25+ et 19- (Figures 6 et 7 ; Tableaux 28-29)

- **Femelle 25+**

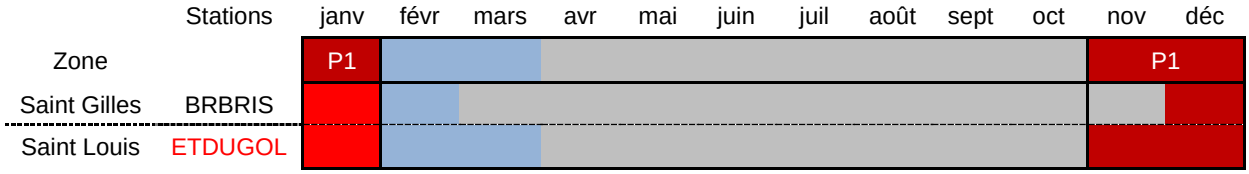


Figure 6. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 25. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 28. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin femelle 25 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05.

R25	**Tests de Kruskal-Wallis**	
Variables	**H**	***p***
STMARIE	10,9	0,012
ETDUGOL	11,0	0,011

- **Mâle 19-**

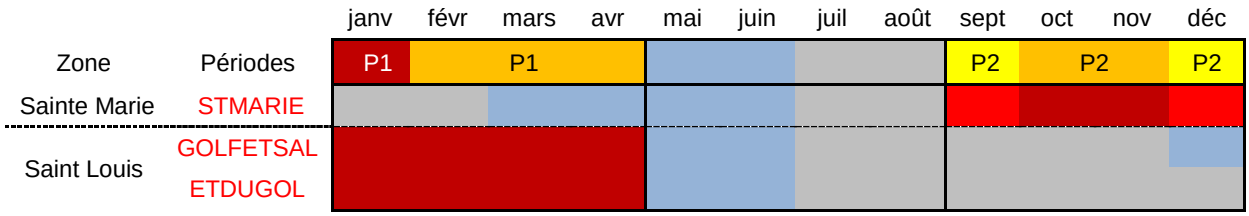


Figure 7. Occupation temporelle des centres d'activités du requin mâle 19. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en bleu, indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 29. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin mâle 19 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05.

R19	**Tests de Kruskal-Wallis**	
Variables	**H**	***p***
STMARIE	10,9	0,028
GOLFETSAL	10,7	0,013
ETDUGOL	10,8	0,013

3. Occupation temporelle des centres d'activité des requins 18+, 22+, 13-, 5-, 20-, 30- et 6- (Figures 8-14 ; Tableaux 30-35)

- **Femelle 18+**

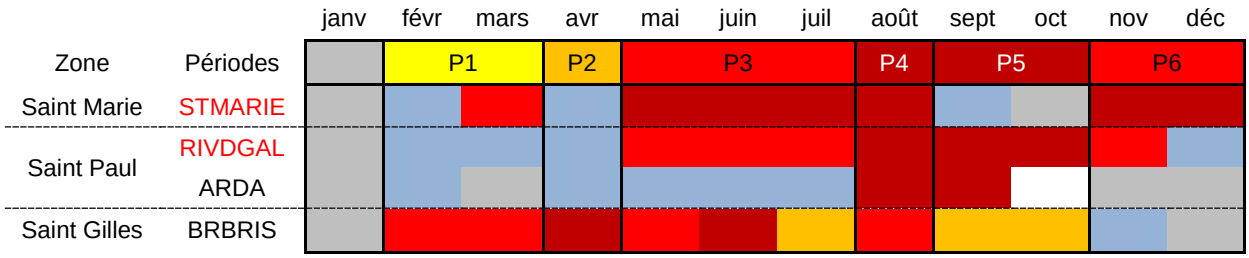


Figure 8. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 18. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 30. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin femelle 18 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05.

R18	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
STMARIE	10,0	0,018
RIVDGAL	10,0	0,039
ARDA	9,7	0,021
BRBRIS	10,4	0,033

- **Mâle 22+**

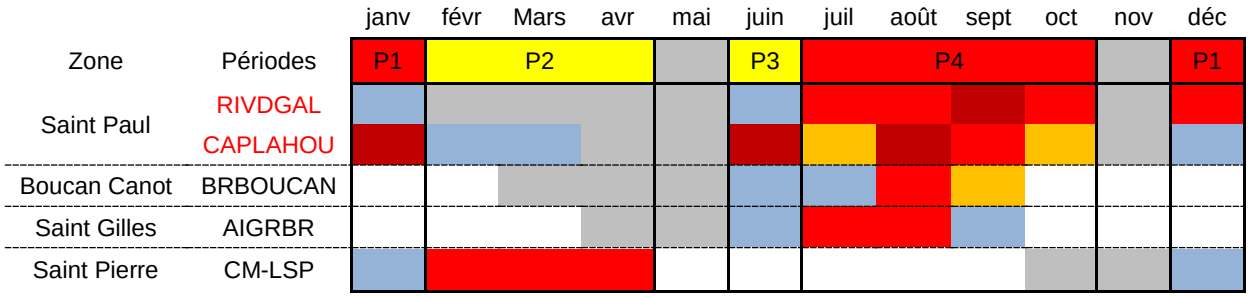


Figure 9. Occupation temporelle des centres d'activités du requin mâle 22. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 31. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin mâle 22 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05. Les tests de comparaison n'ont pas pu être faits sur les stations de BRBOUCAN, AIGRBR et CM-LSP car le nombre de données n'était pas suffisant.

R22	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
RIVDGAL	10,6	0,031
CAPLAHOU	10,6	0,030
BRBOUCAN	NA	NA
AIGRBR	NA	NA
CM-LSP	NA	NA

- **Mâle 13-**

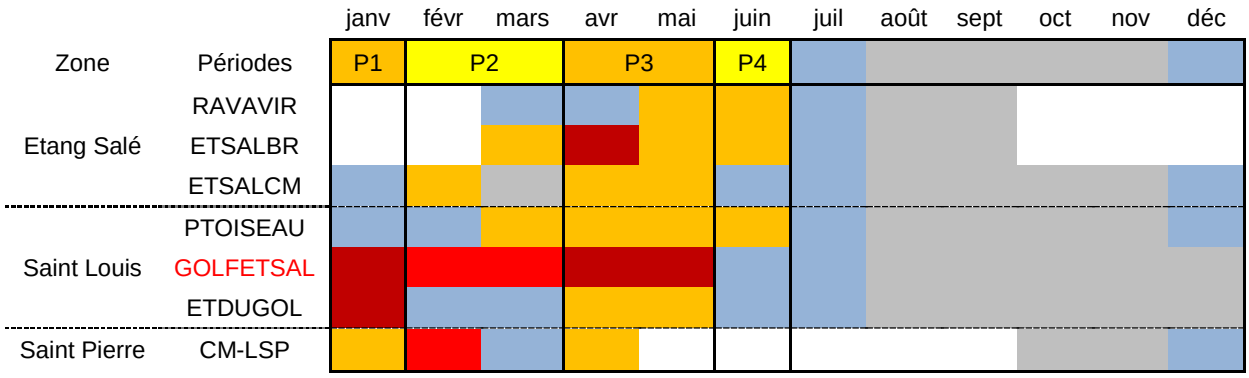


Figure 10. Occupation temporelle des centres d'activités du requin mâle 13. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 32. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin mâle 13 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05. Les tests de comparaison n'ont pas pu être faits sur les stations de RAVAVIR, ETSALBR et CM-LSP car le nombre de données n'était pas suffisant.

R13	**Tests de Kruskal-Wallis**	
Variables	**H**	***p***
RAVAVIR	NA	NA
ETSALBR	NA	NA
ETSALCM	10,8	0,029
PTOISEAU	10,7	0,029
GOLFETSAL	10,7	0,017
ETDUGOL	10,5	0,014
CM-LSP	NA	NA

- **Les femelles 5-**

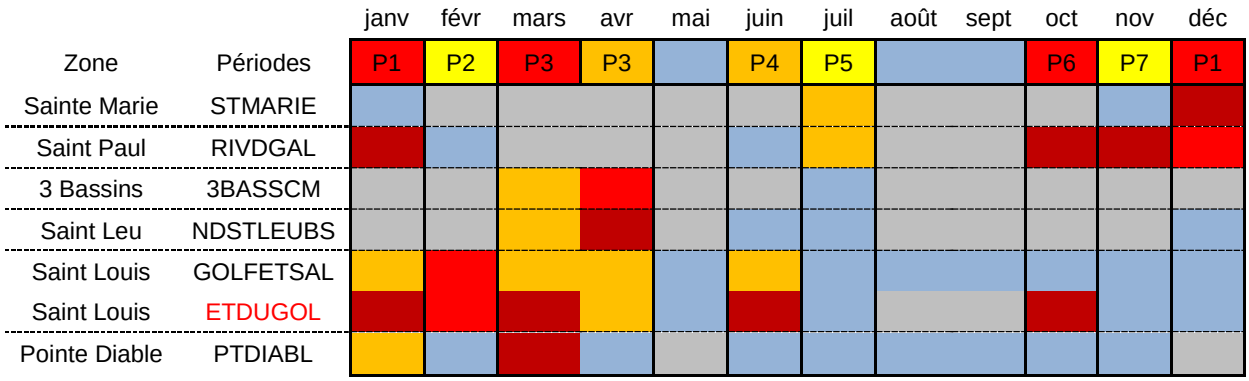


Figure 11. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 5. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 33. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin femelle 5 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05.

R5	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
STMARIE	10,9	0,012
RIVDGAL	10,8	0,012
3BASSCM	11,0	0,011
NDSTLEUBS	8,8	0,032
GOLFETSAL	9,9	0,019
ETDUGOL	10,2	0,036
PTDIABL	10,2	0,017

- **Femelle 20-**

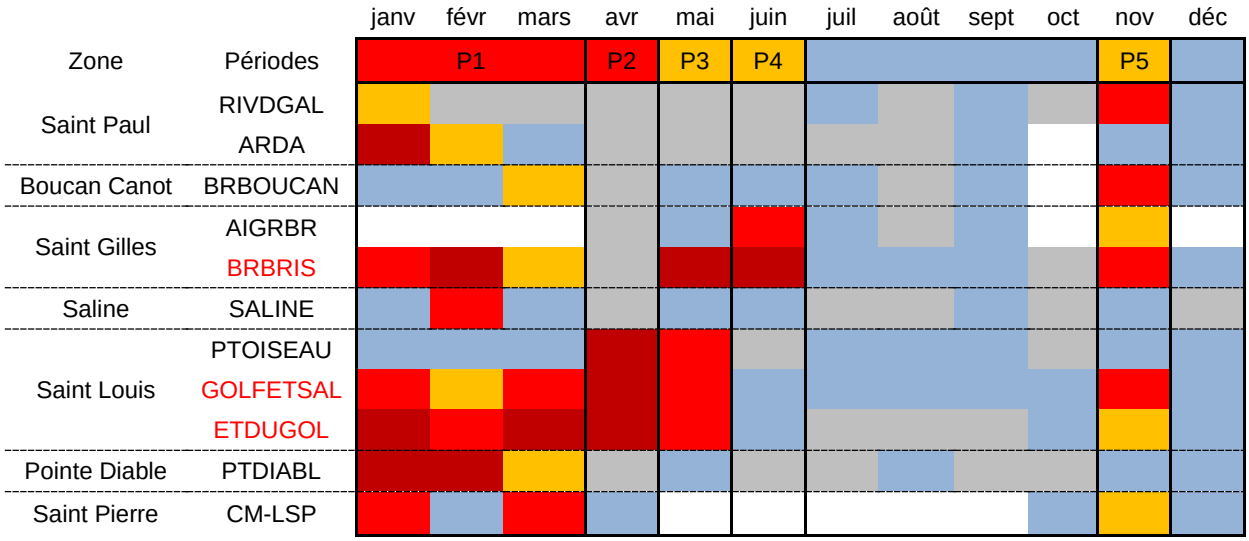


Figure 12. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 20. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 34. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin femelle 20 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05. Les tests de comparaison n'ont pas pu être faits sur les stations d'AIGRBR et CM-LSP car le nombre de données n'était pas suffisant.

R20	**Tests de Kruskal-Wallis**	
Variables	**H**	***p***
RIVDGAL	10,8	0,004
ARDA	8,1	0,043
BRBOUCAN	9,3	0,025
AIGRBR	NA	NA
BRBRIS	10,7	0,057
SALINE	8,7	0,033
PTOISEAU	9,9	0,019
GOLFETSAL	10,4	0,034
ETDUGOL	10,6	0,030
PTDIABL	9,4	0,023
CM-LSP	NA	NA

- **Femelle 30-**

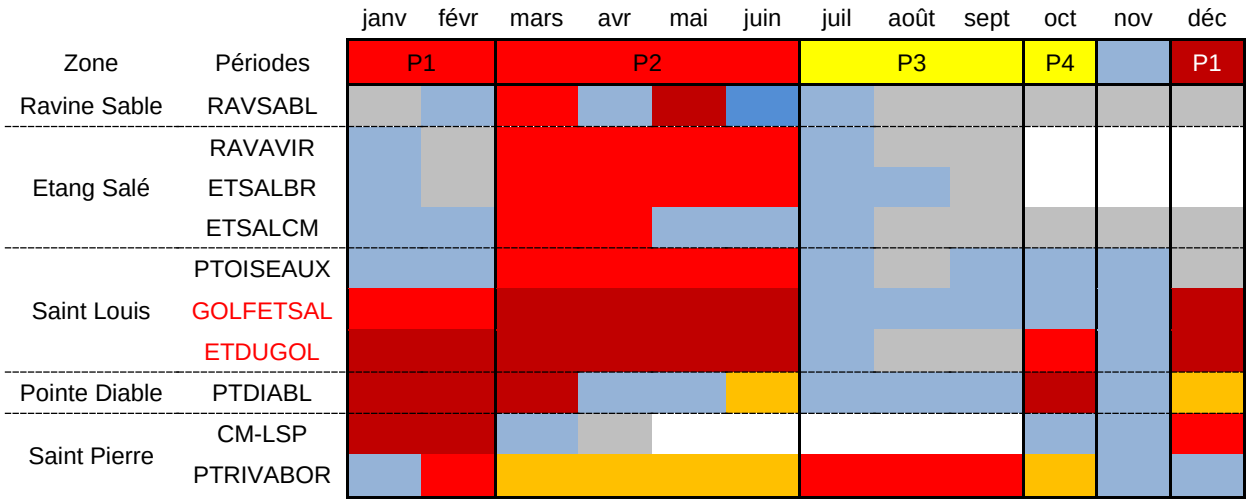


Figure 13. Occupation temporelle des centres d'activités du requin femelle 30. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

Tableau 35. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin femelle 30 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05. Les tests de comparaison n'ont pas pu être faits sur la station de CM-LSP car le nombre de données n'était pas suffisant.

R30	Tests de Kruskal-Wallis	
Variables	**H**	***p***
RAVSABL	10,8	0,013
RAVAVIR	7,8	0,050
ETSALBR	7,6	0,055
ETSALCM	10,2	0,006
PTOISEAU	10,3	0,016
GOLFETSAL	9,8	0,020
ETDUGOL	9,5	0,023
PTDIABL	9,8	0,020
CM-LSP	NA	NA
PTRIVABOR	9,7	0,007

- **Mâle 6-**

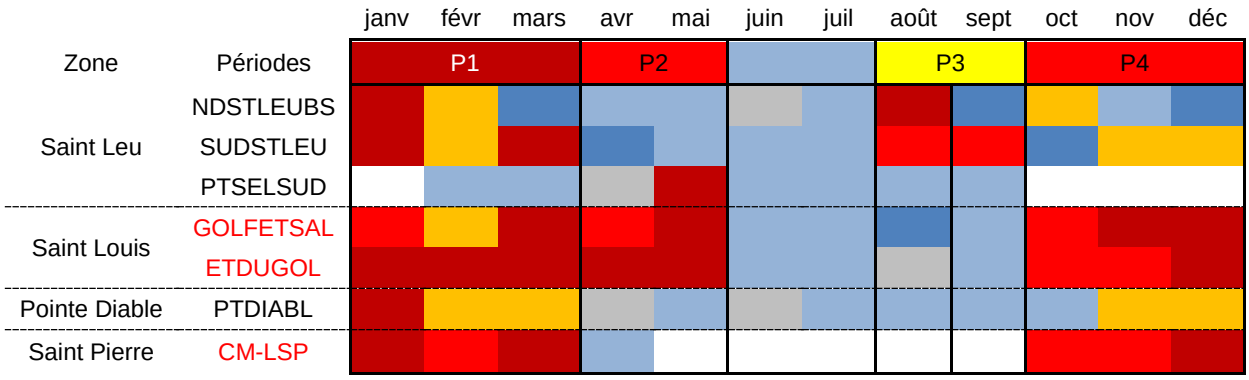


Figure 14. Occupation temporelle des centres d'activités du requin mâle 6. CA : ensemble des stations définies comme un centre d'activité pour le requin suivi. Pour les stations : en bordeaux, indice de fréquentation très élevé ; en rouge, indice de fréquentation élevé ; en orange, indice de fréquentation intermédiaires ; en bleu indice de fréquentation faible ; en gris, requin absent des CA ; en blanc, absence de donnée. La ligne en pointillée sépare les différentes zones.

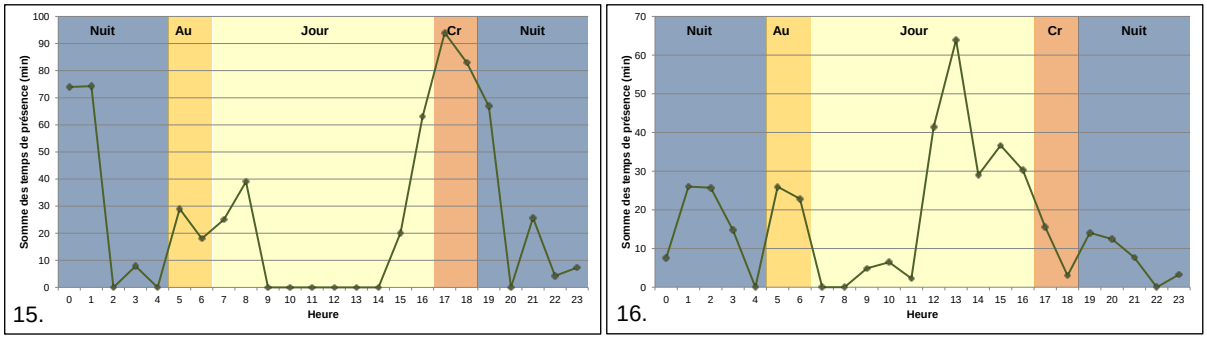
Tableau 36. Comparaison de l'indice de fréquentation du requin mâle 6 en fonction des 12 mois de l'année. *p* significatif à 0,05. Les tests de comparaison n'ont pas pu être faits sur les stations de PTSELSUD et CM-LSP car le nombre de données n'était pas suffisant.

R6	**Tests de Kruskal-Wallis**	
Variables	**H**	***p***
NDSTLEUBS	10,1	0,038
SUDSTLEU	10,3	0,016
PTSELSUD	NA	NA
GOLFETSAL	10,6	0,031
ETDUGOL	10,4	0,034
PTDIABL	10,7	0,031
CM-LSP	NA	NA

Annexe 6. Etude des variables de présence au cours du cycle nycthéméral en fonction des saisons et selon les individus

1. Requin femelle 21

La présence de la femelle 21 au sein de la zone d'étude se divise en 3 périodes : période 1 (P1) : avril-mai ; période 2 (P2) : juin-juillet ; période 3 (P3) : août-septembre.
D'avril à mai, la femelle 21 utilise essentiellement le nord et le sud de Saint Leu (respectivement NDSTLEUBS et SOUFFLE ; Figures 15 et 16 ; Tableau 37). Le nord de Saint Leu apparait comme une zone de repos nocturne et/ou une zone de chasse, notamment à l'aube et au crépuscule. L'indice de fréquentation étant inférieur à ceux enregistrés dans les CAP de manières générales (pour l'ensemble des requins, toutes zones et périodes confondues), il apparaît plus probable que cette zone soit une zone de prospection pour la chasse. Le sud de Saint Leu apparait comme une zone de repos diurne, essentiellement utilisée l'après-midi.



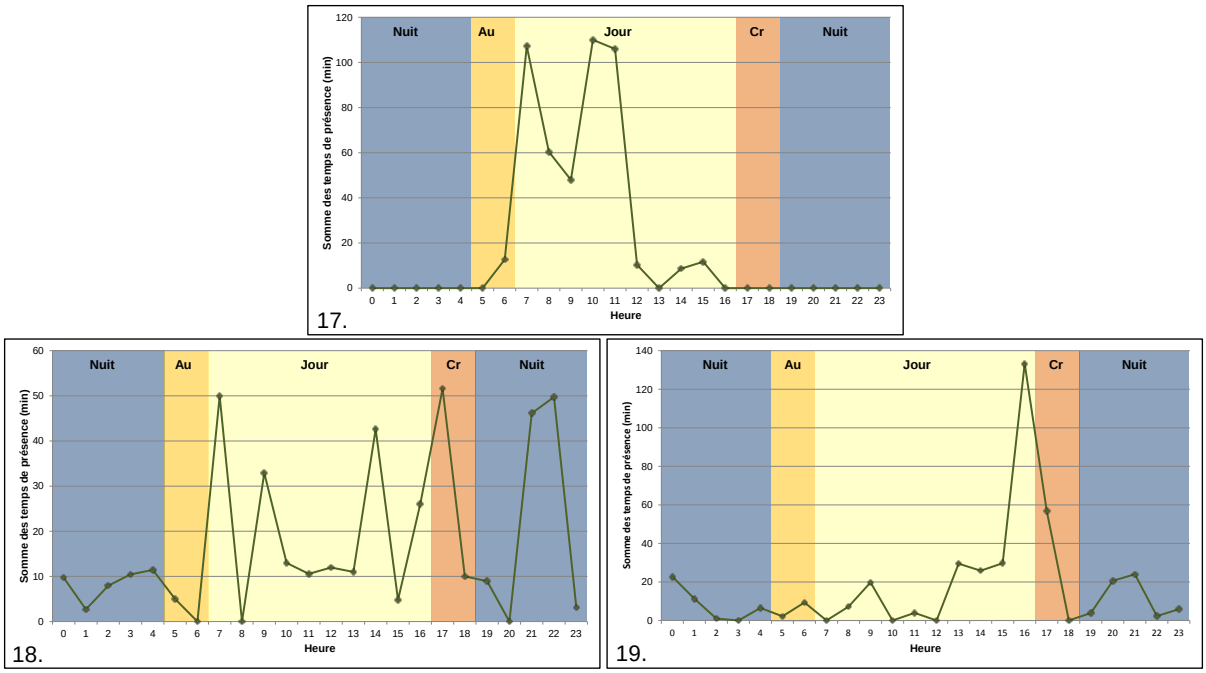
Figures 15 et 16. Répartition des temps de présences de la femelle 21 à NDSTLEUBS (15) et SOUFFLE (16) sur l'ensemble du cycle nycthémérale durant avril et mai. Au : Aube ; Cr : Crépuscule.

Tableau 37. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 21 sur l'ensemble du cycle nycthémère d'avril à mai. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
NDSTLEUBS	Som P	22,2	0,000
SOUFFLE	Som P	24,4	0,000

De juin à juillet, la femelle 21 utilise le large de Saint Gilles (BRBRIS) et la zone de Saint Leu (NDSTLEUBS et SOUFFLE ; Figures 17-19 ; Tableau 38). Le large de Saint Gilles apparait comme une zone de repos diurne, essentiellement utilisée le matin. Au nord de Saint

Leu, la présence discontinue de la femelle tout au long du cycle nycthémère est difficile à interpréter. Les longues durées des visites diurnes pourrait traduire la présence d'une zone de repos diurne secondaire. Les nombreuses visites de courtes durées la nuit pourrait signifier qu'à cette période du nycthémère le nord de Saint Leu soit une zone de passage. Le sud de Saint Leu semble être une zone de chasse pour la femelle 21.



Figures 17-19. Répartition des temps de présences de la femelle 21 à BRBRIS (17), NDSTLEUBS (18) et SOUFFLE (19) sur l'ensemble du cycle nycthémérale durant juin et juillet. Au : Aube ; Cr : Crépuscule.

Tableau 38. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 21 sur l'ensemble du cycle nycthémère de juin à juillet. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
BRBRIS	Som P	22,8	0,000
NDSTLEUBS	Som P	18,2	0,000
SOUFFLE	Som P	20,8	0,000

D'août à septembre, le requin femelle 21 n'utilise que le large de Saint Gilles (BRBRIS ; Figure 20 ; Tableau 39). Le large de Saint Gilles peut être considéré comme une zone de repos diurne, essentiellement utilisé en milieu de journée. Les pics de présence à l'aube et en début de nuit pourraient correspondre à un changement d'activité et être une période de chasse pour la femelle 21.

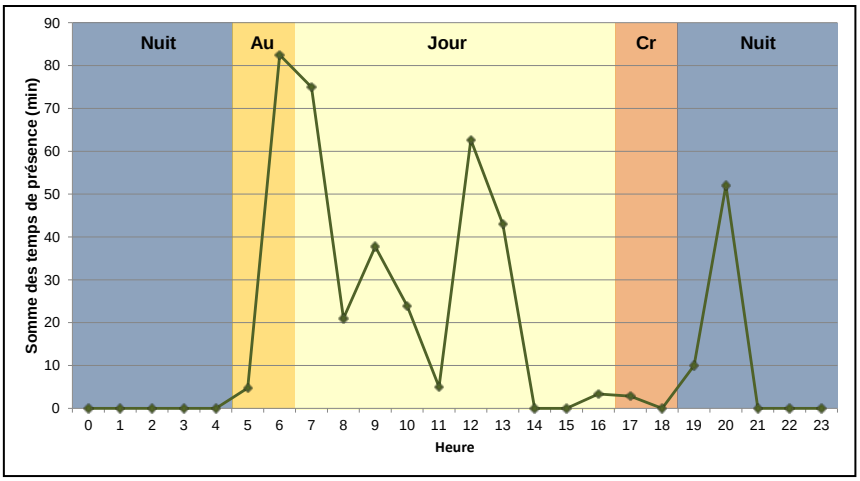


Figure 20. Répartition des temps de présences de la femelle 21 à BRBRIS sur l'ensemble du cycle nycthémérale d'août à septembre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule.

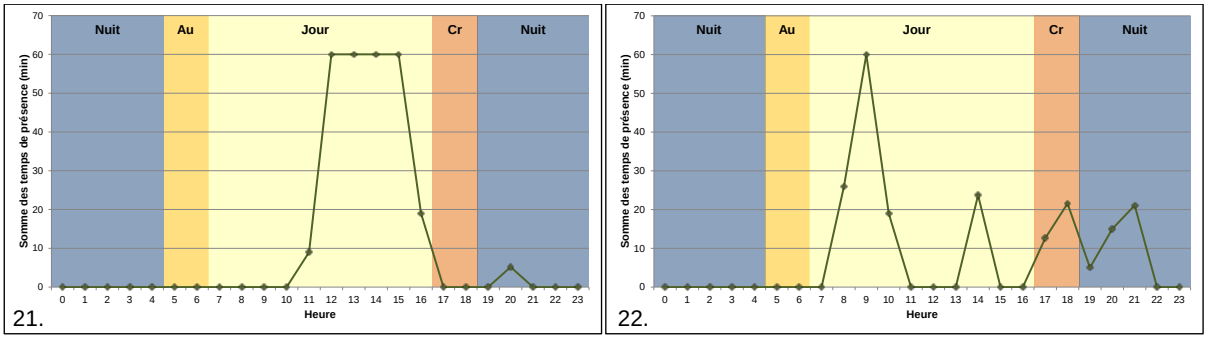
Tableau 39. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 21 sur l'ensemble du cycle nycthémère d'août à septembre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
BRBRIS	Som P	22,6	0,000

2. Requin femelle 31

La présence de la femelle 31 au sein de la zone d'étude se divise en 5 périodes : période 1 (P1) : janvier ; période 2 (P2) : mars-avril ; période 3 (P3) : de mai à juillet ; période 4 (P4) : août ; période 5 (P5) : décembre.

En janvier, la femelle 31 utilise uniquement la baie de Saint Paul (RIVDGAL et ARDA ; Figures 21 et 22 ; Tableau 40). La baie de Saint Paul apparait comme une zone de repos diurne pour la femelle 31.



Figures 21 et 22. Répartition des temps de présences de la femelle 31 à RIVDGAL (21) et à l'ARDA (22) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en janvier. Au : Aube ; Cr : Crépuscule.

Tableau 40. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 31 sur l'ensemble du cycle nycthémère en janvier. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
RIVDGAL	Som P	22,7	0,000
ARDA	Som P	22,9	0,000

De mars à avril, la femelle 31 utilise essentiellement la zone de Sainte Marie (STMARIE ; Figure 23 ; Tableau 41). La zone de Sainte Marie semble être utilisée comme une zone de repos nocturne.

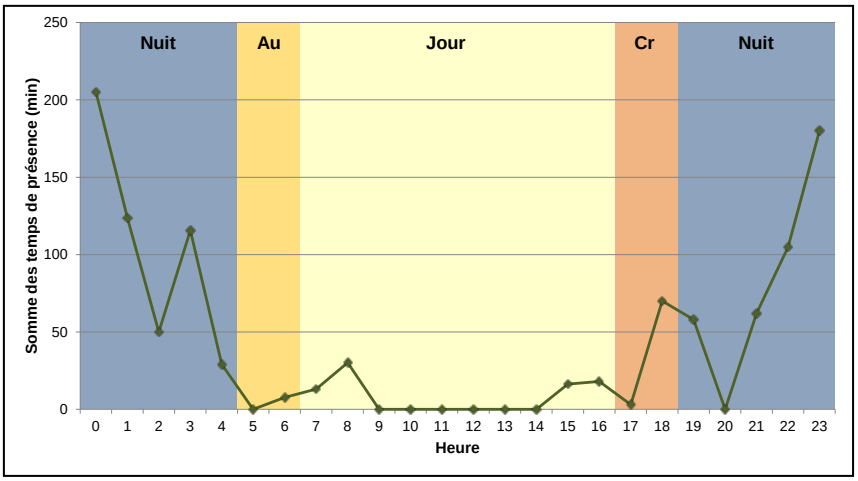
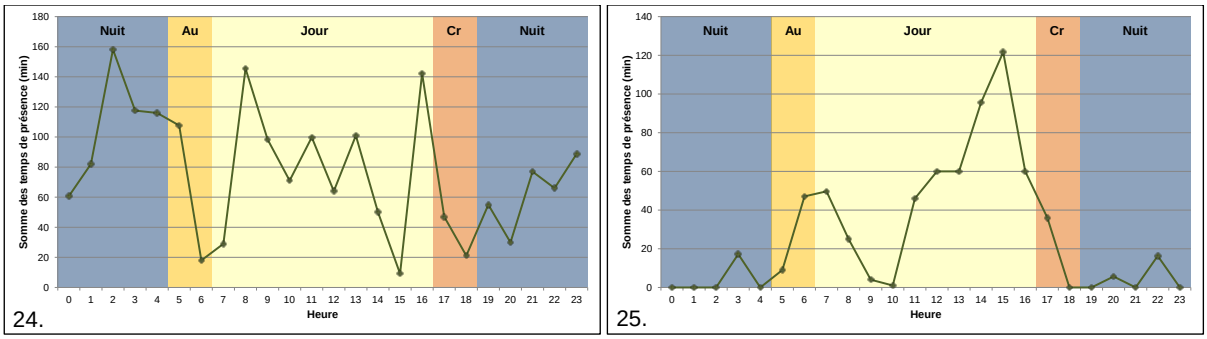


Figure 23. Répartition des temps de présences de la femelle 31 à STMARIE sur l'ensemble du cycle nycthémérale de mars à avril. Au : Aube ; Cr : Crépuscule.

Tableau 41. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 31 sur l'ensemble du cycle nycthémère de mars à avril. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
STMARIE	Som P	22,6	0,000

De mai à juillet, la femelle 31 n'utilise que la baie de Saint Paul (RIVDGAL et ARDA ; Figures 24 et 25 ; Tableau 42). La baie de Saint Paul (RIVDGAL et ARDA) apparait comme une zone de repos diurne et nocturne. Bien que, d'une manière général, le nord de la baie est plus utilisé, le nord et le centre de la baie semblent être utilisés de manière alternée pendant le jour. L'augmentation d'activité à l'aube indique que le requin pourrait être en chasse durant cette période nycthémérale.



Figures 24 et 25. Répartition des temps de présences de la femelle 31 à RIVDGAL (24) et à l'ARDA (25) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de mai à juillet. Au : Aube ; Cr : Crépuscule.

Tableau 42. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 31 sur l'ensemble du cycle nycthémère de mai à juillet. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
RIVDGAL	Som P	21,1	0,000
ARDA	Som P	22,3	0,000

En août, la femelle 31 n'utilise que le nord de la baie de Saint Paul (RIVDGAL ; Figure 26 et Tableau 43). Le nord de la baie de Saint Paul n'apparait pas comme un centre d'activité pour la femelle 31. Le pic de présence observé le matin semble correspondre à une utilisation très ponctuelle de la zone à cette période.

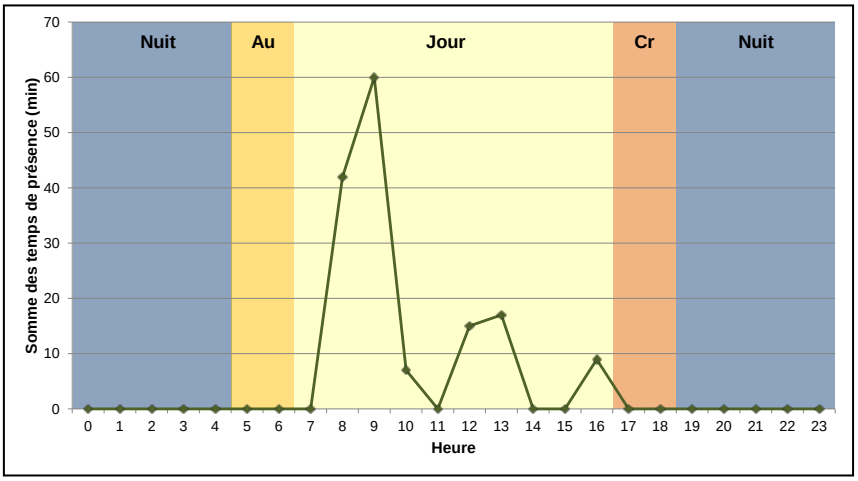
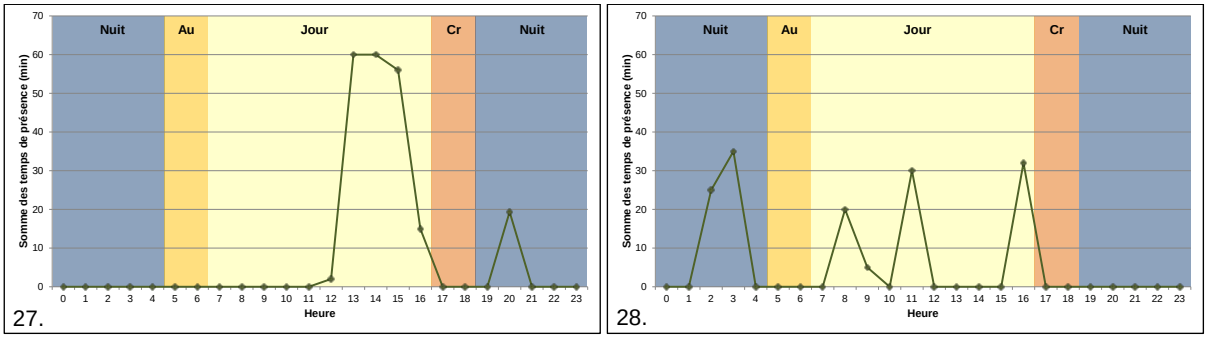


Figure 26. Répartition des temps de présences de la femelle 31à RIVDGAL sur l'ensemble du cycle nycthémérale en août. Au : Aube ; Cr : Crépuscule.

Tableau 43. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 31 sur l'ensemble du cycle nycthémère en août. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
RIVDGAL	Som P	22,8	0,000

En décembre, la femelle 31 utilise la zone de Sainte Marie (STMARIE) et de la baie de Saint Paul (RIVDGAL ; Figures 27 et 28 ; Tableau 44). La zone de Saint Marie apparait comme une zone de repos diurne, exclusivement utilisée l'après-midi. Le nord de la baie de Saint Paul est très peu utilisé et ne correspond pas à un centre d'activité pour la femelle 31 à cette période.



Figures 27 et 28. Répartition des temps de présences à STMARIE (27) et RIVDGAL (28) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en décembre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule.

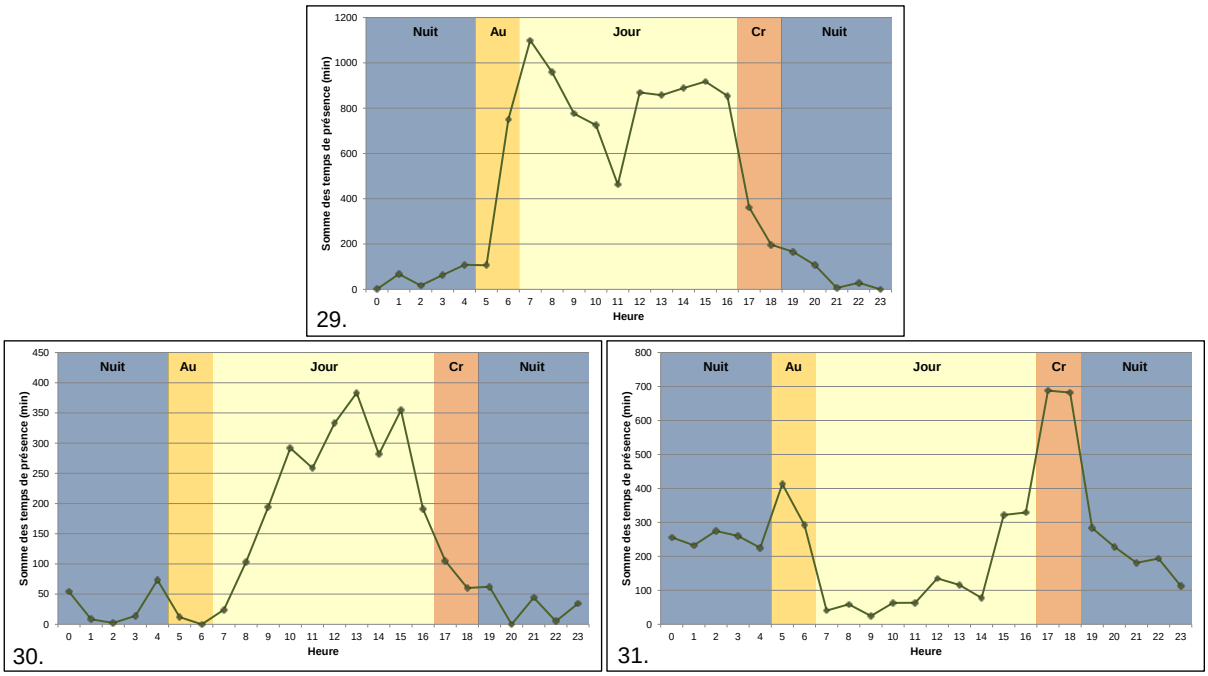
Tableau 44. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 31 sur l'ensemble du cycle nycthémère en décembre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	**p**
STMARIE	Som P	22,9	0,000
RIVDGAL	Som P	22,7	0,000

3. Requin femelle 10

La présence de la femelle 10 au sein de la zone d'étude se concentre sur une forte période de présence, de mars à juillet.

Au cours de cette période, la femelle utilise exclusivement la zone de Saint Gilles (BRBRIS, AIGRBR et RONOIR ; Figure 29-31 ; Tableau 45). Le large de Saint Gilles (BRBRIS et AIGRBR) apparait comme une zone de repos diurne pour la femelle 10. La côte de Saint Gilles (RONOIR) pourrait constituer une zone de repos nocturne et une zone de chasse à l'aube et au crépuscule.



Figures 29-31. Répartition des temps de présences de la femelle 10 à BRBRIS (30), AIGRBR (29) et RONOIR (31) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de mars à juillet. Au : Aube ; Cr : Crépuscule.

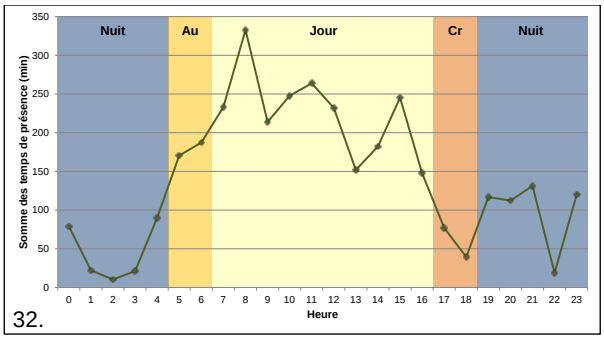
Tableau 45. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 10 sur l'ensemble du cycle nycthémère de mars à juillet. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

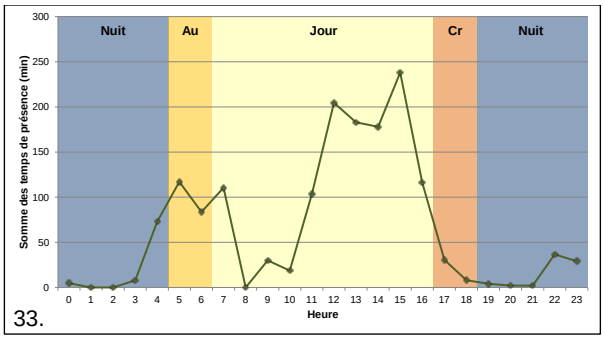
		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
AIGRBR	Som P	21,8	0,000
BRBRIS	Som P	21,1	0,001
RONOIR	Som P	19,2	0,000

4. Requin femelle 25

La présence de la femelle 25 au sein de la zone d'étude se concentre sur une forte période de présence, de novembre à janvier.

Au cours de cette période, la femelle utilise la baie de Saint Louis (ETDUGOL) et le large de Saint Gilles (BRBRIS ; Figures 32 et 33 ; Tableau 46). La baie de Saint Louis serait utilisée comme une zone de repos diurne et une zone de repos nocturne, essentiellement utilisée en première partie de nuit. Le large de Saint Gilles pourrait constituer une zone de chasse à l'aube et une seconde zone de repos diurne l'après-midi.





Figures 32 et 33. Répartition des temps de présences de la femelle 25 à ETDUGOL (32) et BRBRIS (33) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de novembre à janvier. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

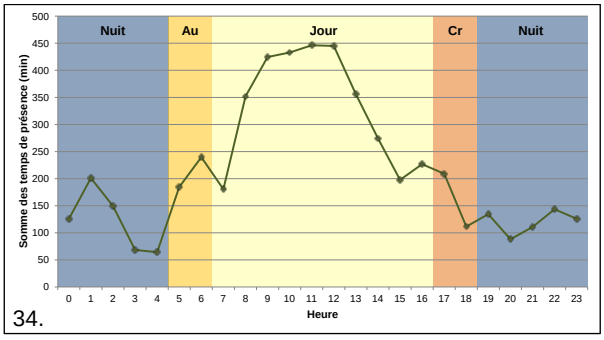
Tableau 46. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 25 sur l'ensemble du cycle nycthémère de novembre à janvier. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

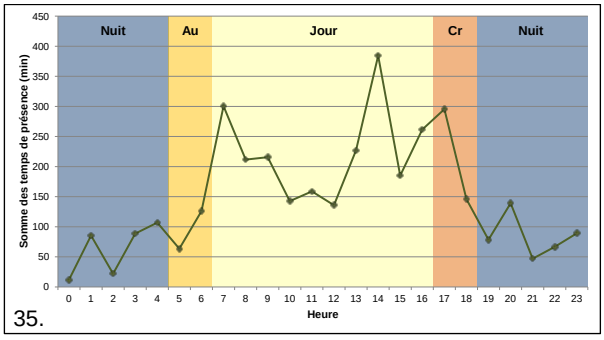
		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
ETDUGOL	Som P	21,6	0,000
BRBRIS	Som P	22,1	0,000

5. Requin mâle 19

La présence du mâle 19 au sein de la zone d'étude se divise en 2 périodes : période 1 (P1) : janvier-avril ; période 2 (P2) : septembre-décembre.

De janvier à avril, le requin utilise majoritairement la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL ; Figure 34 et 35 ; Tableau 47). La baie de Saint Louis constituerait une zone de repos diurne et nocturne pour le mâle 19.





Figures 34 et 35. Répartition des temps de présences du mâle 19 à ETDUGOL (34) et GOLFETSAL (35) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de janvier à avril. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 47. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 19 sur l'ensemble du cycle nycthémère de janvier à avril. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
ETDUGOL	Som P	18,9	0,000
GOLFETSAL	Som P	21,2	0,000

De septembre à décembre, le mâle 19 utilise majoritairement la zone de Sainte Marie (STMARIE ; Figure 36 ; Tableau 48). La zone de Sainte Marie serait une zone de repos diurne, majoritairement utilisée l'après-midi. Le pic de présence au crépuscule induit une augmentation d'activité qui pourrait correspondre à un comportement de chasse. La nuit, l'augmentation et les variations d'activité pourraient induire des périodes de chasse entrecoupées par des phases de repos.

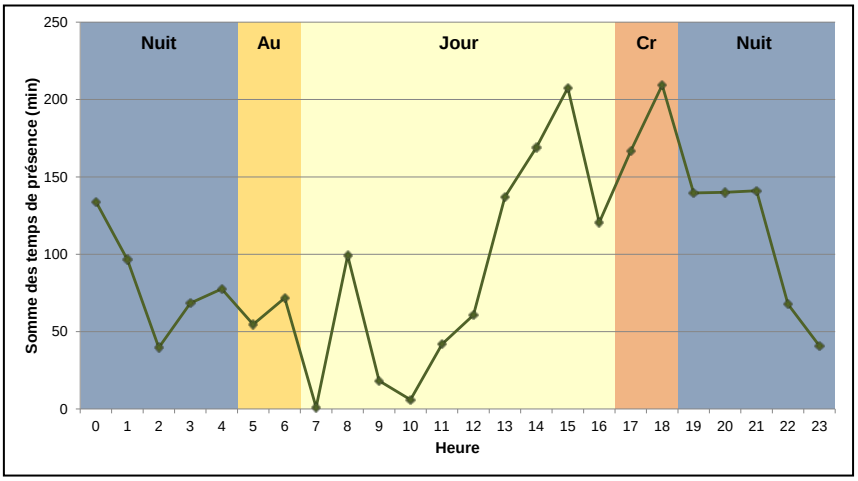


Figure 36. Répartition des temps de présences à STMARIE sur l'ensemble du cycle nycthémérale de septembre à décembre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

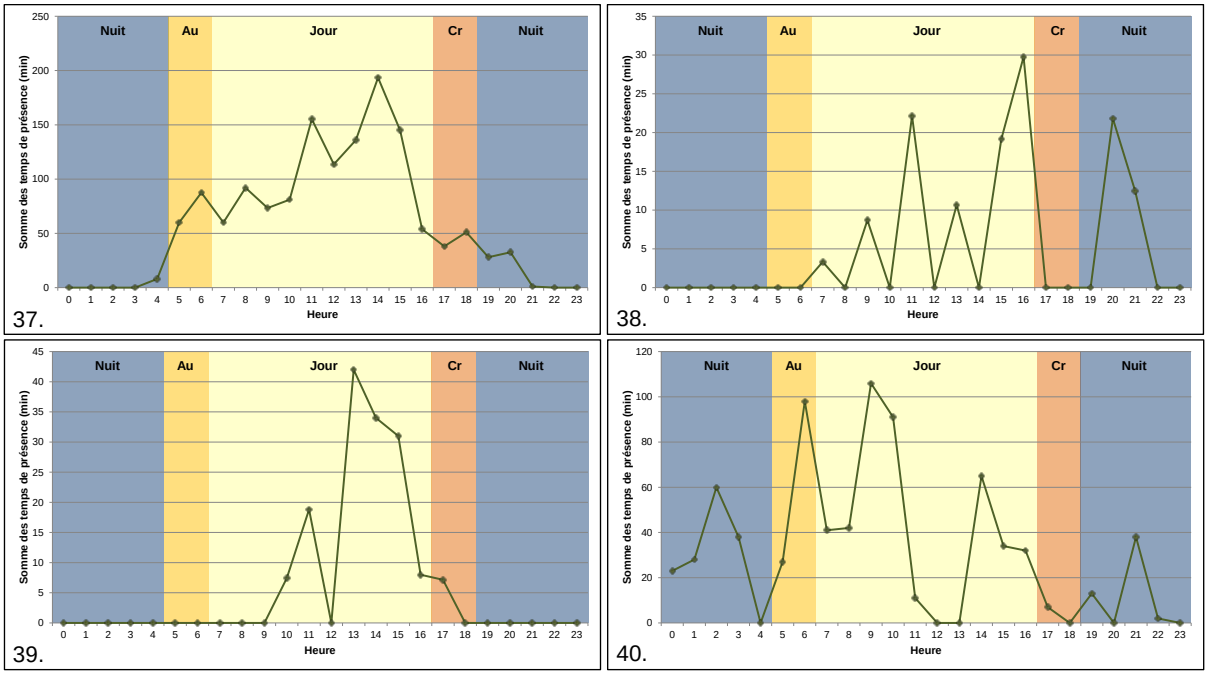
Tableau 48. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 19 sur l'ensemble du cycle nycthémère de septembre à décembre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
STMARIE	Som P	21,2	0,000

6. Requin femelle 5

La présence de la femelle 5 au sein de la zone d'étude se divise en 7 périodes : période 1 (P1) : janvier ; période 2 (P2) : février ; période 3 (P3) : mars-avril ; période 4 (P4) : juin ; période 5 (P5) : juillet ; période 6 (P6) : octobre ; période 7 (P7) ; novembre-décembre.

En janvier, la femelle 5 utilise la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL), la Pointe du Diable (PTDIABL) et la baie de Saint Paul (RIVDGAL ; Figures 37-40 ; Tableau 49). Le centre de la baie de Saint Louis (ETDUGOL) apparait être une zone de repos diurne pour la femelle 5. Les autres zones à proximité (GOLFETSAL et PTDIABL) sont utilisées l'après-midi en même temps que le pic de présence à ETDUGOL. Elles peuvent représenter une zone de repos secondaire par extension de la zone de repos du centre de la baie de Saint Louis. La baie de Saint Paul pourrait être une zone de chasse à l'aube et une zone de repos diurne, essentiellement utilisée le matin.



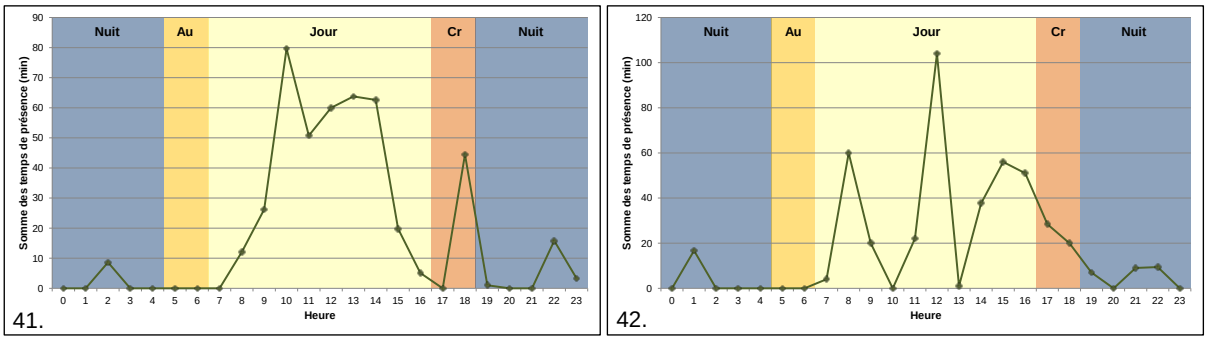
Figures 37-40. Répartition des temps de présences de la femelle 5 à ETDUGOL (37), à GOLFETSAL (38), à PTDIABL (39) et RIVDGAL (40) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en janvier. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 49. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 5 sur l'ensemble du cycle nycthémère en janvier. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	**p**
RIVDGAL	Som P	21,6	0,000
GOLFETSAL	Som P	22,7	0,000
ETDUGOL	Som P	22,6	0,000
PTDIABL	Som P	27,8	0,000

En février, la femelle 5 utilise exclusivement la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL ; Figures 41 et 42 ; Tableau 50). La baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) est utilisée comme zone de repos diurne (matin et après-midi). L'augmentation

d’activité observée en fin d’après-midi au nord de la baie et le pic de présence au centre de la baie au crépuscule semble indiquer que la femelle change d’activité et adopte un comportement de chasse, notamment au centre de la baie.

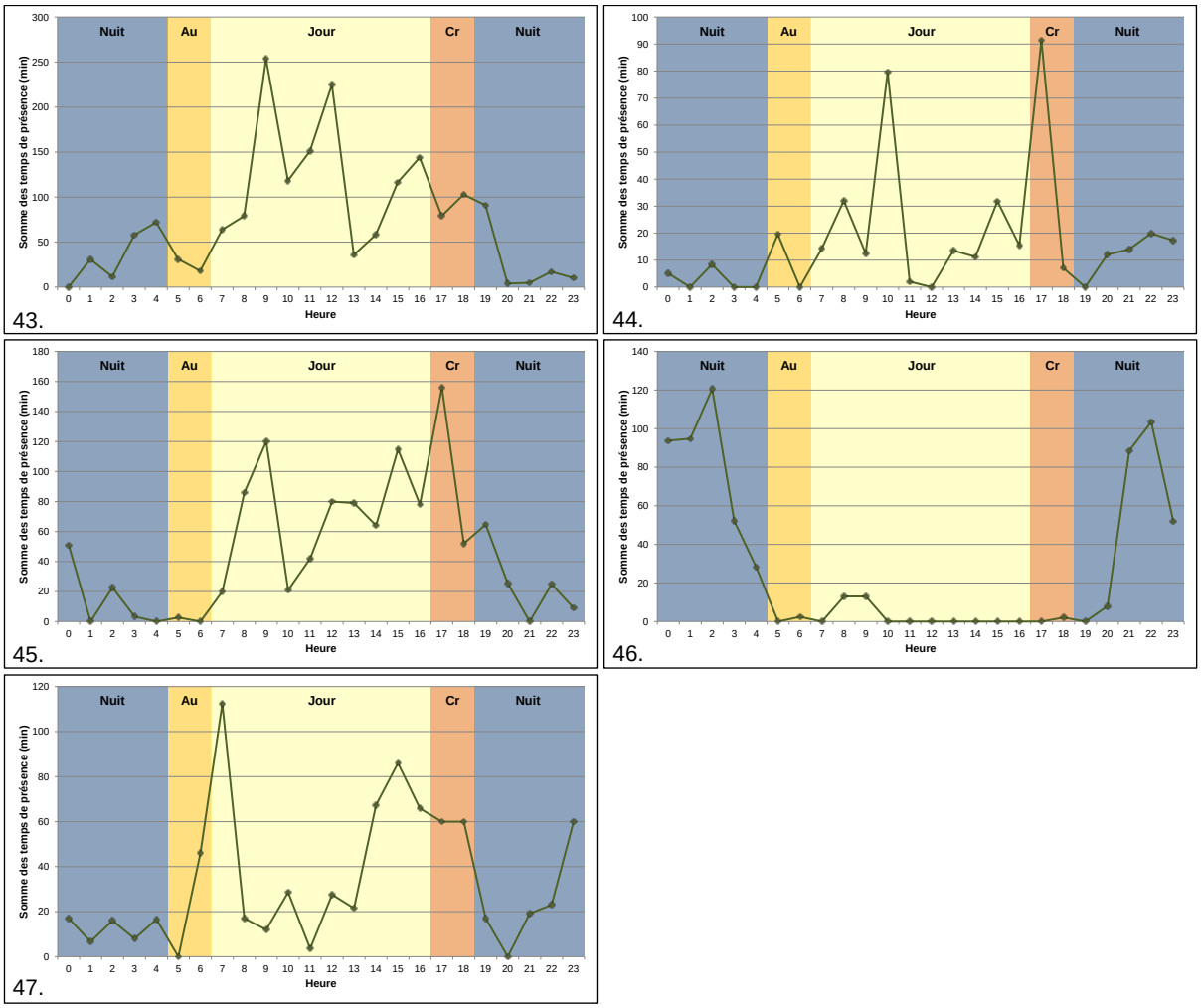


Figures 41 et 42. Répartition des temps de présences de la femelle 5 à ETDUGOL (41) et GOLFETSAL (42) sur l’ensemble du cycle nycthémérale en février. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 50. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 5 sur l’ensemble du cycle nycthémère en février. Les groupes horaires sont issus d’une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	**p**
GOLFETSAL	Som P	21,2	0,000
ETDUGOL	Som P	21,6	0,000

De mars à avril, la femelle 5 utilise la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL), la Pointe du Diable (PTDIABL), le nord de Saint Leu (NDSTLEUBS) et Trois Bassins (3BASSCM ; Figures 43-47 ; Tableau 51). Les zones du centre de la baie de Saint Louis et du Nord de Saint Leu apparaissent comme des zones de repos diurne. Les zones du nord de la baie de Saint Louis et de la Pointe du Diable semblent également être utilisées comme des zones de repos diurne, essentiellement le matin au nord de la baie de Saint Louis et majoritairement l’après-midi à la Pointe de du Diable. Au crépuscule, les 4 zones sont utilisées de manière importante ce qui induit une augmentation de l’activité du requin. Ce phénomène peut être attribué à un comportement de chasse à cette période. La zone de Trois Bassins apparaît comme une zone de repos et/ou de chasse nocturne durant cette période de l’année.



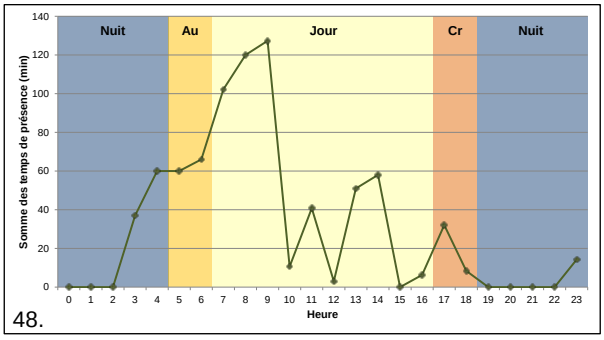
Figures 43 à 47. Répartition des temps de présences de la femelle 5 à ETDUGOL (43), GOLFETSAL (44), NDSTLEUBS (45), 3BASSCM (46) et PTDIABL (47) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de mars à avril. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

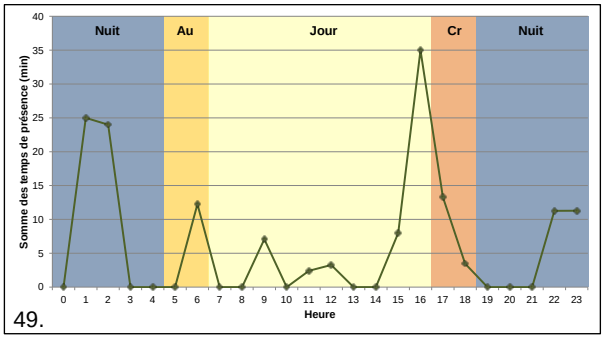
Tableau 51. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 5 sur l'ensemble du cycle nycthémère de mars à avril. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
3BASSCM	Som P	22,7	0,000
NDSLEUBS	Som P	22,4	0,000
GOLFETSAL	Som P	20,0	0,000
ETDUGOL	Som P	22,1	0,000
PTDIABL	Som P	21,0	0,000

En juin, la femelle 5 utilise exclusivement la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL, Figures 48-49 ; Tableau 52). Le centre de la baie de Saint Louis (ETDUGOL) apparait comme une zone de repos diurne, essentiellement utilisée le matin. Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) est peu utilisé et n'apparait pas comme un centre d'activité de

la femelle 5 à cette période. La présence du requin dans cette zone apparait comme très ponctuelle. Il est donc difficile d'émettre une hypothèse sur son activité.



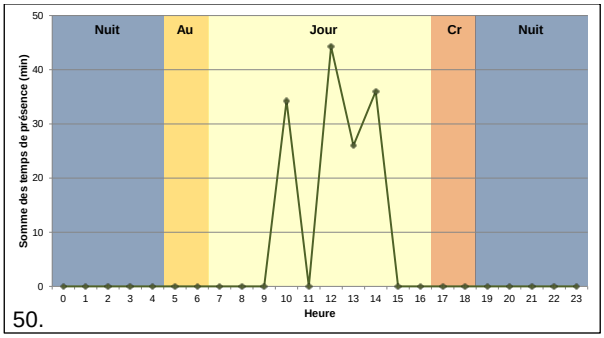


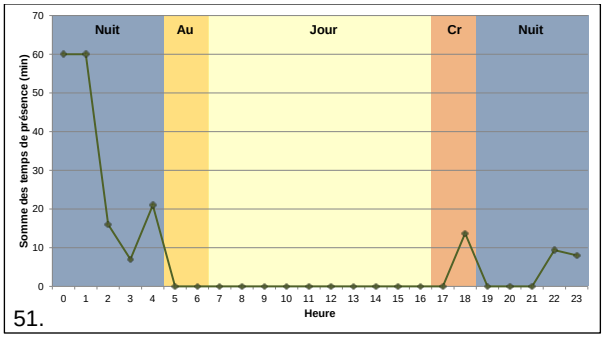
Figures 48 et 49. Répartition des temps de présences de la femelle 5 à ETDUGOL (34) et GOLFETSAL (35) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en juin. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 52. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 5 sur l'ensemble du cycle nycthémère en juin. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
GOLFETSAL	Som P	21,6	0,000
ETDUGOL	Som P	22,5	0,000

En juillet, la femelle 5 utilise essentiellement le nord de la zone d'étude, notamment Sainte Marie (STMARIE) et la baie de Saint Paul (RIVDGAL ; Figures 50 et 51 ; Tableau 53). La faible présence dans les deux zones indique qu'elles ne représentent pas un centre d'activité pour la femelle 5 à cette période. On note cependant que la zone de Sainte Marie est essentiellement utilisée de jour alors que la baie de Saint Paul est utilisée majoritairement de nuit.



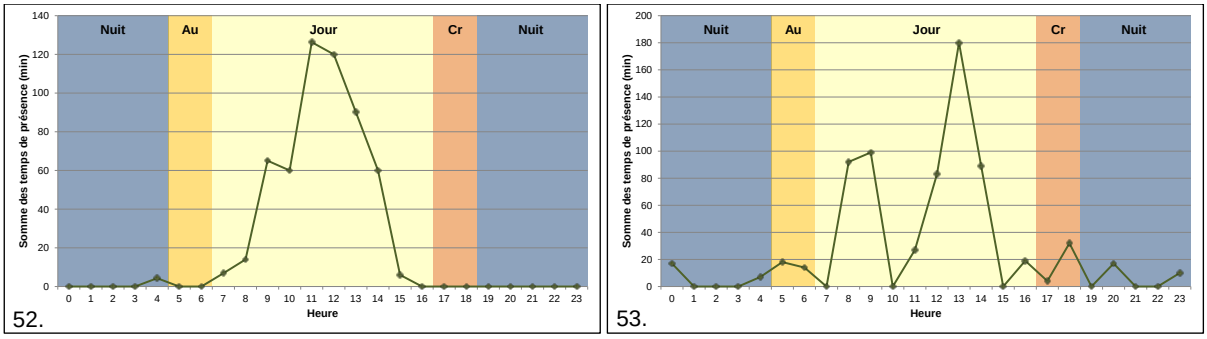


Figures 50 et 51. Répartition des temps de présences de la femelle 5 à STMARIE (50) et RIVDGAL (51) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en juillet. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 53. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 5 sur l'ensemble du cycle nycthémère en juillet. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
STMARIE	Som P	22,8	0,000
RIVDGAL	Som P	22,5	0,000

En octobre, la femelle 5 utilise majoritairement les zones de la baie de Saint Louis (ETDUGOL) et de la baie de Saint Paul (RIVDGAL ; Figures 52 et 53 ; Tableau 54). Les zones du centre de la baie de Saint Louis et du nord de la baie de Saint Paul apparaissent comme des zones de repos diurne pour la femelle 5.

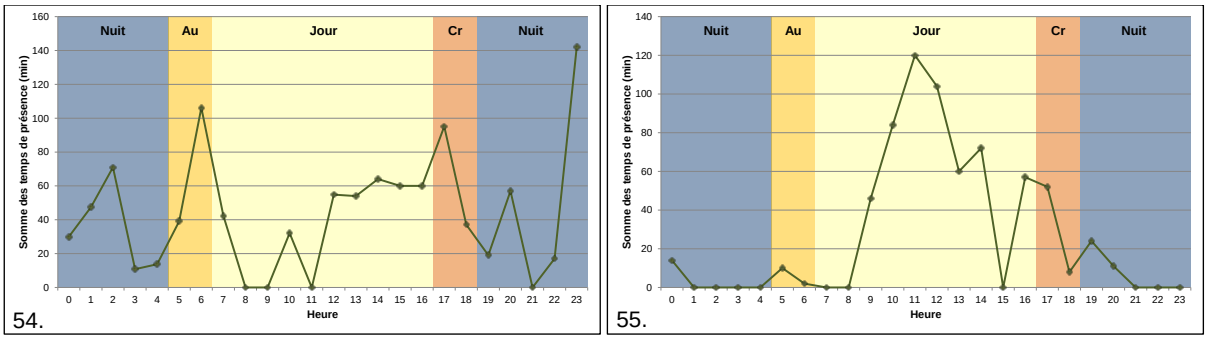


Figures 52 et 53. Répartition des temps de présences de la femelle 5 à ETDUGOL (52) et RIVDGAL (53) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en octobre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 54. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 5 sur l'ensemble du cycle nycthémère en octobre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
RIVDGAL	Som P	22,0	0,000
ETDUGOL	Som P	22,8	0,000

De novembre à décembre, la femelle 5 utilise essentiellement le nord de la zone d'étude, notamment Sainte Marie (STMARIE) et la baie de Saint Paul (RIVDGAL ; Figures 54 et 55 ; Tableau 55). La baie de Saint Paul apparait comme une zone de repos diurne puis potentiellement comme une zone de chasse en fin d'après-midi et au crépuscule. La zone de Sainte Marie semble être une zone de repos diurne, notamment l'après-midi. Aux autres périodes du cycle nycthéméral, les changements fréquents d'activité indique que la femelle 5 puisse utiliser cette zone comme une zone de chasse.



Figures 54 et 55. Répartition des temps de présences de la femelle 5 à STMARIE (54) et RIVDGAL (55) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en octobre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

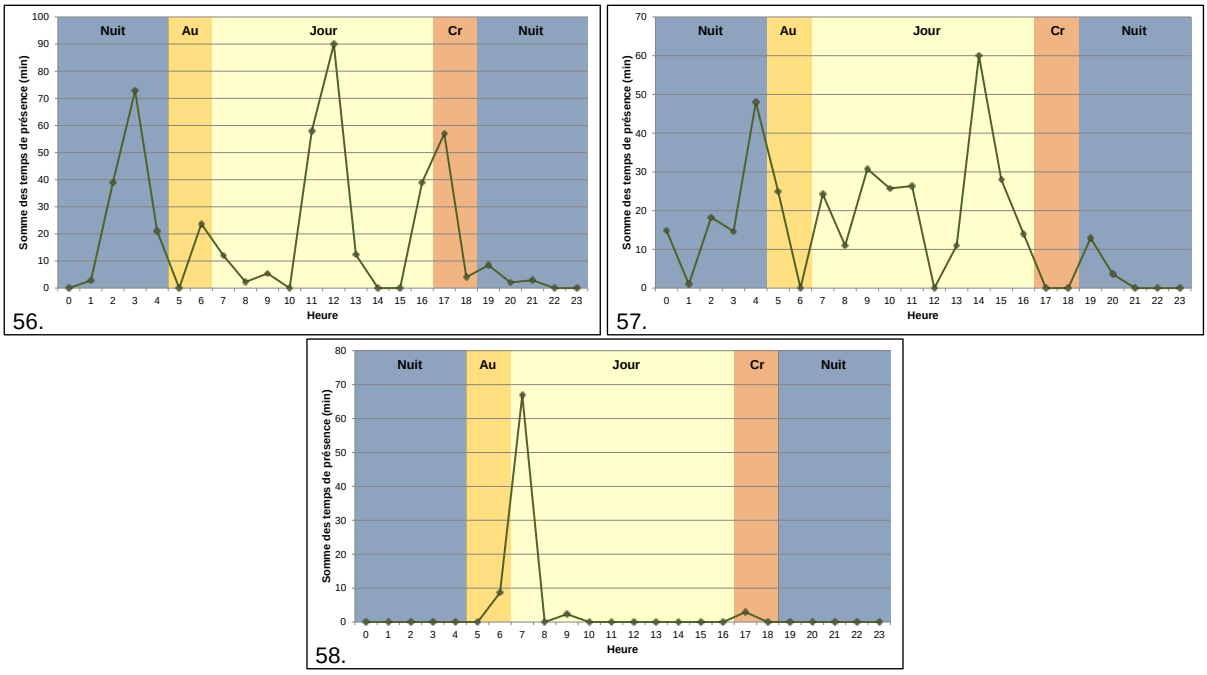
Tableau 55. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 5 sur l'ensemble du cycle nycthémère de novembre à décembre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
STMARIE	Som P	22,0	0,000
RIVDGAL	Som P	22,5	0,000

7. Requin mâle 13

La présence du mâle 13 au sein de la zone d'étude se divise en 4 périodes : période 1 (P1) : janvier ; période 2 (P2) : février-mars ; période 3 (P3) : avril-mai ; période 4 (P4) : juin.

En janvier, le mâle 13 utilise la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) et le large de Saint Pierre (CM-LSP ; Figures 56-58 ; Tableau 56). La baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) apparait comme une zone de repos secondaire diurne et nocturne. Le changement d'activité du requin au centre de la baie de Saint Louis en fin d'après-midi et au crépuscule indiquerait qu'il puisse également utiliser cette zone pour chasser. Le large de Saint Pierre est peu utilisé, excepté un pic de présence en début de matinée, ce qui traduit une utilisation très ponctuelle de la zone et donc que le large de Saint Pierre n'est pas un centre d'activité pour le mâle 13 à cette période.

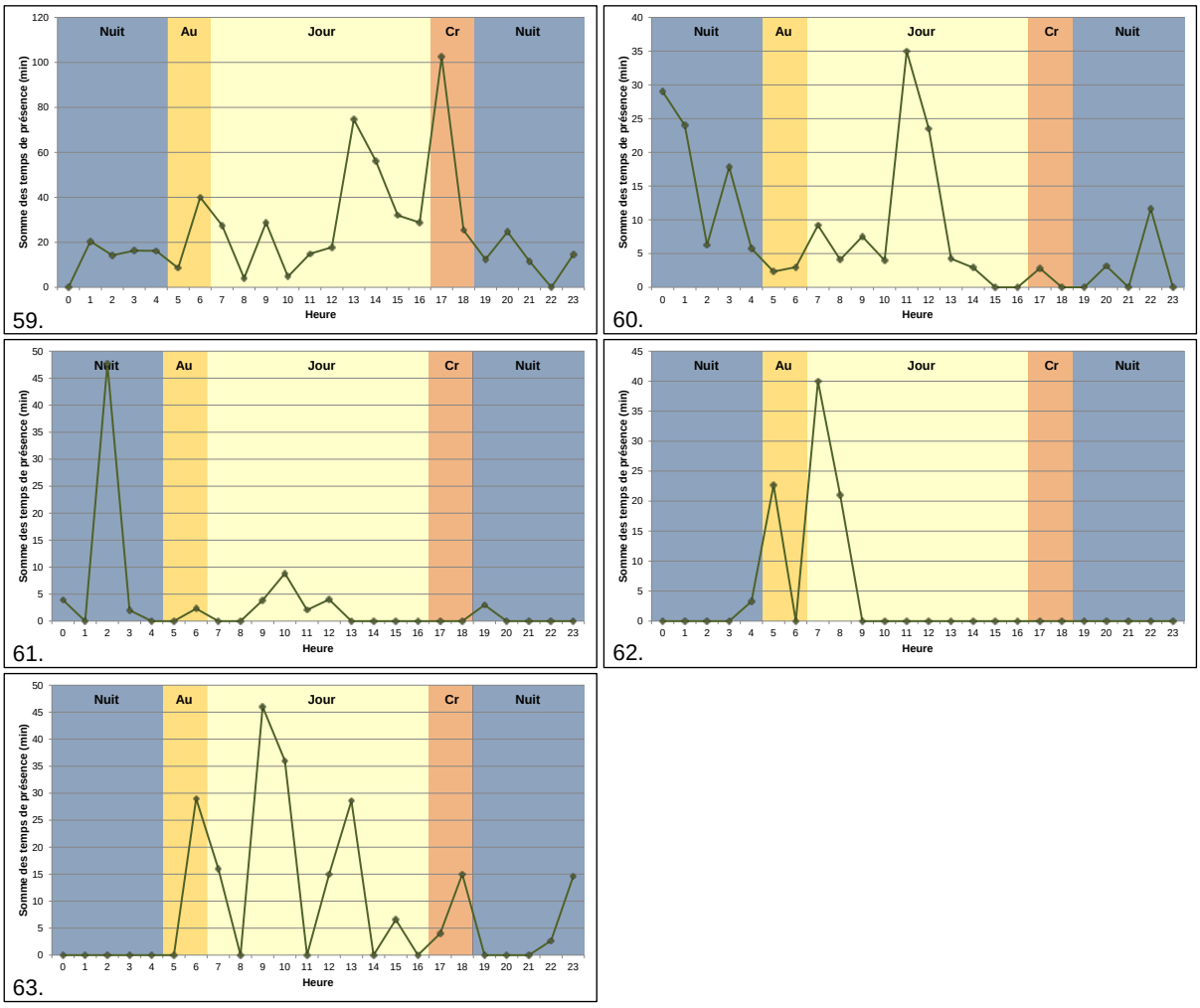


Figures 56-58. Répartition des temps de présences du mâle 13 à ETDUGOL (56), GOLFETSAL (57) et CM-LSP (58) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en janvier. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 56. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 13 sur l'ensemble du cycle nycthémère en janvier. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
GOLFETSAL	Som P	21,4	0,000
ETDUGOL	Som P	20,7	0,000
CM-LSP	Som P	22,9	0,000

De février à mars, le mâle 13 utilise la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et PTOISEAUX), l'Etang Salé (ETSALCM et ETSALBR) et le large de Saint Pierre (CM-LSP ; Figures 59-63 ; Tableau 57). Le large et la côte de l'Etang Salé (ETSALBR et ETSALCM) apparaissent peu utilisés. Les pics de présence observés résultent d'une utilisation très ponctuelle des deux zones qui ne semblent donc pas être des centres d'activités pour le mâle 13 à cette période. Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) serait une zone de passage, essentiellement utilisée l'après-midi et au crépuscule. L'extrémité nord de la baie de Saint Louis (PTOISEAUX) serait également une zone de passage la journée et une zone de repos nocturne, majoritairement utilisée en deuxième partie de nuit. Le large de Saint Pierre (CM-LSP) serait une zone de repos diurne secondaire, essentiellement utilisée le matin, et une zone de passage l'après-midi.

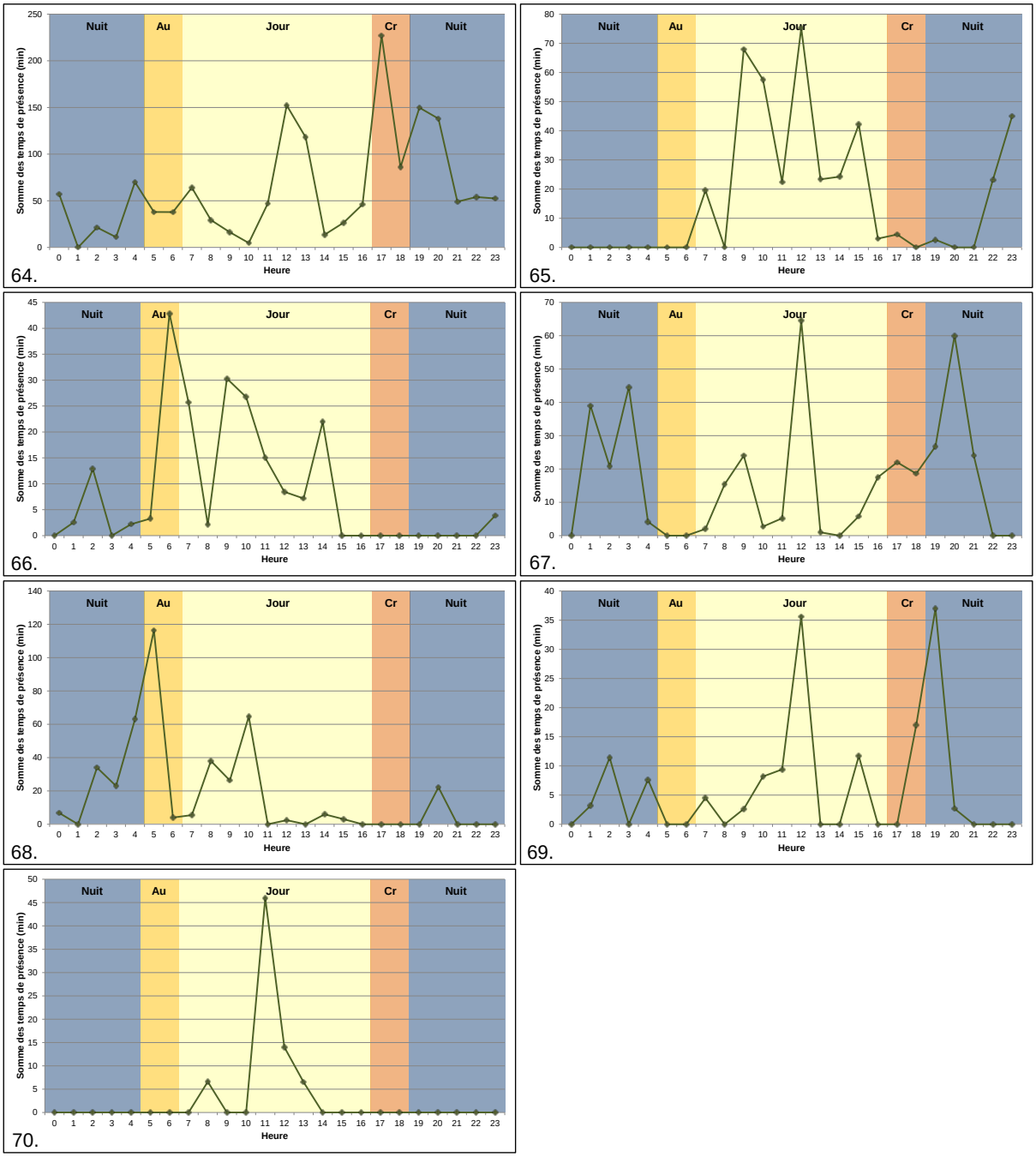


Figures 59 à 63. Répartition des temps de présences du mâle 13 à GOLFETSAL (59), PTOISEAUX (60), ETSALCM (61), ETSALBR (62) et CM-LSP (63) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de février à mars. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 57. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 13 sur l'ensemble du cycle nycthémère de février à mars. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis		Tests de Duncan	
Stations	**Variables**	**H**	***p***	**MC Inter**	**dl**
ETSALCM	Som P	21,9	0,000	1,649	21
ETSALBR	Som P	23,0	0,000	0,070	20
PTOISEAUX	Som P	19,1	0,000	12,519	21
GOLFETSAL	Som P	19,8	0,000	43,676	19
CM-LSP	Som P	22,3	0,000	12,086	20

D'avril à mai, le mâle 13 utilise la baie de Saint Louis (PTOISEAUX, GOLFETSAL et ETDUGOL), l'Etang Salé (ETSALCM, ETSALBR et RAVAVIR) et le large de Saint Pierre (CM-LSP ; Figures 64-70 ; Tableau 58). Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) serait une zone de repos diurne, essentiellement utilisée en début d'après-midi. Au crépuscule et début de nuit, l'augmentation d'activité dans la zone pourrait indiquer un comportement de chasse. Le centre de la baie de Saint Louis (ETDUGOL) serait une zone de passage diurne (matin et après-midi). L'extrémité nord de la baie de Saint Louis (PTOISEAUX) serait également une zone de passage diurne, majoritairement utilisée de l'aube à la fin de la matinée. Le large d'Etang Salé (ETSALBR) constituerait une zone de chasse à l'aube puis une zone de passage diurne, essentiellement utilisée le matin. La côte d'Etang Salé (ETSALCM) serait une zone de chasse nocturne. La présence du requin en journée est plus difficile à interpréter. Le pic de présence en milieu de journée semble dû à un évènement ponctuel qu'il est difficile de définir. Le rôle des zones du nord de l'Etang Salé (RAVAVIR) et du large de Saint Pierre (CM-LSP) est également difficile à déterminer. L'indice de fréquentation élevé observé au nord d'Etang Salé à cette période semble être le résultat d'un faible nombre de visites de courtes durées réparties sur l'ensemble du cycle nycthémère. Ainsi, cette zone ne serait pas un centre d'activité pour le mâle 13 durant cette période. Au large de Saint Pierre, le très faible nombre de données semble indiquer une utilisation de la zone seulement pendant un ou plusieurs évènements ponctuels, difficiles à caractériser. Cette zone ne serait donc pas un centre d'activité pour le requin durant cette période.

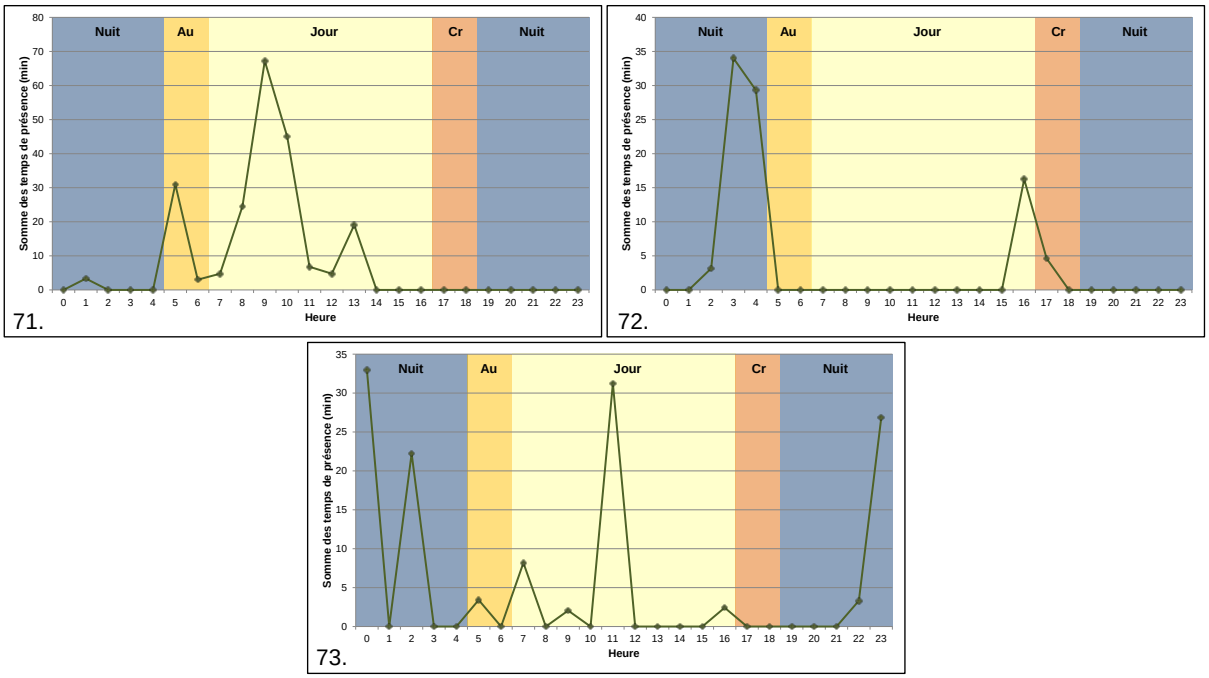


Figures 64-70. Répartition des temps de présences du mâle 13 à GOLFETSAL (64), ETDUGOL (65), PTOISEAUX (66), ETSALCM (67), ETSALBR (68), RAVAVIR (69) et CM-LSP (70) sur l'ensemble du cycle nycthémérale d'avril à mai. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 58. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 13 sur l'ensemble du cycle nycthémère d'avril à mai. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis		Tests de Duncan	
Stations	**Variables**	**H**	***p***	**MC Inter**	**dl**
RAVAVIR	Som P	21,1	0,000	9,628	21
ETSALCM	Som P	21,6	0,000	23,413	19
ETSALBR	Som P	22,4	0,000	11,127	19
PTOISEAUX	Som P	21,7	0,000	13,952	20
GOLFETSAL	Som P	22,1	0,000	417,940	18
ETDUGOL	Som P	22,7	0,000	9,391	19
CM-LSP	Som P	22,9	0,000	1,758	21

En juin, le mâle 13 utilise l'extrémité nord de la baie de Saint Louis (PTOISEAUX) et l'Etang Salé (ETSALBR et RAVAVIR ; Figures 71-73 ; Tableau 59). L'extrémité nord de la baie de Saint Louis (PTOISEAUX) apparait comme une zone de repos diurne, notamment le matin. Il faut cependant noter que la somme des temps de présence reste cependant relativement faible par rapport aux zones de repos définies au cours des autres périodes. La faible présence générale dans les zones de l'Etang Salé (ETSALBR et RAVAVIR) semble indiquer qu'elles ne représentent pas un centre d'activité pour le mâle 13 à cette période et que les temps de présence élevés résultent d'évènements ponctuels difficiles à définir.



Figures 71 à 73. Répartition des temps de présences du mâle 13 à PTOISEAUX (71), ETSALBR (72) et RAVAVIR (73) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en juin. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

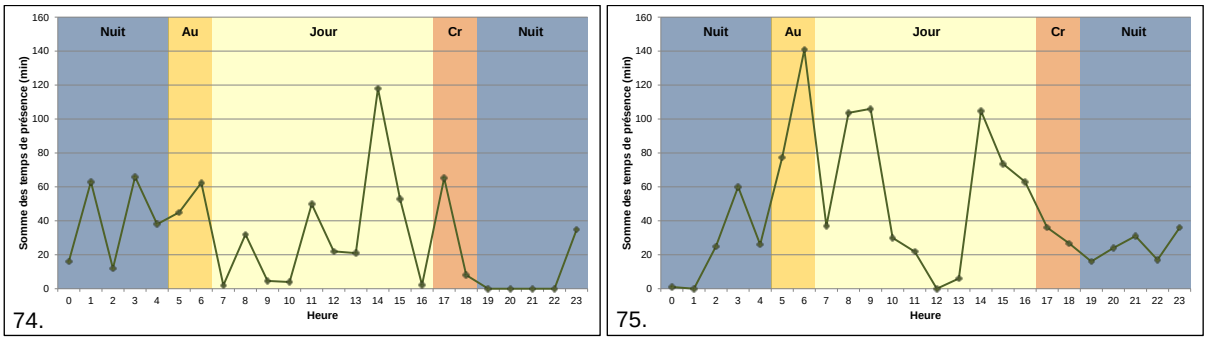
Tableau 59. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 13 sur l'ensemble du cycle nycthémère en juin. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
RAVAVIR	Som P	22,6	0,000
ETSALBR	Som P	22,9	0,000
PTOISEAUX	Som P	22,5	0,000

8. Requin femelle 18

La présence de la femelle 18 au sein de la zone d'étude se divise en 6 périodes : période 1 (P1) : février-mars ; période 2 (P2) : avril ; période 3 (P3) : de mai à juillet ; période 4 (P4) : août ; période 5 (P5) : septembre-octobre ; période 6 (P6) : novembre-décembre.

De février à mars, la femelle 18 utilise la zone de Sainte Marie (STMARIE) et le large de Saint Gilles (BRBRIS ; Figures 74 et 75 ; Tableau 60). La zone de Sainte Marie apparait comme une zone de repos diurne, essentiellement utilisée l'après-midi. Sainte Marie serait également une zone de passage au crépuscule, puis une zone de chasse nocturne en deuxième partie de nuit. Le large de Saint Gilles serait une zone de chasse à l'aube et une zone de repos diurne (matin et après-midi).



Figures 74 et 75. Répartition des temps de présence de la femelle 18 à STMARIE (74) et BRBRIS (75) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de février à mars. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 60. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 18 sur l'ensemble du cycle nycthémère de février à mars. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
STMARIE	Som P	21,7	0,000
BRBRIS	Som P	21,1	0,000

En avril, la femelle 18 utilise uniquement le large de Saint Gilles (BRBRIS) qui serait une zone de repos diurne (matin et après-midi) et une zone de chasse à l'aube et la nuit (Figure 76 ; Tableau 61).

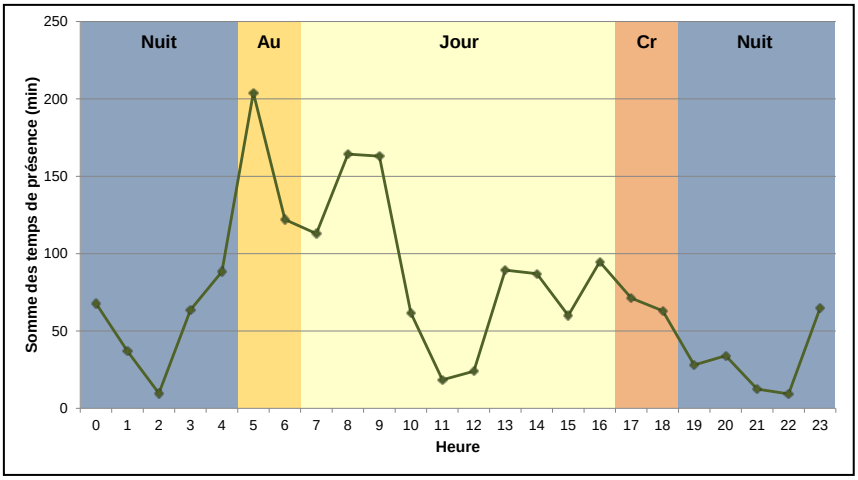
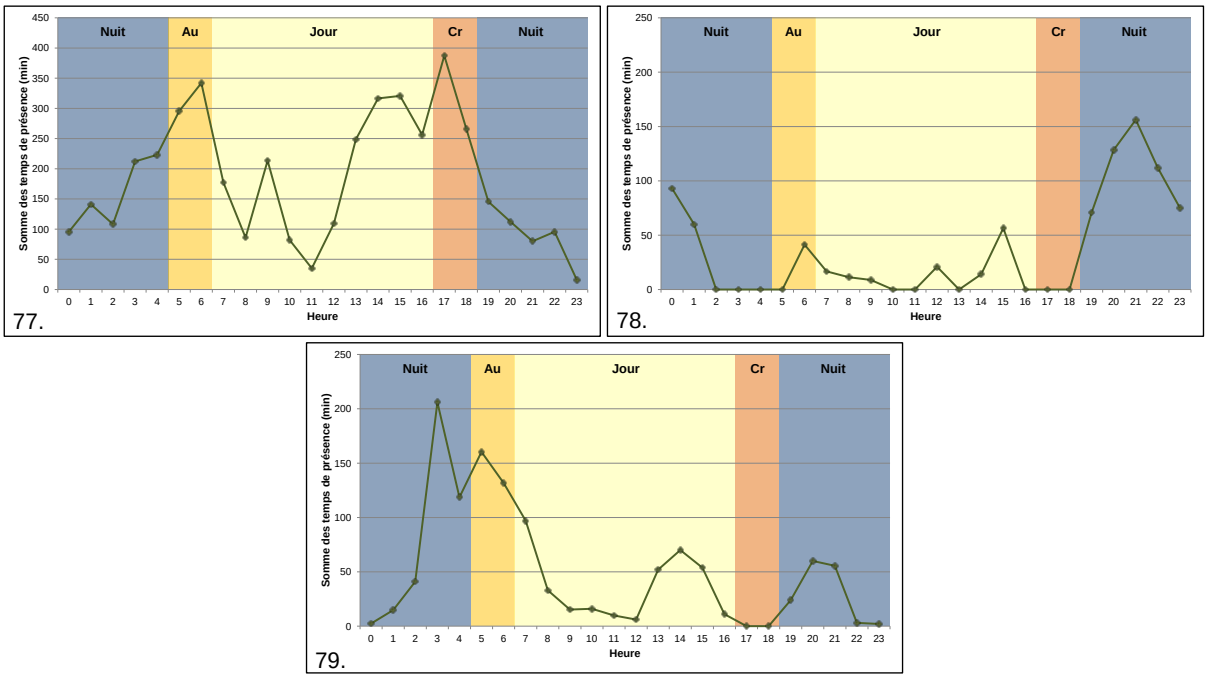


Figure 76. Répartition des temps de présences de la femelle 18 à BRBRIS sur l'ensemble du cycle nycthémérale en avril. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 61. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 18 sur l'ensemble du cycle nycthémère en avril. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
BRBRIS	Som P	21,8	0,000

De mai à juillet, la femelle 18 utilise la zone de Sainte Marie (STMARIE), la baie de Saint Paul (RIVDGAL) et le large de Saint Gilles (BRBRIS ; Figures 77-79 ; Tableau 62). La zone de Sainte Marie apparait comme une zone de repos diurne (matin et après-midi), une zone de repos nocturne, essentiellement en deuxième partie de nuit et une zone de chasse à l'aube et au crépuscule. Le nord de la baie de Saint Paul serait une zone de repos nocturne, majoritairement utilisée en première partie de nuit. Le large de Saint Gilles serait une zone de chasse à l'aube et en première partie nuit. La présence de la femelle 18 dans cette zone l'après-midi pourrait induire une zone de repos secondaire diurne, essentiellement utilisée l'après-midi.

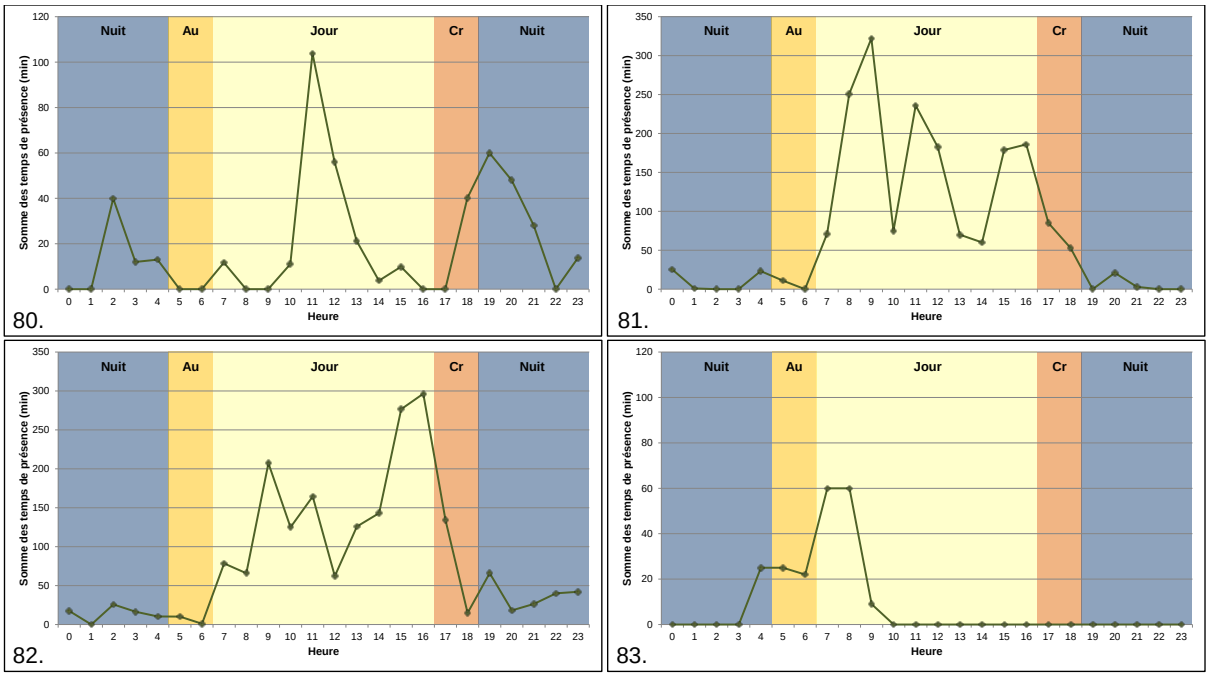


Figures 77-79. Répartition des temps de présence de la femelle 18 à STMARIE (77), à RIVDGAL (78) et à BRBRIS (79) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de mai à juillet. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 62. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 18 sur l'ensemble du cycle nycthémère de mai à juillet. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
STMARIE	Som P	19,9	0,000
RIVDGAL	Som P	22,7	0,000
BRBRIS	Som P	21,5	0,000

En août, la femelle 18 utilise la zone de Sainte Marie (STMARIE), la baie de Saint Paul (RIVDGAL et ARDA) et le large de Saint Gilles (BRBRIS ; Figures 80-83 ; Tableau 63). La baie de Saint Paul apparait comme une zone de repos diurne (matin et après-midi). Au crépuscule, la baie de Saint Paul serait également une zone de repos. La zone de Saint Marie serait une zone de chasse au crépuscule et en début de nuit puis une zone de passage en deuxième partie de nuit. Le pic de présence en milieu de journée indique une augmentation de l'activité de la femelle sur une très courte période dans cette zone. Néanmoins, il reste difficile de déterminer l'activité du requin durant cette période du cycle nycthéméral. Le large de Saint Gilles serait une zone de repos diurne secondaire, essentiellement utilisée le matin.

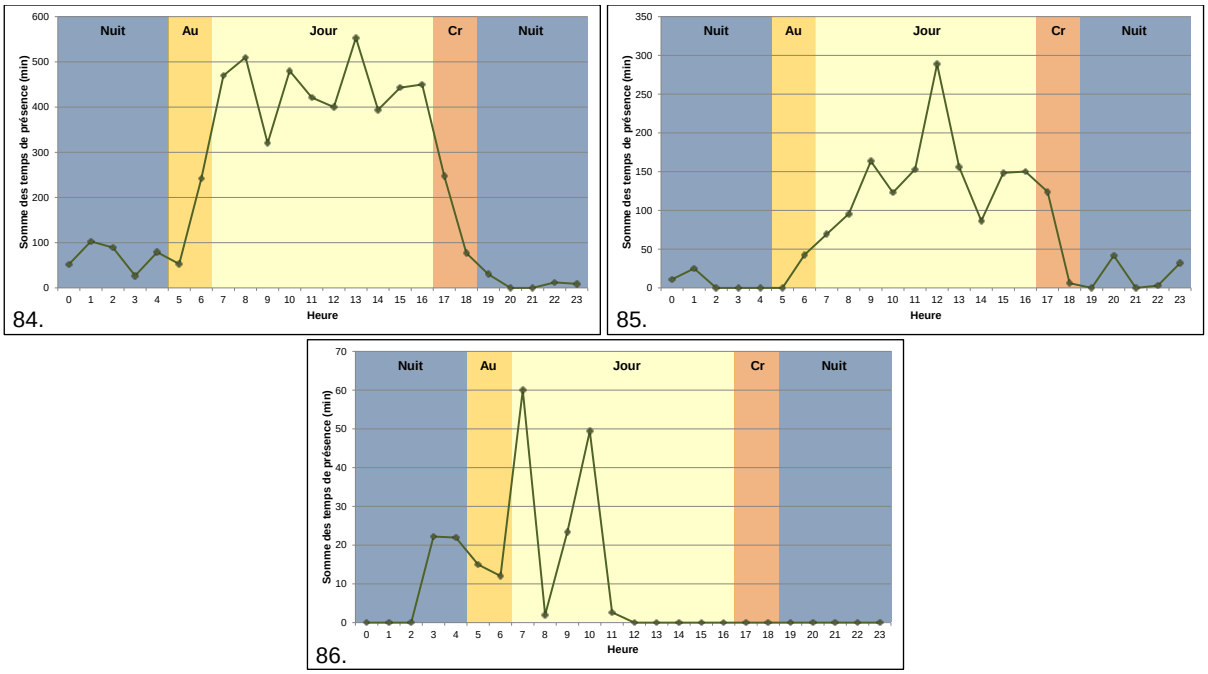


Figures 80-83. Répartition des temps de présences de la femelle 18 à STMARIE (80), à RIVDGAL (81), à ARDA (82) et à BRBRIS (83) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en août. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 63. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 18 sur l'ensemble du cycle nycthémère en août. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
STMARIE	Som P	22,0	0,000
RIVDGAL	Som P	22,5	0,001
ARDA	Som P	22,1	0,001
BRBRIS	Som P	22,9	0,000

De septembre à octobre, la femelle 18 utilise la baie de Saint Paul (RIVDGAL et ARDA) et le large de Saint Gilles (BRBRIS ; Figures 84-86 ; Tableau 64). La baie de Saint Paul apparait comme une zone de repos diurne (matin, après-midi et crépuscule). La présence en deuxième partie de nuit au nord de la baie, bien que significativement plus faible que le jour, indique une activité nocturne dans la zone qui pourrait être une zone de repos secondaire nocturne. Le rôle du large de Saint Gilles est difficile à déterminer. La présence du requin dans cette zone semble très ponctuelle. Le large de Saint Gilles ne serait donc pas une zone d'activité importante pour la femelle 18 à cette période.

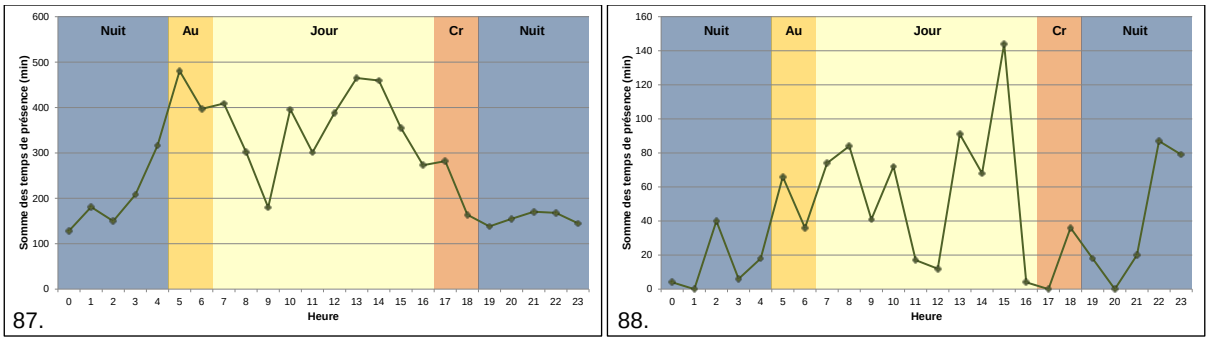


Figures 84-86. Répartition des temps de présences de la femelle 18 à RIVDGAL (84), à ARDA (85) et BRBRIS (86) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de septembre à octobre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 64. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 18 sur l'ensemble du cycle nycthémère de septembre à octobre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	**p**
RIVDGAL	Som P	21,1	0,001
ARDA	Som P	22,6	0,001
BRBRIS	Som P	22,2	0,000

De novembre à décembre, la femelle 18 utilise la zone de Sainte Marie (STMARIE) et de la baie de Saint Paul (RIVDGAL ; Figures 87 et 88 ; Tableau 65). La zone de Sainte Marie apparait comme une zone de repos diurne et nocturne. L'augmentation de l'activité à l'aube pourrait indiquer que cette zone représente également une zone de chasse à l'aube. Le nord de la baie de Saint Paul serait une zone de repos diurne (matin et après-midi) et une zone de chasse nocturne, majoritairement utilisée en première partie de nuit. On observe qu'en journée, bien que la présence de la femelle 18 soit importante au nord de la baie de Saint Paul, elle est significativement plus faible qu'à Sainte Marie.



Figures 87 et 88. Répartition des temps de présences de la femelle 18 à STMARIE (87) et à RIVDGAL (88) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de novembre à décembre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

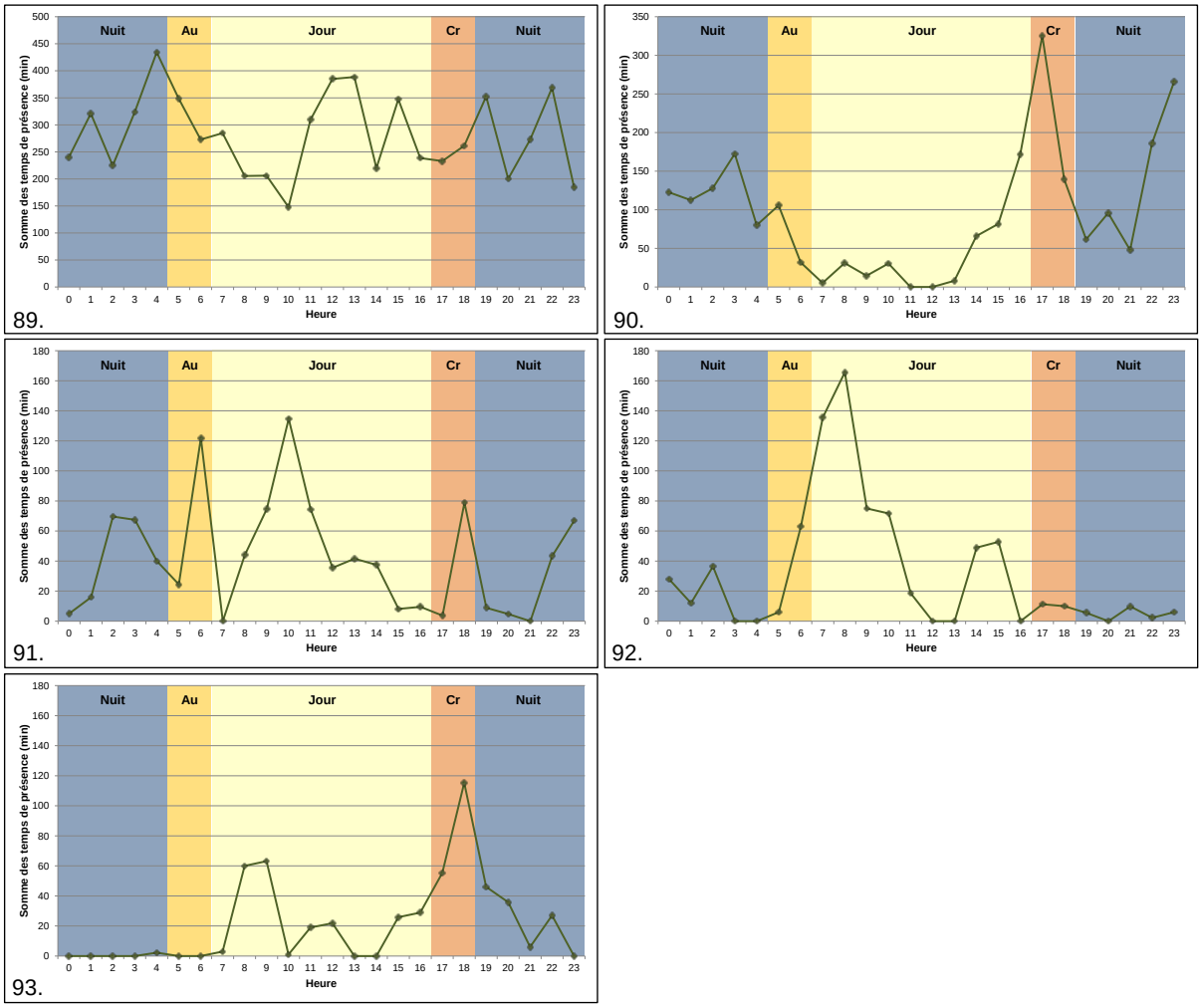
Tableau 65. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 18 sur l'ensemble du cycle nycthémère de novembre à décembre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
STMARIE	Som P	17,2	0,000
RIVDGAL	Som P	21,8	0,000

9. Requin femelle 30

La présence de la femelle 30 au sein de la zone d'étude se divise en 4 périodes : période 1 (P1) : de décembre à février ; période 2 (P2) : de mars à juin ; période 3 (P3) : juillet-septembre ; période 4 (P4) : octobre.

De décembre à février, la femelle 30 utilise la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL), la Pointe du Diable (PTDIABL), le large de Saint Pierre (CM-LSP) et le sud de Saint Pierre (PTRIVABOR ; Figures 89-93 ; Tableau 66). Le centre de la baie de Saint Louis (ETDUGOL) apparait comme une zone de repos diurne et nocturne (sur l'ensemble du cycle nycthéméral). Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) serait une zone de chasse au crépuscule et une zone de repos la nuit (première et deuxième partie de nuit). La Pointe du Diable serait une zone de chasse à l'aube et au crépuscule, et une zone de repos secondaire et/ou une zone de chasse nocturne. Le large de Saint Pierre serait une zone de repos diurne, essentiellement utilisée le matin. Le sud de Saint Pierre pourrait être une zone de repos diurne secondaire, majoritairement utilisée le matin et une zone de chasse au crépuscule.



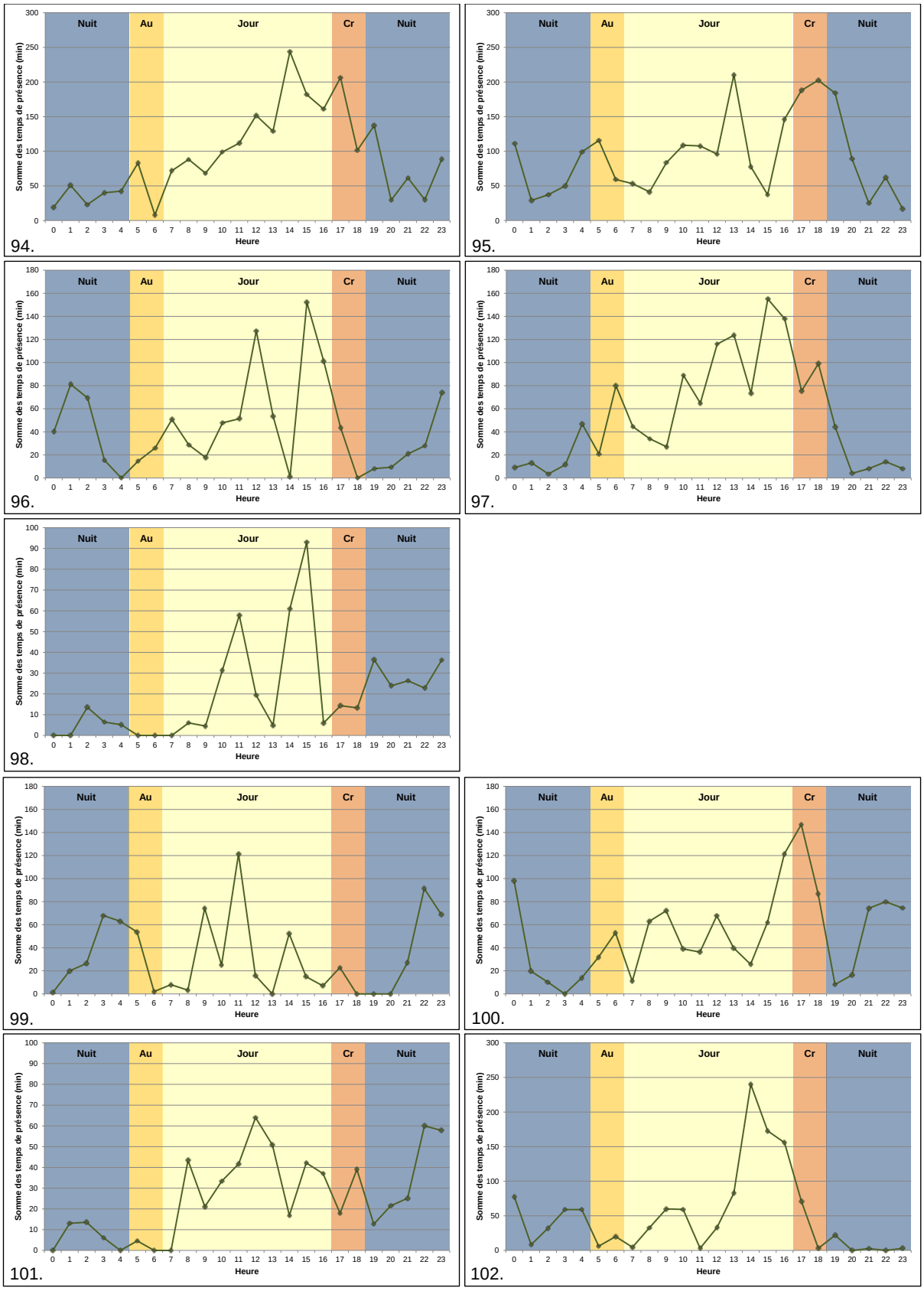
Figures 89-93. Répartition des temps de présences de la femelle 30 à ETDUGOL (84), à GOLFETSAL (85), à PTDIABL (86), à CM-LSP (87) et à PTRIVABOR (88) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de décembre à février. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 66. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 30 sur l'ensemble du cycle nycthémère de décembre à février. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
GOLETSAL	Som P	22,0	0,001
ETDUGOL	Som P	20,2	0,000
PTDIABL	Som P	21,5	0,000
CM-LSP	Som P	21,7	0,000
PTRIVABOR	Som P	22,5	0,000

De mars à juin, la femelle 30 utilise la baie de Saint Louis (PTOISEAUX, GOLFETSAL et ETDUGOL), la Pointe du Diable (PTDIABL), le sud de Saint Pierre (PTRIVABOR), l'Etang Salé (ETSALBR, ETSALCM et RAVAVIR) et l'embouchure de la Ravine de Sable (RAVSABL ; Figures 94-102 ; Tableau 67). Le centre de la baie de Saint Louis (ETDUGOL)

apparait comme une zone de repos diurne (matin, après-midi et crépuscule) et une zone de passage nocturne (nuit et aube). Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) serait une zone de repos diurne secondaire, essentiellement utilisée en milieu de journée, une zone de chasse au crépuscule et la nuit et une zone de passage à l'aube. L'extrémité de la baie de Saint Louis (PTOISEAUX) serait essentiellement une zone de passage sur l'ensemble du cycle nycthémère. La Pointe du Diable (PTDIABL) serait une zone de passage à l'aube et une zone de repos diurne, essentiellement utilisée l'après-midi. L'embouchure de la Ravine des Sables (RAVSABL) serait une zone de passage le matin et une zone de repos diurne l'après-midi. Le large d'Etang Salé (ETSALBR) apparait comme une zone de repos nocturne et une zone de passage diurne, essentiellement utilisée le matin. La côte d'Etang Salé (ETSALCM) serait une zone de chasse au crépuscule, une zone de repos et/ou de chasse nocturne et une zone de passage le jour. La zone du nord d'Etang Salé (RAVAVIR) serait une zone de passage diurne, majoritairement utilisé l'après-midi, et une zone de chasse au crépuscule et en première partie de nuit. Le sud de Saint Pierre (PTRIVABOR) serait une zone de passage le matin et une zone de repos diurne secondaire l'après-midi.



Figures 94-102. Répartition des temps de présence de la femelle 30 à ETDUGOL (94), à GOLFETSAL (95), à PTOISEAUX (96), à PTDIABL (97), à PTRIVABOR (98), à ETSALBR (99), à ETSALCM (100), à RAVAVIR (101) et à RAVSABL (102) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de mars à juin. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 67. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 30 sur l'ensemble du cycle nycthémère de mars à juin. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
RAVSABL	Som P	20,6	0,001
RAVAVIR	Som P	21,1	0,000
ETSALCM	Som P	21,8	0,000
ETSALBR	Som P	22,0	0,000
PTOISEAUX	Som P	21,9	0,000
GOLETSAL	Som P	21,9	0,000
ETDUGOL	Som P	22,0	0,000
PTDIABL	Som P	21,4	0,000
PTRIVABOR	Som P	21,0	0,000

De juillet à septembre, la femelle 30 utilise majoritairement le sud de Saint Pierre (PTRIVABOR ; Figure 103 ; Tableau 68) qui serait une zone de repos diurne secondaire, essentiellement utilisé le matin et une zone de chasse au crépuscule et la nuit.

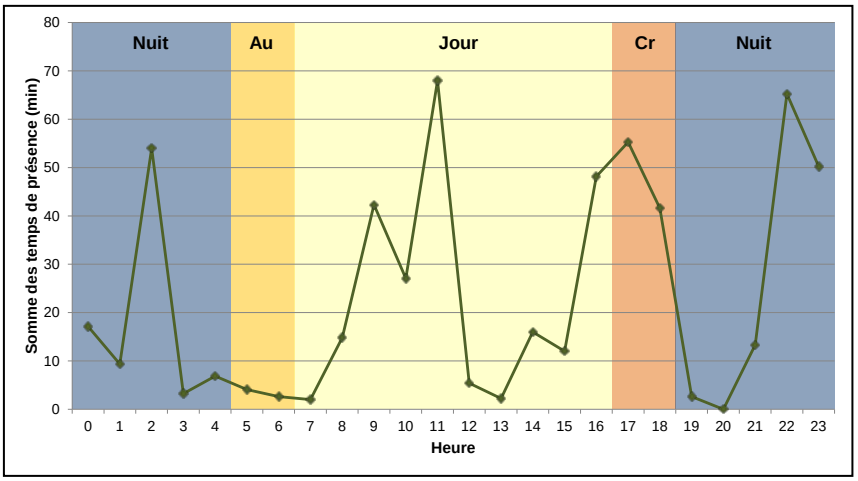


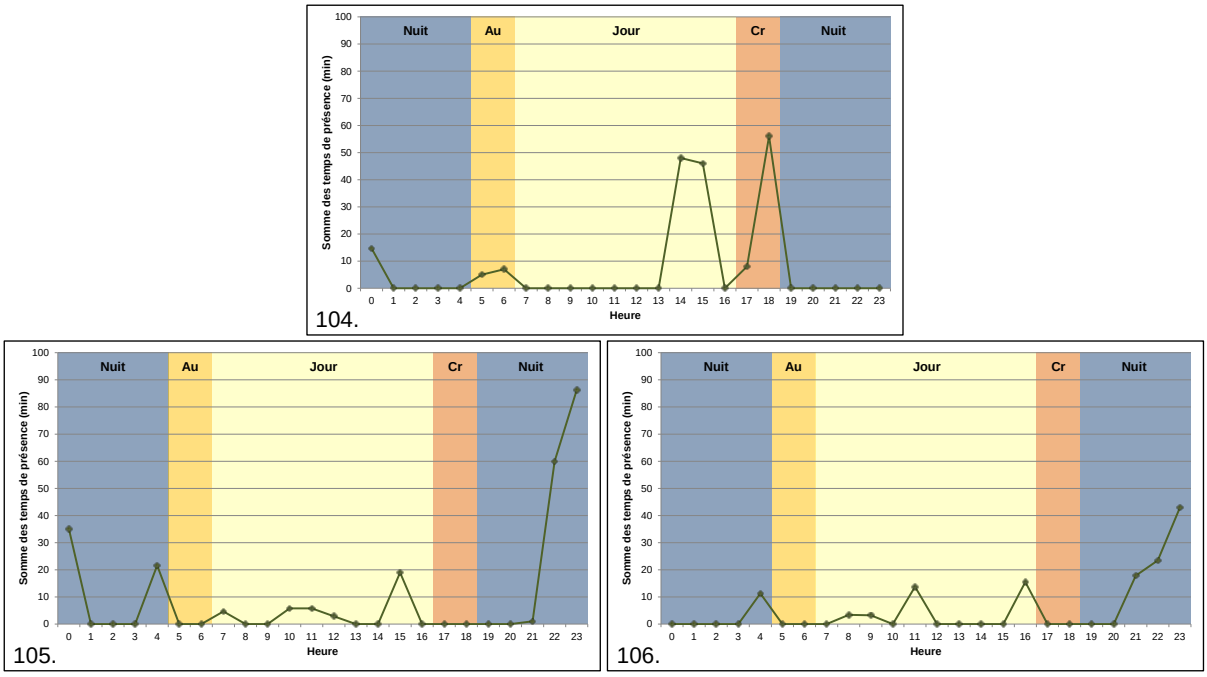
Figure 103. Répartition des temps de présence de la femelle 30 à PTRIVABOR sur l'ensemble du cycle nycthémérale de juillet à septembre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 68. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 30 sur l'ensemble du cycle nycthémère de juillet à septembre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis		Tests de Duncan	
Stations	**Variables**	**H**	***p***	**MC Inter**	**dl**
PTRIVABOR	Som P	18,1	0,000	44,315	20

En octobre, la femelle 30 utilise la baie de Saint Louis (ETDUGOL), la Pointe du Diable (PTDIABL) et le sud de Saint Pierre (PTRIVABOR ; Figures 104-107 ; Tableau 69). Les trois

zones sont très peu utilisés malgré des indices de fréquentation élevés mis en évidence dans la partie précédente. En effet, bien que ce dernier soit élevé, il ne résulte que d'une ou deux visites de longues durées sur l'ensemble du cycle nycthéméral. On peut donc en déduire que cette présence est certainement due à un phénomène ponctuel et que les trois zones ne sont pas des centres d'activité pour la femelle 30 à cette période.



Figures 104-106. Répartition des temps de présence de la femelle 30 à ETDUGOL (104), PTDIABL (105) et PTRIVABOR (106) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en octobre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

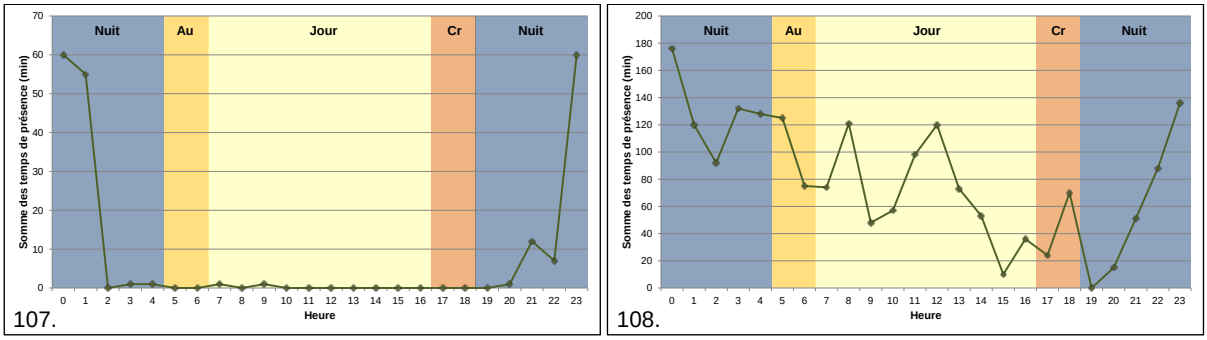
Tableau 69. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 30 sur l'ensemble du cycle nycthémère en octobre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
ETDUGOL	Som P	22,8	0,000
PTDIABL	Som P	22,6	0,000
PTRIVABOR	Som P	22,2	0,000

10. Requin mâle 22

La présence du mâle 22 au sein de la zone d'étude se divise en 4 périodes : période 1 (P1) : décembre-janvier ; période 2 (P2) : de février à avril ; période 3 (P3) : juin ; période 4 (P4) : de juillet à octobre.

De décembre à janvier, le mâle 22 utilise la baie de Saint (RIVDGAL et CAPLAHOU ; Figures 107 et 108 ; Tableau 70). Le nord de la baie de Saint Paul (RIVDGAL) serait une zone de chasse et/ou de repos nocturne et le sud de la baie de Saint Paul (CAPLAHOU) serait une zone de repos nocturne, une zone de repos secondaire le matin et une zone de chasse au crépuscule



Figures 107 et 108. Répartition des temps de présence du mâle 22 à RIVDGAL (107) et à CAPLAHOU (108) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de décembre à janvier. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 70. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 22 sur l'ensemble du cycle nycthémère de décembre à janvier. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
RIVDGAL	Som P	21,5	0,000
CAPLAHOU	Som P	21,8	0,001

De février à avril, le mâle 22 utilise uniquement le large de Saint Pierre (CM-LSP ; Figure 109 ; Tableau 71) qui serait une zone de passage diurne et nocturne.

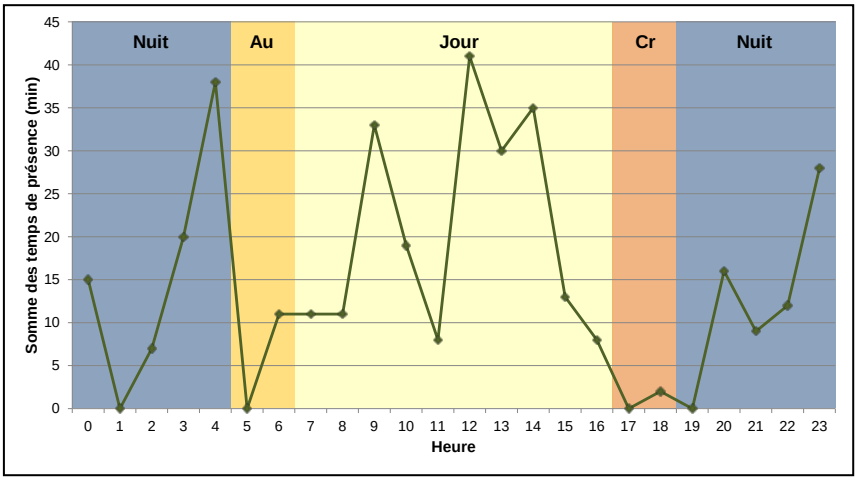


Figure 109. Répartition des temps de présence du mâle 22 à CM-LSP sur l'ensemble du cycle nycthémérale de février à avril. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 71. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 22 sur l'ensemble du cycle nycthémère de février à avril. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
CM-LSP	Som P	18,1	0,000

En juin, le mâle 22 utilise majoritairement le sud de la baie de Saint Paul (CAPLAHOU ; Figure 110 ; Tableau 72) qui serait une zone de chasse et/ou de repos nocturne.

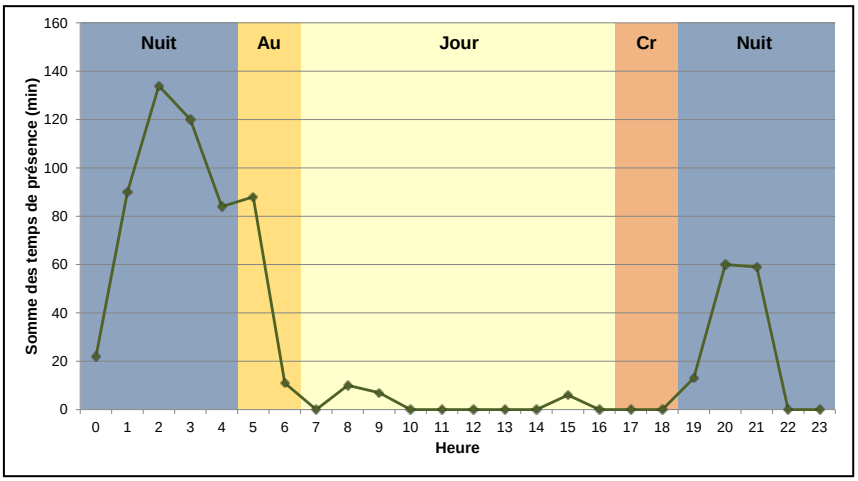


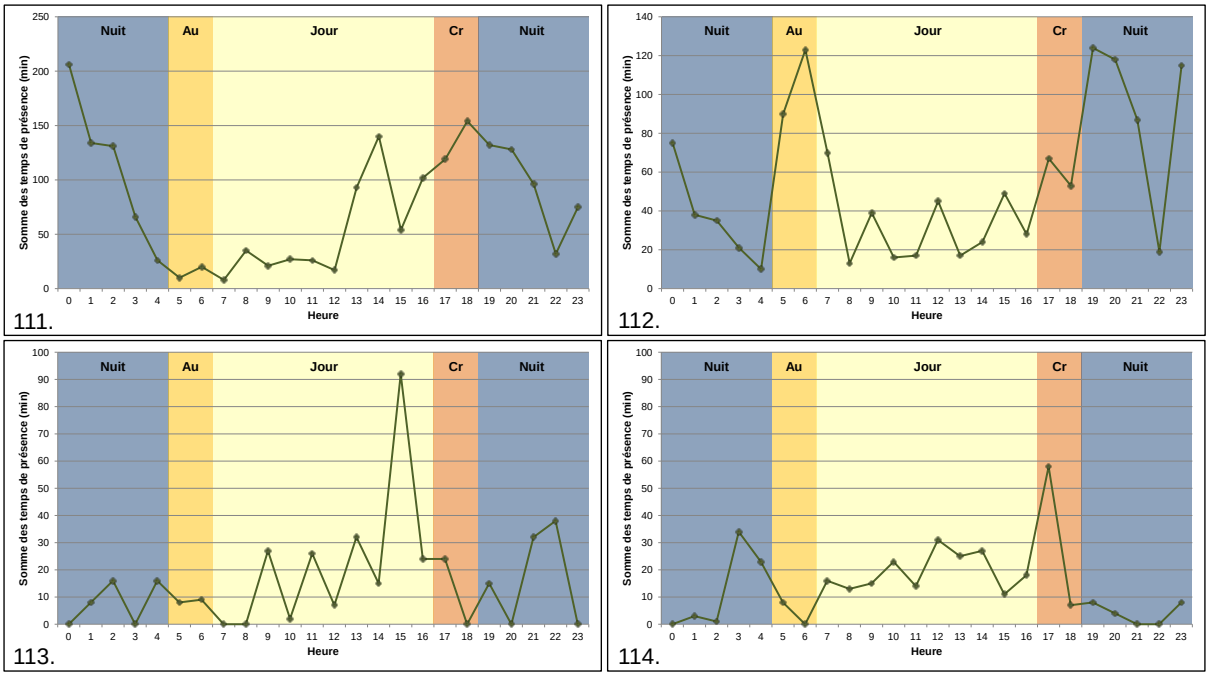
Figure 110. Répartition des temps de présence du mâle 22 au CAPLAHOU sur l'ensemble du cycle nycthémérale en juin. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 72. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 22 sur l'ensemble du cycle nycthémère en juin. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
CAPLAHOU	Som P	22,7	0,000

De juillet à octobre, le mâle 22 utilise la baie de Saint Paul (RIVDGAL et CAPLAHOU), le large de Boucan Canot (BRBROUCAN) et le large de Saint Gilles (AIGRBR ; Figures 111-114 ; Tableau 73). Le nord de la baie de Saint Paul apparait comme une zone de repos diurne secondaire, essentiellement utilisé l'après-midi et une zone de chasse et/ou de repos nocturne (première et deuxième partie de nuit). A l'aube et le matin, elle serait une zone de passage. Le sud de la baie de Saint Paul et le large de Saint Gilles apparaissent comme des zones de chasse à l'aube, au crépuscule et durant la nuit. Le large de Boucan Canot serait une zone de passage entre la baie de Saint Paul et les zones plus au sud, comme le large de Saint Gilles. Le pic de présence dans cette zone en milieu d'après-midi est difficile à interpréter mais pourrait

signifier, soit l'augmentation des mouvements entre le nord et le sud de la zone, soit l'existence d'une zone de forte présence plus au large, sur le sec de Saint Paul par exemple.



Figures 111-114. Répartition des temps de présence du mâle 22 à RIVDGAL (111), à CAPLAHOU (112), à BRBOUCAN (113) et à AIGRBR (114) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de juillet à octobre. Au : Aube ; Cr : Crépuscule

Tableau 73. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 22 sur l'ensemble du cycle nycthémère de juillet à octobre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

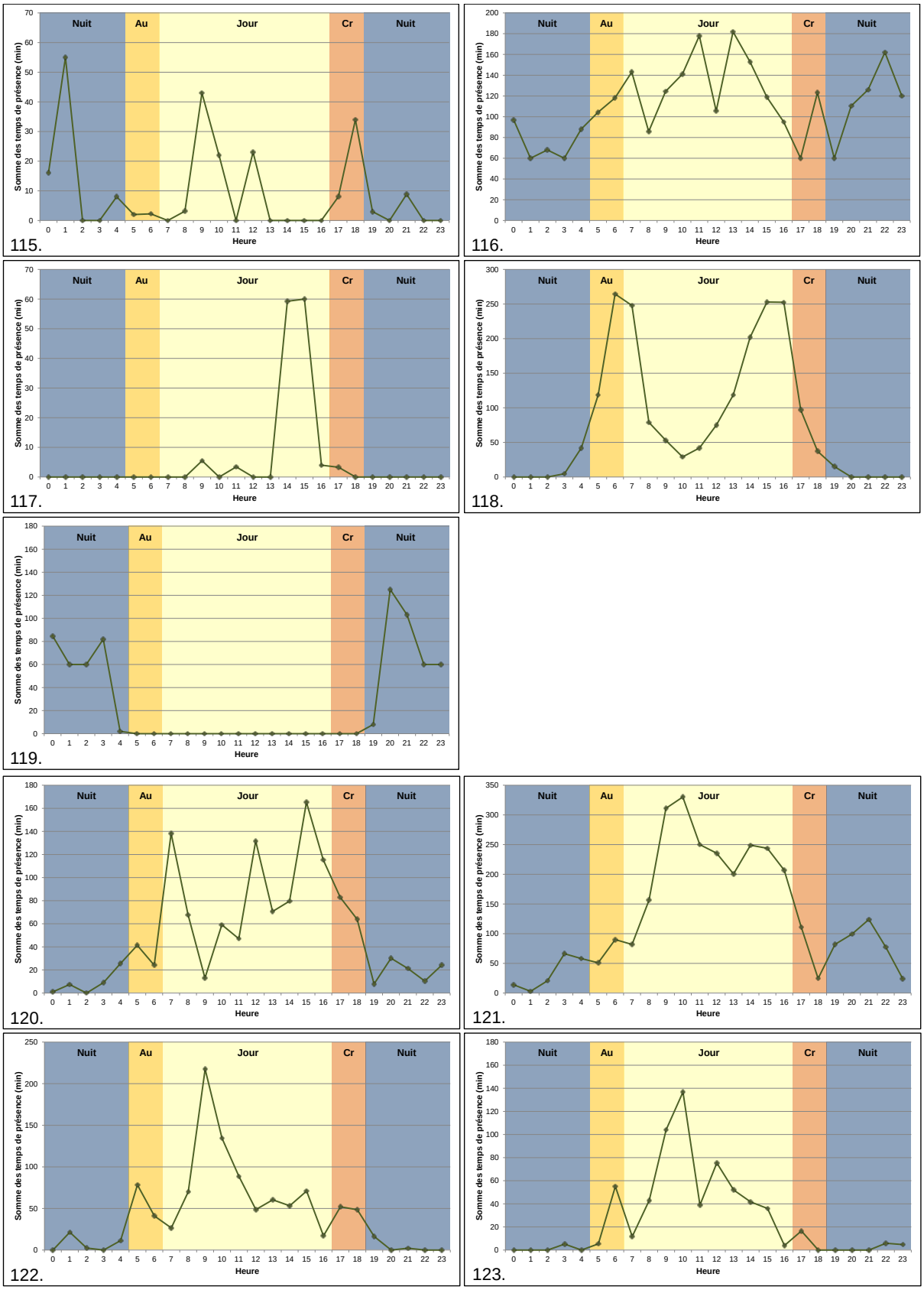
		Tests de Kruskal-Wallis		Tests de Duncan	
Stations	**Variables**	**H**	***p***	**MC Inter**	**dl**
RIVDGAL	Som P	21,7	0,000	142,930	19
CAPLAHOU	Som P	22,0	0,000	49,588	19
BRBOUCAN	Som P	21,2	0,000	18,100	20
AIGRBR	Som P	19,0	0,000	21,880	20

11. Requin femelle 20

La présence de la femelle 20 au sein de la zone d'étude se divise en 6 périodes : période 1 (P1) : de janvier à mars ; période 2 (P2) : avril ; période 3 (P3) : mai ; période 4 (P4) : juin ; période 5 (P5) : novembre.

De janvier à mars, la femelle 20 utilise la baie de Saint Paul (RIVDGAL et ARDA), le large de Boucan Canot (BRBOUCAN), le large de Saint Gilles (BRBRIS), le large de la Saline (SALINE), la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL), la Pointe du Diable

(PTDIABL) et le large de Saint Pierre (CM-LSP ; Figures 115-123 ; Tableau 74). Le nord de la baie de Saint Paul (RIVDGAL) n'apparait pas comme un centre d'activité du requin à cette période. Le centre de la baie de Saint Paul (ARDA) serait une zone de repos diurne et nocturne. Le large de Boucan n'apparait pas comme un centre d'activité car les temps de présence élevés résultent d'un très faible nombre de longues visites qui semblent plus lier à un évènement ponctuel qu'à une importante utilisation de la zone. Le large de Saint Gilles (BRBRIS) serait une zone de chasse à l'aube et une zone de repos diurne, essentiellement utilisée l'après-midi. Le large de la Saline apparait comme une zone de repos nocturne (première et deuxième partie de nuit). Cependant, le très faible nombre de visites observés semble indiquer que cette zone reste peu utilisée de manière générale à cette période. Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) serait une zone de passage le matin et une zone de repos l'après-midi. Le centre de la baie de Saint Louis (ETDUGOL) serait une zone de passage en deuxième partie de nuit, une zone de repos diurne (matin et après-midi) et une zone de chasse et/ou de repos nocturne, majoritairement utilisée en première partie de nuit. La Pointe du Diable et le large de Saint Pierre seraient des zones de repos diurnes, essentiellement utilisées le matin.

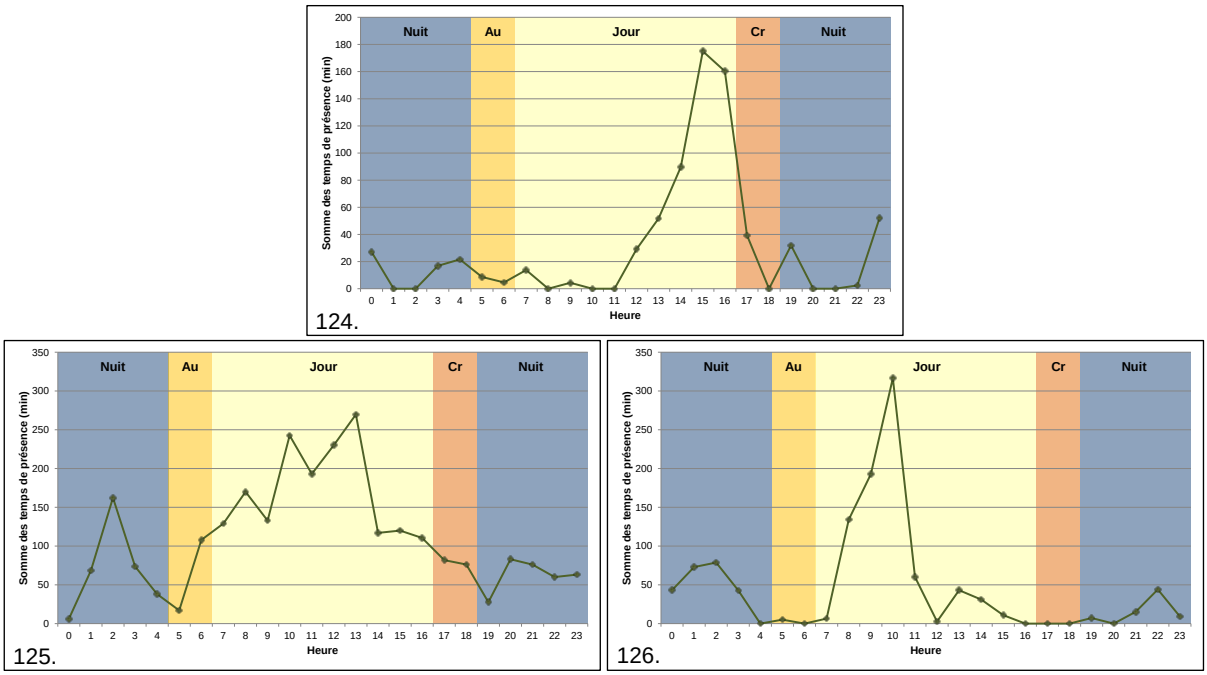


Figures 115-123. Répartition des temps de présence de la femelle 20 à RIVDGAL (115), à l'ARDA (116), à BRBOUCAN (117), à BRBRIS (118), à SALINE (119), à GOLFETSAL (120), à ETDUGOL (121), à PTDIABL (122) et à CM-LSP (123) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de janvier à mars. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

Tableau 74. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 20 sur l'ensemble du cycle nycthémère de janvier à mars. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
RIVDGAL	Som P	22,0	0,000
ARDA	Som P	21,6	0,000
BRBOUCAN	Som P	22,8	0,000
BRBRIS	Som P	22,4	0,000
SALINE	Som P	23,0	0,000
GOLFETSAL	Som P	21,9	0,001
ETDUGOL	Som P	21,7	0,000
PTDIABL	Som P	22,3	0,000
CM-LSP	Som P	22,3	0,000

En Avril, la femelle 20 utilise uniquement la baie de Saint Louis (PTOISEAUX, GOLFETSAL et ETDUGOL ; Figures 124-126 ; Tableau 75). Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) apparait comme une zone de repos diurne et nocturne. L'étendu géographique de cette zone de repos semble évoluer selon les périodes du nycthémère. La deuxième partie de la nuit et le matin, cette zone s'étend au sud jusqu'au centre de la baie (ETDUGOL) et l'après-midi, elle s'étend majoritairement au nord jusqu'à l'extrémité nord de la baie (PTOISEAUX).

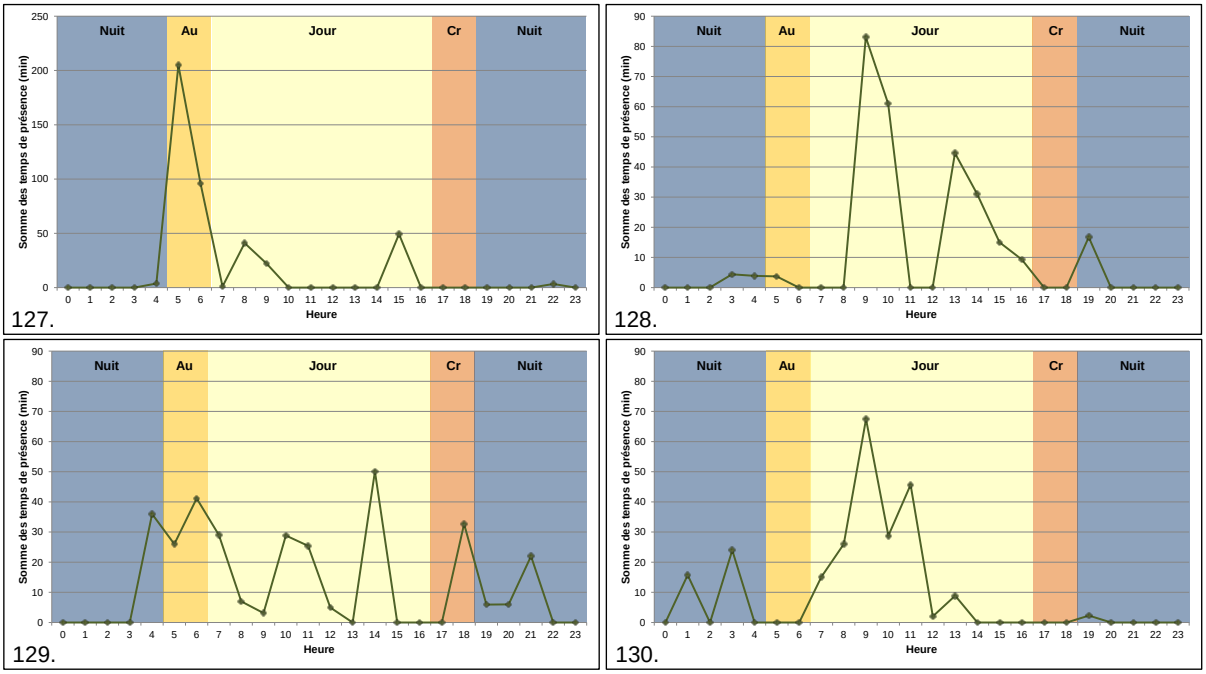


Figures 124-126. Répartition des temps de présence de la femelle 20 à PTOISEAUX (124), à GOLFETSAL (125) et à ETDUGOL (126) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en avril. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

Tableau 75. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 20 sur l'ensemble du cycle nycthémère en avril. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
PTOISEAUX	Som P	22,3	0,000
GOLFETSAL	Som P	21,7	0,000
ETDUGOL	Som P	22,2	0,001

En mai, la femelle 20 utilise la baie de Saint Louis (PTOISEAUX, GOLFETSAL et ETDUGOL) et le large de Saint Gilles (BRBRIS ; Figures 127-130 ; Tableau 76). Le large de Saint Gilles (BRBRIS) serait une zone de chasse à l'aube. L'extrémité nord et le centre de la baie de Saint Louis (PTOISEAUX et ETDUGOL) apparaissent comme une zone de repos diurne secondaire, notamment le matin. Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) serait une zone de repos diurne secondaire (matin et après-midi).

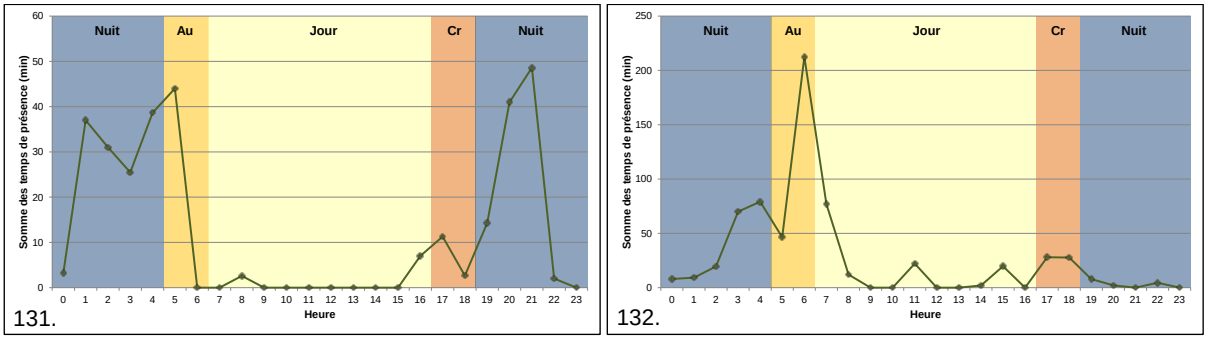


Figures 127-130. Répartition des temps de présence de la femelle 20 à BRBRIS (127), à PTOISEAUX (128), à GOLFETSAL (129) et à ETDUGOL (130) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en mai. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

Tableau 76. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 20 sur l'ensemble du cycle nycthémère en mai. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
BRBRIS	Som P	22,9	0,000
PTOISEAUX	Som P	22,6	0,000
GOLFETSAL	Som P	21,9	0,000
ETDUGOL	Som P	22,6	0,000

En juin, la femelle 20 utilise exclusivement le large de Saint Gilles (AIGRBR et BRBRIS ; Figures 131 et 132 ; Tableau 77). Le nord du large de Saint Gilles (AIGRBR) apparait comme une zone de chasse à l'aube et durant la nuit. Le sud du large de Saint Gilles (BRBRIS) serait également une zone de chasse à l'aube.



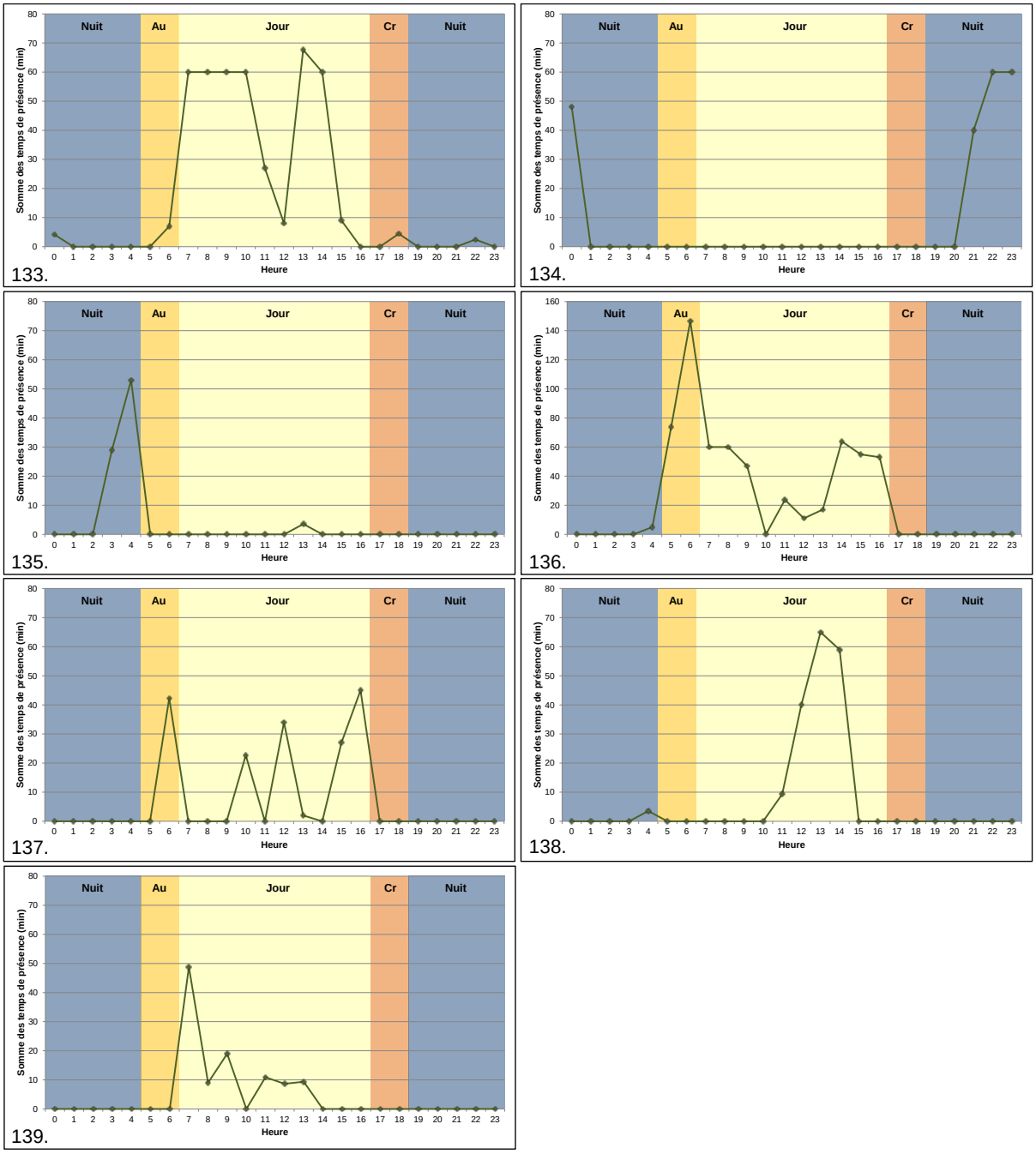
Figures 131 et 132. Répartition des temps de présence de la femelle 20 à AIGRBR (131) et à BRBRIS (132) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en juin. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

Tableau 77. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 20 sur l'ensemble du cycle nycthémère en juin. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
AIGRBR	Som P	21,8	0,000
BRBRIS	Som P	22,0	0,000

En novembre, la femelle 20 utilise la baie de Saint Paul (RIVDGAL), le large de Boucan Canot (BRBROUCAN), le large de Saint Gilles (AIGRBR et BRBRIS), la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) et le large de Saint Pierre (CM-LSP ; Figures 133-139 ; Tableau 78). Le nord de la baie de Saint Paul (RIVDGAL) serait une zone de repos diurne (matin et après-midi). Le large de Boucan Canot (BRBOUCAN) apparait comme une zone de repos nocturne, essentiellement utilisée en première partie de nuit. Le très faible nombre de visite laisse cependant penser que la zone n'a été utilisée que de manière très ponctuelle. Le sud du large de Saint Gilles (BRBRIS) serait une zone de chasse à l'aube et une zone de repos

diurne secondaire, essentiellement utilisée l'après-midi. Le nord et le centre de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) seraient des zones de repos diurne secondaire (au nord : matin et après-midi ; au centre : après-midi). Le nord du large de Saint Gilles (AIGRBR) et le large de Saint Pierre (CM-LSP) sont utilisés de manière très ponctuelle et n'apparaisse donc pas comme un centre d'activité pour la femelle 20 ce mois-ci.



Figures 133-139. Répartition des temps de présence de la femelle 20 à RIVDGAL (133), à BRBOUCAN (134), à AIGRBR (135), à BRBRIS (136), à GOLFETSAL (137), à ETDUGOL (138) et à CM-LSP (139) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en novembre. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

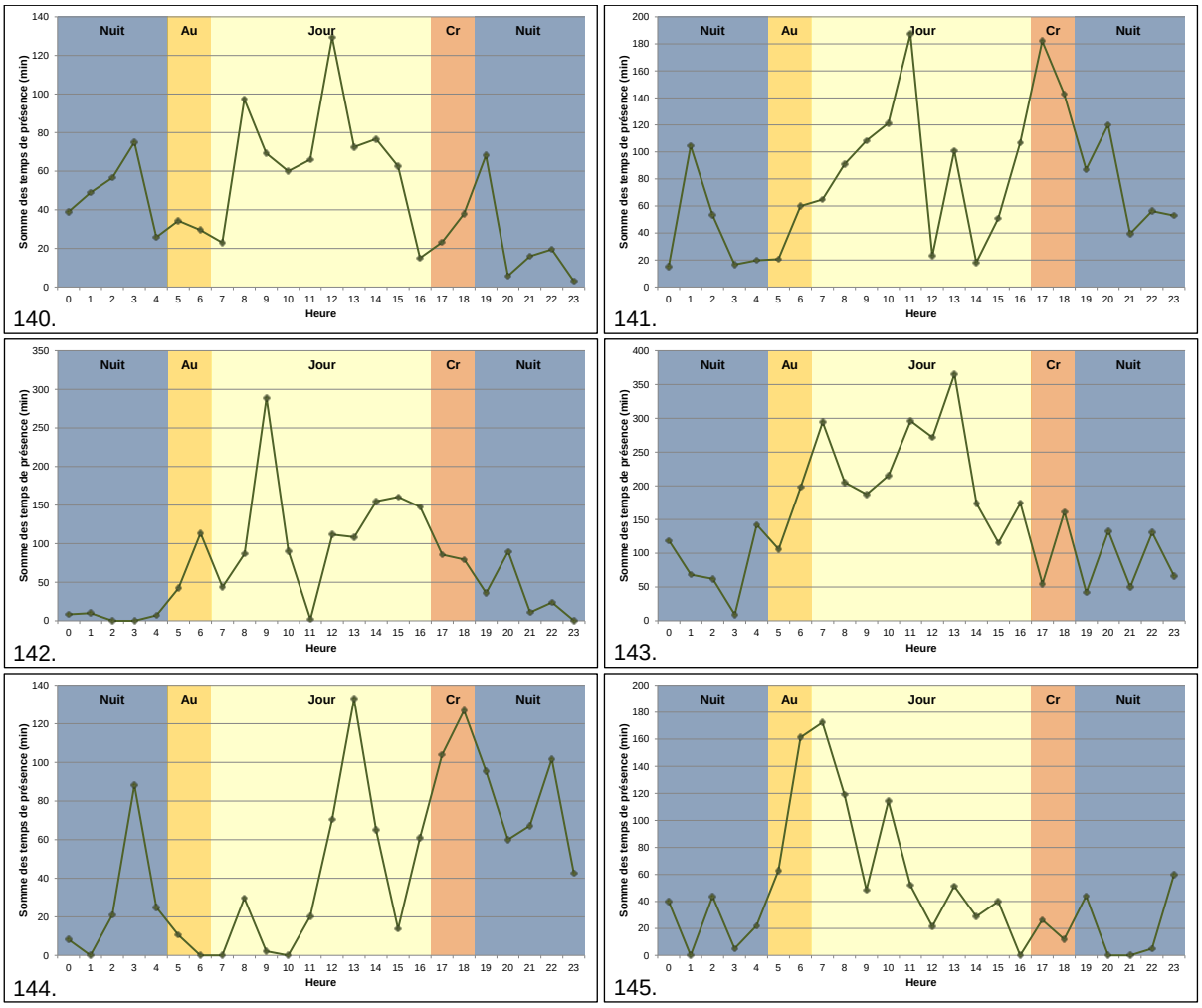
Tableau 78. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 20 sur l'ensemble du cycle nycthémère en octobre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
RIVDGAL	Som P	22,4	0,000
BRBOUCAN	Som P	22,9	0,000
AIGRBR	Som P	23,0	0,000
BRBRIS	Som P	22,3	0,000
GOLFETSAL	Som P	22,7	0,000
ETDUGOL	Som P	23,0	0,000
CM-LSP	Som P	22,7	0,000

12. Requin mâle 6

La présence du mâle 6 au sein de la zone d'étude se divise en 4 périodes : période 1 (P1) : de janvier à mars ; période 2 (P2) : avril-mai ; période 3 (P3) : août-septembre ; période 4 (P4) : d'octobre à décembre.

De janvier à mars, le mâle 6 utilise la zone de Saint Leu (NDSTLEUBS et SUDSTLEU), la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL), la Pointe du Diable (PTDIABL) et le large de Saint Pierre (CM-LSP ; Figures 140-145 ; Tableau 79). Le centre de la baie de Saint Louis (ETDUGOL) apparait comme une zone de repos diurne et nocturne. Le nord de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL) serait une zone de repos diurne (matin et après-midi). La Pointe du Diable (PTDIABL) serait une zone de repos diurne, essentiellement utilisée en milieu d'après-midi, une zone de chasse au crépuscule et une zone de chasse et/ou de repos nocturne (première et deuxième partie de nuit). Le large de Saint Pierre apparait comme une zone de repos diurne, essentiellement utilisée le matin. Le nord de Saint Leu (NDSTLEUBS) serait une zone de repos diurne (matin et après-midi) et une zone de passage en deuxième partie de nuit et à l'aube. Le sud de Saint Leu (SUDSTLEU) serait une zone de repos diurne (matin et après-midi), une zone de chasse au crépuscule, et une zone de passage la nuit (première et deuxième partie de nuit).



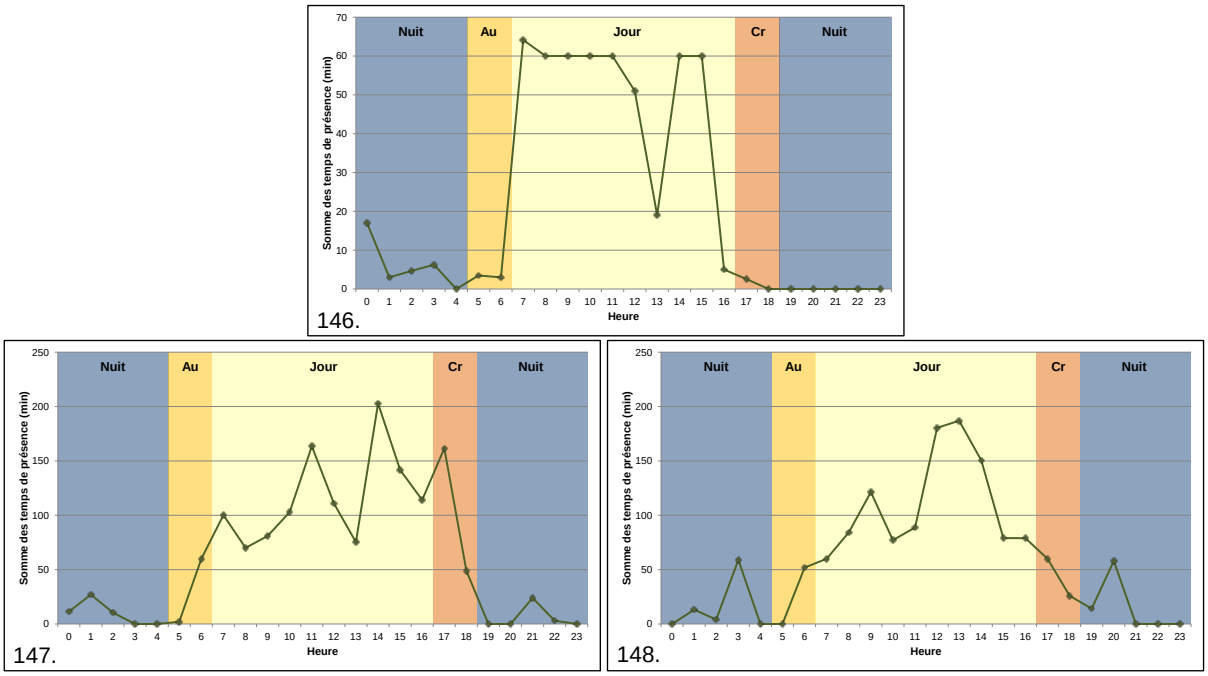
Figures 140-145. Répartition des temps de présence du mâle 6 à NDSTLEUBS (140), à SUDSTLEU (141), à GOLFETSAL (142), à ETDUGOL (143), à PTDIABL (144) et à CM-LSP (145) sur l'ensemble du cycle nycthémérale de janvier à mars. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

Tableau 79. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 6 sur l'ensemble du cycle nycthémère de janvier à mars. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
NDSTLEUBS	Som P	21,8	0,000
SUDSTLEU	Som P	22,1	0,000
GOLFETSAL	Som P	20,8	0,000
ETDUGOL	Som P	21,8	0,000
PTDIABL	Som P	22,4	0,000
CM-LSP	Som P	21,9	0,000

D'avril à mai, le mâle 6 utilise la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) et le sud de Saint Leu (PTSELSUD ; Figures 146-148 ; Tableau 80). Le nord et le centre de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) apparaissent comme une zone de repos diurne

(matin et après-midi) et le sud de Saint Leu (PTSELSUD) comme une zone de repos diurne secondaire (matin et après-midi).

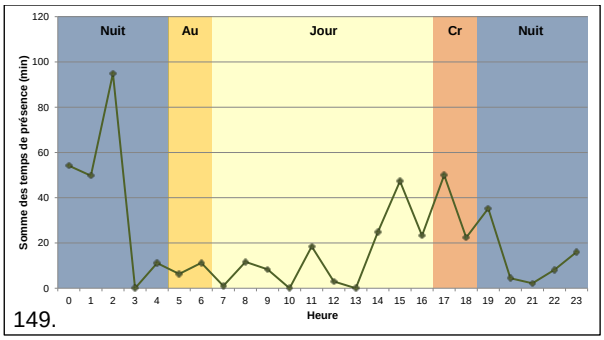


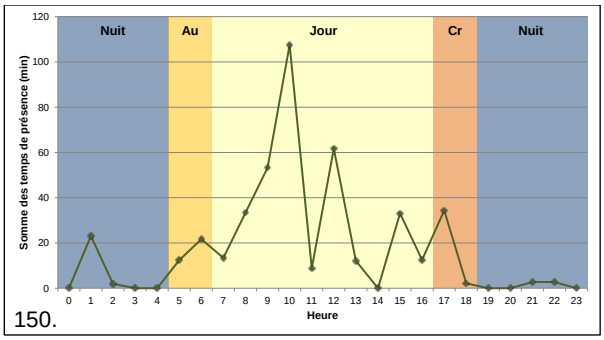
Figures 146-148. Répartition des temps de présence du mâle 6 à PTSELSUD (146), à GOLFETSAL (147) et à ETDUGOL (148) sur l'ensemble du cycle nycthémérale d'avril à mai. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

Tableau 80. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 6 sur l'ensemble du cycle nycthémère d'avril à mai. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
PTSELSUD	Som P	21,1	0,000
GOLFETSAL	Som P	22,3	0,001
ETDUGOL	Som P	22,5	0,001

D'août à septembre, le mâle 6 utilise essentiellement la zone de Saint Leu (NDSTLEUBS et SUDSTLEU ; Figures 149 et 150 ; Tableau 81). Le nord de Saint Leu (NDSTLEUBS) apparait comme une zone de chasse de la fin de l'après-midi au crépuscule et une zone de chasse et/ou de repos en deuxième partie de nuit. Le sud de Saint Leu (SUDSTLEU) serait une zone de passage diurne, essentiellement utilisée le matin. On observe donc, que durant cette période, aucune zone au sein de la zone d'étude ne serait utilisée comme une zone de repos.



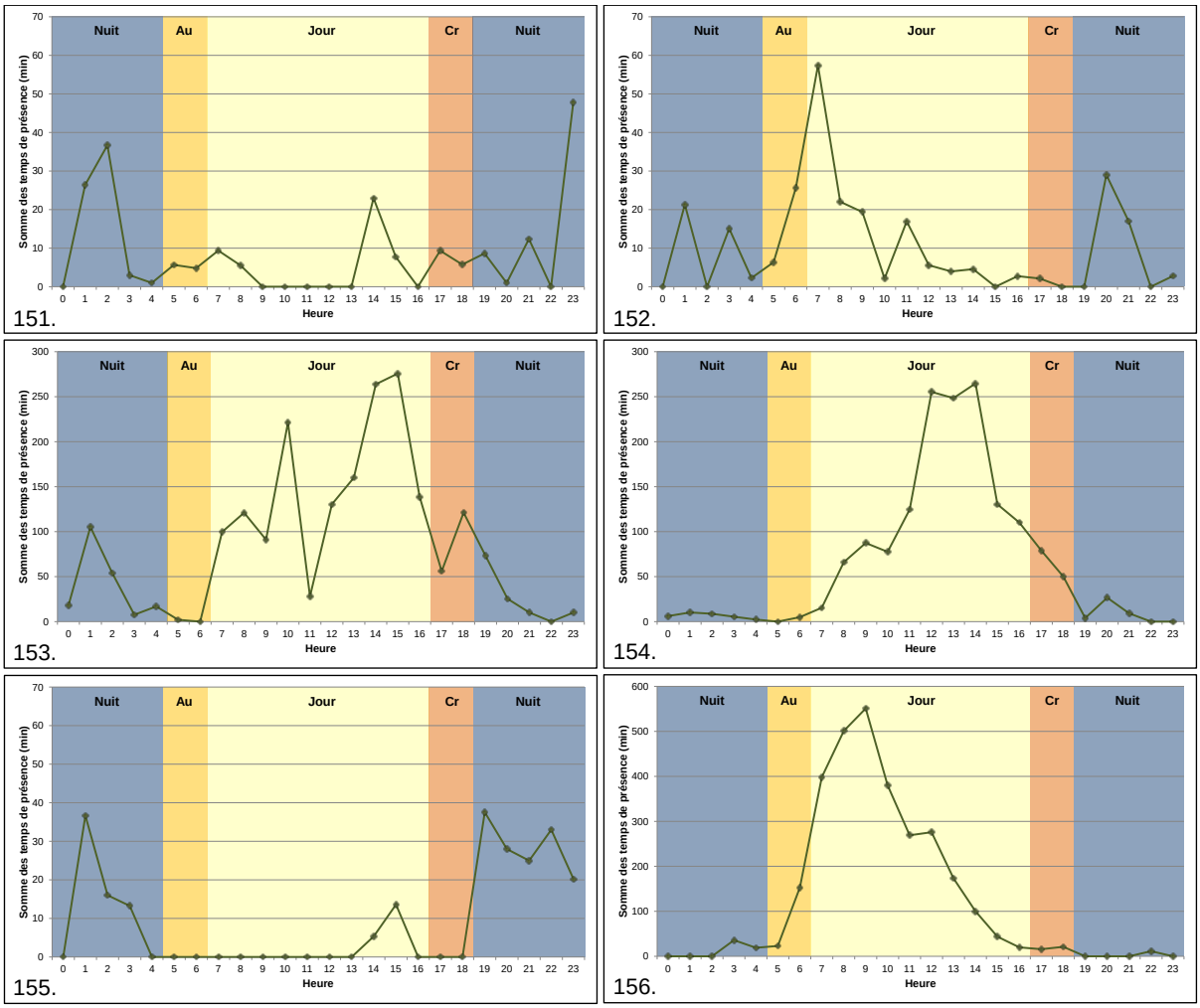


Figures 149 et 150. Répartition des temps de présence du mâle 6 à NDSTLEUBS (149) et SUDSTLEU (150) sur l'ensemble du cycle nycthémérale d'août à septembre. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

Tableau 81. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 6 sur l'ensemble du cycle nycthémère d'août à septembre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
NDSTLEUBS	Som P	19,9	0,000
SUDSTLEU	Som P	21,6	0,000

D'octobre à décembre, le mâle 6 utilise la zone de Saint Leu (NDSTLEUBS et SUDSTLEU), la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL), la Pointe du Diable (PTDIABL) et le large de Saint Pierre (CM-LSP ; Figures 151-156 ; Tableau 82). Le nord et le centre de la baie de Saint Louis (GOLFETSAL et ETDUGOL) apparaissent comme une zone de repos diurne (matin et après-midi). Le nord de la baie serait également une zone de chasse en deuxième partie de nuit. Le nord de Saint Leu (NDSTLEUBS) serait une zone de chasse nocturne (première partie de nuit) et une zone de passage en deuxième partie de nuit. Le sud de Saint Leu (SUDSTLEU) serait une zone de chasse nocturne (première et deuxième partie de nuit) et une zone de passage à l'aube et le matin. La Pointe du Diable serait une zone chasse nocturne, majoritairement utilisée en première partie de nuit. Le large de Saint Pierre serait une zone de repos diurne, essentiellement utilisée le matin.



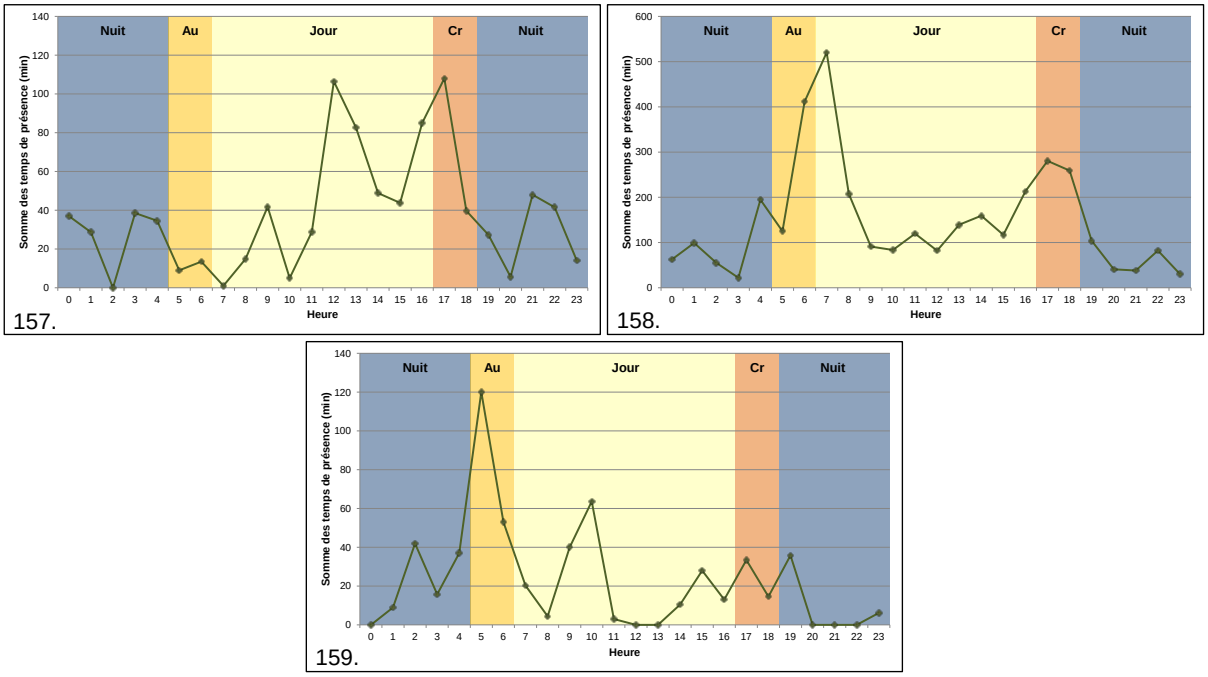
Figures 151-156. Répartition des temps de présence du mâle 6 à NDSTLEUBS (151), à SUDSTLEU (152), à GOLFETSAL (153), à ETDUGOL (154), à PTDIABL (155) et à CM-LSP (156) sur l'ensemble du cycle nycthémérale d'octobre à décembre. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

Tableau 82. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 6 sur l'ensemble du cycle nycthémère d'octobre à décembre. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
NDSTLEUBS	Som P	19,9	0,000
SUDSTLEU	Som P	19,2	0,000
GOLFETSAL	Som P	22,3	0,001
ETDUGOL	Som P	21,7	0,001
PTDIABL	Som P	22,4	0,000
CM-LSP	Som P	22,3	0,000

13. Requin femelle 12

La présence de la femelle 12 au sein de la zone d'étude se concentre sur une seule période : d'avril à juin. Au cours de cette période, la femelle 12 utilise la zone de Saint Gilles (AIGRBR, RONOIR et BRBRIS ; Figures 157-159 ; Tableau 83). Durant le jour, le nord du large de Saint Gilles (AIGRBR) apparait comme une zone repos diurne, essentiellement utilisée l'après-midi. Le sud du large de Saint Gilles (BRBRIS) serait également une zone de repos diurne (matin et après midi). Les pics de présence à l'aube et au crépuscule indiquent que la zone pourrait également être utilisée comme zone de chasse au cours de ces deux périodes nycthémérales. La côte de Saint Gilles (RONOIR) serait une zone de repos et de chasse nocturne et à l'aube.



Figures 157-159. Répartition des temps de présence de la femelle 12 à AIGRBR (157), à BRBRIS (158) et à RONOIR (159) sur l'ensemble du cycle nycthémérale d'avril à juin. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

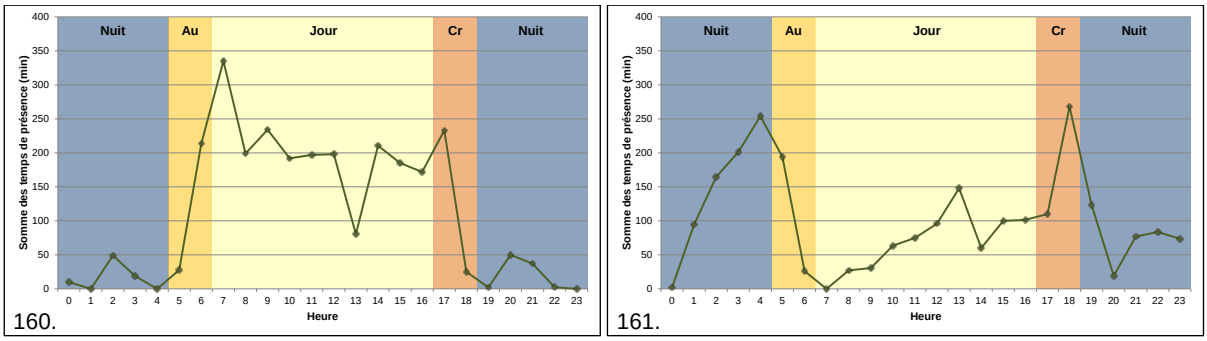
Tableau 83. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) du mâle 6 sur l'ensemble du cycle nycthémère d'avril à juin. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
AIGRBR	Som P	19,5	0,000
BRBRIS	Som P	21,8	0,000
RONOIR	Som P	21,4	0,000

14. Requin femelle 11

La présence de la femelle 11 au sein de la zone d'étude se concentre sur un seul mois : mai. Au cours de ce mois, la femelle 11 utilise la zone de Saint Gilles (BRBRIS et RONOIR ; Figures 160 et 161 ; Tableau 84). Le large de Saint Gilles apparait comme une zone de repos diurne (matin et après-midi). La côte de Saint Gilles (RONOIR) serait une zone de repos diurne secondaire, majoritairement utilisée l'après-midi, et une zone de chasse à l'aube et au crépuscule.

.



Figures 160 et 161. Répartition des temps de présence de la femelle 11 à BRBRIS (160) et à RONOIR (161) sur l'ensemble du cycle nycthémérale en mai. Au : Aube ; Cr : crépuscule.

Tableau 84. Comparaison des sommes des temps de présence (Som P) de la femelle 11 sur l'ensemble du cycle nycthémère en mai. Les groupes horaires sont issus d'une CAH. *p* est significatif à 0,05.

		Tests de Kruskal-Wallis	
Stations	**Variables**	**H**	***p***
BRBRIS	Som P	22,1	0,000
RONOIR	Som P	22,1	0,000

POLE RECHERCHE
Ecoles **D**octorales

LETTRE D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT

Je, soussigné(e) Antonin Blaison,

en ma qualité de doctorant(e) de l'Université de La Réunion, déclare être conscient(e) que le plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel anti-plagiat.

Fait à Saint Denis le : 03/07/2017

Signature :

Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion
(validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

Article 9. Protection de la propriété intellectuelle – Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de tels droits.
En conséquence, chaque utilisateur doit :
- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

La contrefaçon et le faux
Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.
L'article 444-1 du code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».
L'article L335_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (…) ».

Le plagiat est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 335-3 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.
Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage…) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur…) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales.