



HAL
open science

Traits d'histoire de vie et sélection d'habitat chez le requin bouledogue et le requin tigre pêchés à La Réunion

Florian Hoarau

► To cite this version:

Florian Hoarau. Traits d'histoire de vie et sélection d'habitat chez le requin bouledogue et le requin tigre pêchés à La Réunion. Sciences agricoles. Université de la Réunion, 2022. Français. NNT : 2022LARE0028 . tel-04052252

HAL Id: tel-04052252

<https://theses.hal.science/tel-04052252v1>

Submitted on 30 Mar 2023

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.

Traits d'histoire de vie et sélection d'habitat chez le requin bouledogue et le requin tigre pêchés à La Réunion



En vue de l'obtention du titre de docteur de l'Université de La Réunion

Thèse de Biologie Marine

Présentée et soutenue publiquement à Saint-Denis, le 1^{er} Décembre 2022, par

HOARAU Florian

Université de La Réunion
UMR ENTROPIE / UMR MARBEC

Membres du Jury :

Sébastien Jaquemet	Professeur, Université de La Réunion	Directeur de thèse
Audrey Darnaude	Chargée de recherche, CNRS	Co-Directrice de thèse
Jacques Panfili	Directeur de recherche, IRD	Rapporteur
Elise Dufour	Maitresse de conférences HDR, MNHN	Rapportrice
Arnault Gauthier	Chercheur, Centre Sécurité Requin	Examineur
Pascale Chabanet	Directrice de recherche, IRD	Examineur



Remerciements :

Je remercie premièrement mes directeurs de thèse, sans qui ce travail n'aurait jamais été possible. Merci d'avoir été là à chaque questionnement, à chaque correction, d'avoir toujours su m'aider à avancer, et ce, tout au long de cette thèse et même avant, au cours des stages de Master. Merci Audrey, merci Sébastien...

Merci aux rapporteurs, examinateurs, reviewers et membres du comité de suivi de thèse qui ont acceptés d'évaluer le travail fourni dans cette thèse et qui ont permis ou permettront à ce travail, et à moi-même, d'être meilleur.

Merci à la Région Réunion pour leur financement à travers l'Allocation Régionale à la Recherche (ARR 2018-2021) et la DEAL Réunion pour le financement du projet ACROVER, dont fait partie ce projet de thèse.

Merci à l'association Lions Club de Sainte-Marie, de m'avoir aidé lors de la dernière ligne droite.

Merci à tous mes collègues d'ENTROPIE et de MARBEC de m'avoir accompagné lors de cette période. €missions congres financement

Merci aux différentes personnes ayant participé de près ou de loin à l'achèvement de ce projet, stagiaires et collègues, à travers de l'aide en laboratoire, en logistique, des questionnements sur les analyses, Je pense particulièrement à Maylis, Olivier, Christophe, Thomas, Lou-Anne, Chris, Tanguy, Paco, Sarah, Margot, Francois, Anissa.

Merci à l'école doctorale de l'université de La Réunion, et son personnel, pour la gestion de nos thèses et les différentes formations qu'ils nous ont proposé.

Merci aux personnes ayant participées aux différents ateliers du projet "Fac des sciences en transition". Ce fut un honneur de participer à la mise en place de ce projet, ayant pour objectif de faire participer les étudiants et les personnels côtoyant le campus à des activités rendant la faculté plus éco-responsable, autonome et actrice de la conservation de la biodiversité locale. Merci à la centaine d'étudiants que j'ai eu

l'honneur d'encadrer lors des différentes activités. Merci particulièrement à Madame le Doyen, à Edith, à Anthony F, Anthony D, Camille, Patrick, Dominique, Eva et surement d'autres non cités, qui auront l'amabilité de me pardonner mon oubli.

Merci aux membres actifs et à l'ensemble des bénévoles de Best Run. Encore une fois, ce fût un honneur de co-présider cette association, que nous avons créée en Master. L'ensemble des activités que nous avons réalisées ensemble m'a permis d'être épanoui en conciliant à la fois l'excitation de la recherche pendant la thèse et ma soif d'actions concrètes en faveur de la sensibilisation et de la conservation de la nature à La Réunion. C'est une réelle fierté de voir le chemin que nous avons parcouru, faisant de notre association un acteur maintenant reconnu dans le milieu de la conservation, et même de la recherche scientifique, à La Réunion.

Merci à l'équipe grimpeuse de Basalte et EKC ! Basalte évolution a sans aucun doute constitué ma seconde maison pendant cette période de thèse (ma première étant mon bureau...). Bien plus qu'une communauté de grimpeurs, vous avez représenté pour moi une seconde famille, et vous m'avez encouragé absolument tous les jours en cette période difficile de fin de thèse. Merci d'avoir fait grandir cette passion en moi et m'avoir poussé à me lancer dans les compétitions (même si les 6 derniers mois de thèse ne constituaient pas la meilleure période pour commencer cela...).

Merci les amis d'avoir été là pour moi ! Toutes ces activités et moments seront gravés en ma mémoire pour toujours. Les olympiades, les repas, les soirées, koh-Lanta maison, les concours, les vidéos de cow-boys, les sessions sportives, les piscines nocturnes, les challenges de grimpe, les éruptions volcaniques en vélo, les sorties pêches et les repas que vous m'apportiez pendant que je restais enfermé la nuit au bureau.... Merci à la team Handisport ! Je ne citerais pas de noms, pas par peur de l'oubli, mais simplement car je ne souhaite pas que vous sachiez qui parmi vous ne trouve pas grâce à mon cœur. Battez-vous pour le deviner et ramenez-moi à manger...

Merci à ma famille. Je suis fière de vous et je sais que cela est réciproque et que vous avez toujours cru en moi. Merci pour tous les sacrifices faits pour que je puisse continuer mes études et arriver là où j'en suis maintenant. Tant de choses que les mots ne suffisent à exprimer.

Enfin, merci Margot....

Tu m'as accompagné avant la thèse, tu m'as accompagné pendant la thèse, et je l'espère que m'accompagnera encore longtemps après. Tu m'as accompagné dans

ma vie personnelle, dans l'expérience de la thèse, dans la gestion associative, dans la passion de la nature et de la mer, dans ma passion du sport, dans le goût de l'aventure et sur bien d'autres aspects. Je suis infiniment reconnaissant à la vie d'avoir fait nos chemins se croiser.

Merci à vous, qui prenez le temps de lire ou même de survoler ce manuscrit. J'espère que vous apprécierez les informations qu'il vous apportera et que vous comprendrez à quel point l'écosystème marin, et particulièrement les requins, me fascine et passionne. Ce fut un honneur pour moi de travailler sur cette thématique d'importance à la fois écologique et sociale, et d'essayer d'apporter ma pierre, aussi petite et insignifiante soit elle, à l'édifice qui est la meilleure compréhension de cette situation locale.

Merci à tous...

Résumé :

Les requins sont des poissons au squelette cartilagineux, qui occupent souvent les positions supérieures des réseaux trophiques. Plus de 75% des espèces sont menacées par la pêche, la destruction de leur habitat ou la pollution anthropique. Le déclin des populations de requins affecte le fonctionnement des écosystèmes et des mesures de conservation sont aujourd'hui prises pour en limiter l'ampleur. Paradoxalement, dans certaines régions, quelques espèces de grands requins sont pêchées pour réduire les interactions Homme-requin aux conséquences socio-économiques négatives. C'est le cas à La Réunion, où un programme de pêche de prévention cible le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*), deux espèces responsables d'une augmentation des attaques sur l'Homme depuis 2011. Les connaissances locales sur l'écologie des deux espèces et l'effet de la pêche sur leurs populations sont insuffisantes pour envisager une gestion intégrée du risque requin. L'utilisation de l'habitat par les individus d'âge et sexe différents est une information importante pour la gestion du risque, mais elle n'est pas suffisamment documentée à La Réunion.

Les requins ont des vertèbres calcifiées, qui grandissent tout au long de leur vie et qui enregistrent de ce fait des informations sur l'environnement, l'alimentation et la physiologie de l'animal. L'analyse des vertèbres constitue ainsi une méthode utile pour étudier les traits de vie des requins. La lecture des bandes de croissance des vertèbres de 140 requins bouledogue et 163 requins tigre, issus de la pêche de prévention, a permis d'estimer l'âge des individus et d'établir les modèles de croissance individuelle pour les deux espèces à La Réunion. Les rapports isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{18}\text{O}$ et les concentrations en éléments traces (Li^7 , Mg^{25} , Ca^{43} , V^{51} , Cr^{52} , Mn^{55} , Co^{59} , Ni^{60} , Cu^{65} , Zn^{66} , Rb^{85} , Sr^{86} , Ba^{138} , et le Pb^{208}) ont été analysés le long de la vertèbre afin d'étudier des changements possibles d'écologie trophique et d'utilisation de l'habitat en fonction de l'âge.

Les différentes analyses ont confirmé que les deux espèces de requin ont une grande taille à la naissance, une croissance lente, une maturité tardive et une forte longévité. Les modèles de croissance globale de von Bertalanffy développés se sont avérés performants pour décrire la croissance des deux espèces, bien que certains paramètres démographiques soient mieux évalués par une approche bayésienne. Une différence significative de la croissance entre les sexes a été montrée chez les deux espèces, avec des femelles dont des longueurs maximales théoriques sont plus élevées que les mâles. Chez le requin bouledogue, les paramètres démographiques sont supérieurs à ceux établis dans l'Atlantique et le Pacifique, mais similaire à ceux établis en Afrique du Sud pour l'espèce.

Les analyses isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ ont mis en évidence des changements ontogéniques de l'alimentation chez les deux espèces, accompagnés d'une augmentation du niveau trophique avec l'âge. Le requin bouledogue s'alimente plus près des côtes que le requin tigre.

Les analyses de la composition élémentaire des vertèbres ont permis de discriminer les différents lieux de captures et d'identifier des habitats juvéniles différents des adultes à La Réunion chez le requin bouledogue. De plus, les requins bouledogue étudiés semblent en majorité avoir évolué toute leur vie dans les masses d'eaux de La Réunion. Peu d'individus auraient immigré, soulignant le caractère résidant de cette espèce. Pour le requin tigre, l'analyse des éléments traces a montré que l'utilisation de l'habitat varie principalement selon la taille des individus et que tous effectuent des déplacements réguliers à grande échelle.

Cette étude permet de mieux comprendre l'écologie et l'utilisation de l'habitat des deux espèces de requin à La Réunion et apporte des éléments nouveaux pour la gestion locale de ces espèces.

Abstract:

Sharks are fish with a cartilaginous skeleton, which often occupy the upper positions of food webs. Over 75% of species are threatened by fishing, habitat destruction or anthropogenic pollution. The decline in shark populations affects the functioning of ecosystems and conservation measures are now being taken to limit its extent. Paradoxically, in some regions, a few species of large sharks are caught to reduce human-shark interactions with negative socio-economic consequences. This is the case in Reunion, where a prevention fishing program targets the bull shark (*Carcharhinus leucas*) and the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*), two species responsible for an increase in attacks on humans since 2011. The knowledge of the ecology of the two species and the effect of fishing on their populations is insufficient locally to consider integrated shark risk management. Habitat use by individuals of different ages and sexes is important information for risk management, but it is not sufficiently documented in Reunion.

Sharks have calcified vertebrae, which grow throughout their lives and thereby record information about the animal's environment, diet and physiology. The analysis of vertebrae thus constitutes a useful method for studying the life traits of sharks. Reading the growth bands of the vertebrae of 140 bulldog sharks and 163 tiger sharks caught within the shark control program, allows to estimating the age of individuals and to establish individual growth models for the two species in Reunion. Isotope ratios of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{18}\text{O}$ and trace element concentrations (Li^7 , Mg^{25} , Ca^{43} , V^{51} , Cr^{52} , Mn^{55} , Co^{59} , Ni^{60} , Cu^{65} , Zn^{66} , Rb^{85} , Sr^{86} , Ba^{138} , and Pb^{208}) were analyzed along the vertebra to investigate possible changes in trophic ecology and habitat use with age. The different analyses confirmed that the two studied species have a large size at birth, slow growth, late maturity and high longevity. Von Bertalanffy global growth models were developed and performed well in describing the growth of both species, although some demographic parameters are best assessed by a Bayesian approach. A significant difference in growth between the sexes was observed in both species, with females having higher theoretical maximum lengths than males. In the bull shark, the demographic parameters are higher than those established in the Atlantic and the Pacific, but similar to those established in South Africa for the species. Isotope analyses of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ revealed ontogenetic changes in feeding in bull sharks, accompanied by an increase in trophic level with age. The bull shark feeds closer to shore. The elemental composition of the vertebrae discriminates between the different fishing locations and allows the identification of juvenile habitats different from adults in Reunion Island for the bull shark. In addition, most of the bull sharks studied have likely evolved all their lives in the water masses of Reunion Island. Few individuals would have immigrated, underlining the resident character of this species. For the tiger shark, trace element analysis showed that habitat use varies mainly according to the size of the individuals and that all of them perform regular large-scale movements. This study provides a better understanding of the ecology and habitat use of both studied shark species in Reunion Island and provide new information for the management of these species locally.

TABLE DES MATIÈRES :

CHAPITRE I	11
Introduction générale.....	11
A. Les enjeux de l'étude de l'écologie des requins dans le monde.....	11
I. A- 1. Des espèces menacées mais parfois menaçantes.....	12
I. A - 2. Un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes.....	14
I. A- 3. Une diversité des traits d'histoire de vie.....	18
I. A- 4. Cycles de vie et habitats des requins	20
I. A- 5. Conclusion et perspective pour la recherche.....	22
I. B. Contexte de l'étude	24
I. B- 1. La Réunion, une île tropicale isolée.....	24
I. B- 2. Le risque requin à La Réunion	28
I. C. Modèle biologique	32
I. C- 1. Le requin bouledogue (<i>Carcharhinus leucas</i>).....	32
I. C- 2. Le requin tigre (<i>Galeocerdo cuvier</i>)	36
I. D. Questions et objectifs de recherche.....	41
Chapitre II	44
Approche retenue et préparation des échantillons	44
II. A. Méthode d'étude de la croissance et des traits d'histoire de vie des requins.....	44
II. A- 1. Estimation de l'âge et de la croissance.....	45
II. A- 2. Etude des changements ontogéniques de l'alimentation et de l'utilisation de l'habitat..	53
II. B. Préparation et analyse des échantillons.....	63
III. B- 1. Origine des requins étudiés.....	63
II. B- 2. Extraction et préparation des vertèbres	64
II. B- 3. Préparation et analyse de la composition en éléments traces	68
II. B- 4. Préparation et analyse isotopique.....	74
Chapitre III.....	78
Apport de l'étude de la vertèbre sur l'écologie du requin bouledogue (<i>Carcharhinus leucas</i>).....	78
III. A. Age, croissance et paramètres des traits d'histoire de vie associés des requins bouledogue péchés à La Réunion.....	78
III. A- 1. Article Hoarau et al., (2021)	78
III. A- 2. Analyses complémentaires.....	94
III. A- 3. Conclusion	97
III. B. Evolution de la niche trophique et de l'utilisation de l'habitat au cours de la vie du requin bouledogue à La Réunion	97

III. B- 1. Introduction.....	97
III. B- 2. Matériel et méthode	99
III. B- 3. Résultats	105
III. B- 4. Discussion	132
III. B- 5. Conclusion	146
III. C. Synthèse de l'apport de l'analyse des vertèbres à la connaissance de l'écologie du requin bouledogue à La Réunion	148
Chapitre IV.	150
Apport de l'étude de la vertèbre sur l'écologie du requin tigre (<i>Galeocerdo cuvier</i>)	150
IV. A. Age, croissance et paramètres des traits d'histoire de vie associés des requins tigre pêchés à La Réunion	150
III. A- 1. Article Hoarau et al., (In prep) :	151
IV.B. Evolution de la niche trophique et de l'utilisation de l'habitat au cours de la vie du requin tigre à La Réunion	173
IV. B- 1. Introduction	173
IV. B- 2. Matériel et méthode	174
IV. B- 3. Résultats	176
IV. B- 4. Discussion	198
III. C. Synthèse de l'apport de l'étude de la vertèbre sur l'écologie du requin tigre à La Réunion ..	206
Chapitre V.	208
Synthèse et implication pour la gestion des deux espèces	208
V. A. Croissance individuelle et dynamique de population	208
V. B. Evolution et comparaison de l'écologie trophique	213
V. C. Comparaison de l'utilisation de l'habitat.....	221
V. D. Implication en termes de gestion des espèces.....	226
Conclusions générales	229
Bibliographie.....	232

CHAPITRE I .

INTRODUCTION GÉNÉRALE

I. A. Les enjeux de l'étude de l'écologie des requins dans le monde

Les Elasmobranches sont une sous-classe des chondrichthyens qui regroupe les requins et les raies. Parmi les Élasmobranches, les requins représentent plus de 500 espèces, regroupées en plus 100 genres, 34 familles et huit ordres (Weigmann, 2016) (Fig. 1). Vieux de plus de 350 millions d'années (Ma), ils existent depuis l'ère du Paléozoïque et auraient connu une diversification jusqu'à la fin du Crétacé (66 Ma). Les requins possèdent cinq à sept fentes branchiales, un squelette cartilagineux et leur peau est recouverte de denticules cutanées, soit des écailles placoïdes en forme de dents. Environ 56% des espèces de requins sont représentés par l'ordre des Carcharhiniformes, et environ 20% par les Squaliformes (Weigmann, 2016). Il existe une grande diversité de forme, de taille, de comportement, et d'écologie chez les requins. Leurs tailles peuvent varier de seulement 14 cm pour *Etmopterus perryi* (Campagno et al., 1999), à plus de 20 m pour le requin baleine, *Rhynchodon typus* (Colman, 1997). L'anatomie des requins a évolué pour répondre à leurs besoins. Le requin marteau, par exemple, a une tête en forme de T qui lui procure une meilleure vision, et une meilleure perception du champ électromagnétique grâce aux ampoules de Lorenzini présentes sous son museau (Kajiura, 2001). Il existe également une diversité dans le régime alimentaire des requins. Bien que la plupart des requins soient des prédateurs, certains comme le requin pèlerin (*Cetorhinus maximus*) ou le requin baleine (*R. typus*) se nourrissent essentiellement de plancton.

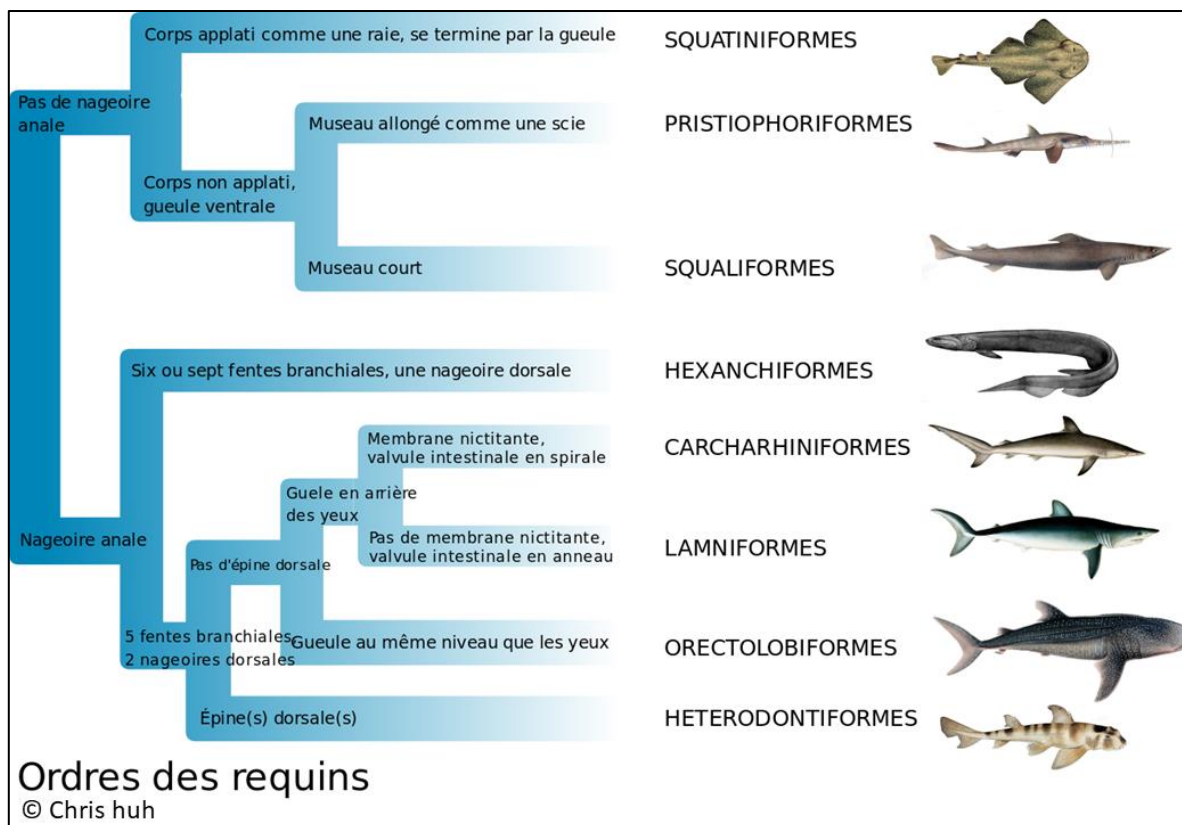


Figure 1 : Présentation des huit ordres de requins et les principaux traits qui les séparent. Une image d'une espèce appartenant à chaque ordre est représentée pour chaque ordre.

I. A- 1. Des espèces menacées mais parfois menaçantes

A l'échelle mondiale, les requins, et plus généralement les Élasmobranches, sont menacés, et ce essentiellement par la pêche, la destruction de leurs habitats et les pollutions liées aux activités humaines (Dulvy et al., 2021). Par exemple, depuis 1950, les captures de requins ont été multipliées par 3,4 (de 120 677 t en 1950 à 414 345 t en 1997), et ont ensuite déclinées de 7,5 %, atteignant 383 549 t en 2010 (Compagno et al., 2005). Les requins sont pêchés pour leur chair, l'huile de leur foie, riche en vitamine A et en squalène, et utilisée en compléments alimentaires, leurs mâchoires et leurs dents ou encore pour leurs ailerons. Comme, d'autres espèces de la mégafaune marine (Cétacés, tortues et oiseaux marins), ces espèces sont également capturées par des pêcheries qui ne les ciblent pas et représentent des prises accessoires, notamment dans la pêche palangrière ou au filet (Bonfil., 1994 ; Dulvy et al., 2021). Le fait que certaines espèces de requins soient les cibles de pêches en milieu côtier dans le but de limiter les interactions avec l'Homme et réduire ainsi les risques d'attaques pour

les usagers de la mer constitue une particularité par rapports au reste de la mégafaune marine (Chapman & Mc Phee, 2016 ; Cliff & Dudley, 2011 ; Dudley & Grible, 1999). Une récente étude, ayant effectué la réévaluation mondiale de 1199 espèces de Chondrichthyens estime que 37,5 % de ces espèces sont vulnérables (Dulvy et al., 2021). La surpêche est la principale menace affectant toutes les espèces et est l'unique menace pour 67,3 % d'entre elles. Dans certains cas, la surpêche interagit avec la perte et la dégradation de l'habitat (31,2% des espèces menacées), le changement climatique (10,2%) et la pollution (6,9%). Les Chondrichthyens sont particulièrement menacés dans les eaux côtières tropicales et subtropicales (Dulvy et al., 2021), où leur diversité est élevée et où les connaissances sur l'état des populations sont très limitées. Étant donné la diversité des traits écologiques chez les requins et les raies, il est nécessaire de considérer différemment la conservation selon les espèces ou les populations (Dulvy et al., 2017).

Les requins sont des organismes fascinants sur plusieurs aspects. D'une part, en tant que prédateurs ils sont régulièrement incriminés dans des interactions avec l'Homme, notamment à travers des attaques pouvant être fatales. Dans l'optique d'éviter ou de réduire ces interactions, l'Homme a besoin de mieux connaître et comprendre leurs comportements et écologies. Des mesures plus strictes sont également prises, comme la régulation des espèces incriminées à travers leurs captures. Les programmes de "pêche de contrôle" des requins existent depuis les années 1937 (Reid and Krogh, 1992 ; Dudley and Cliff, 2010) dans certains pays où le risque de morsure est élevé, comme en Australie ou en Afrique du Sud (Dudley and Cliff, 1993) et au Brésil (Hazin et Afonso, 2013). D'autre part, les requins sont globalement menacés dans le monde entier, et ce, principalement à cause de la surpêche. Souvent considérés comme des espèces clés de voutes, soit des constituants importants de l'écosystème via leurs nombreux rôles fonctionnels, leur déclin inquiète la communauté scientifique et pourrait avoir des conséquences importantes sur l'ensemble de l'écosystème marin. Paradoxalement, nous avons ainsi à la fois un conflit Homme-faune sauvage qui tend à réduire la population de certaines espèces de requin dans certaines localités et une tendance globale à la conservation des requins.

I. A- 2. Un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes

Les requins sont majoritairement des prédateurs de haut niveau trophique, même les plus petites espèces qui ne dépassent pas quelques dizaines de centimètres. Cependant ils présentent des régimes alimentaires variés et ne peuvent être rassemblés en un seul groupe fonctionnel (Bozec et al., 2004). Il existe en effet différents types de comportements alimentaires et de proies, qui conduisent à des places et rôles différents dans les écosystèmes. Certaines espèces comme les requins renards (*Alopias spp.*) ou les requins Mako (*Isurus oxyrinchus*) sont des prédateurs carnassiers, chassant leurs proies en déplacement, alors que d'autres utilisent le camouflage et chasse en embuscade comme les requins ange (*Squatina squatina*). Des comportements opportunistes et charognards sont observés chez certaines espèces comme le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) alors que d'autres espèces comme le requin pèlerin (*C. maximus*) ou le requin baleine (*R. typus*) se nourrissent essentiellement de plancton et de petits poissons par filtration. Une grande diversité de proies est observée, comprenant des téléostéens, des céphalopodes, des crustacés, des reptiles, des oiseaux marins, des mammifères marins et mêmes des élasmobranches (Cortés, 1999). Ainsi, il existe une diversité fonctionnelle chez les requins, certains occupant les places de prédateurs apicaux, tandis que d'autres sont des méso-prédateurs et occupent des places intermédiaires dans les réseaux trophiques (Frisch et al., 2016 ; Roff et al., 2016). Les requins ont donc un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes et des communautés marines, à la fois par la prédation mais aussi par des effets indirects, comme l'effet de risque. De plus, en fonction de leur position dans les réseaux trophiques, la redondance fonctionnelle avec d'autres espèces (Chondrichthyens ou pas) sera plus ou moins élevée et conduira à une gestion différente des espèces.

De par la prédation, les grands requins effectuent un contrôle de régulation de la densité des espèces au sein de la communauté marine (Heithaus et al., 2008 ; Heupel et al., 2014). Dans ce type de régulation de l'écosystème appelé « Top-Down », soit lorsque les prédateurs sont surexploités ou que des dérégulations de l'écosystème favorisent la dynamique des populations de proies, cela peut entraîner un phénomène de relâche des méso-prédateurs (Cury et al., 2005). Par exemple, suite au déclin de onze espèces de grands requins dans le Golfe du Mexique (due aux captures accessoires des pêcheries), une augmentation des méso-prédateurs a été observée, avec une abondance multipliée jusqu'à treize fois pour certaines

espèces de 1972 à 2002 (Shepherd and Myers, 2005). Ce phénomène a également été observé dans le Pacifique où la diminution d'abondance de douze espèces de grands prédateurs a entraîné la multiplication par dix, voir par cent, de la capture de raie violette (*Dasyatis violacea*) de 1950 à 2000 (Ward and Myers, 2005) ou dans l'indopacifique (Sherman et al., 2020), où la diminution d'abondance de 19 espèces de grands requins a entraîné l'augmentation de méso-prédateurs comme les raies (*Neotrygon spp.* et *Taeniura spp.*) (Fig. 2). Cependant, le rôle des requins et leur influence sur les écosystèmes marins varie d'une communauté à l'autre, et pour le moment, davantage de preuves empiriques sont nécessaires pour tester la généralité de ces effets dans l'ensemble des océans (Ferretti et al., 2010).

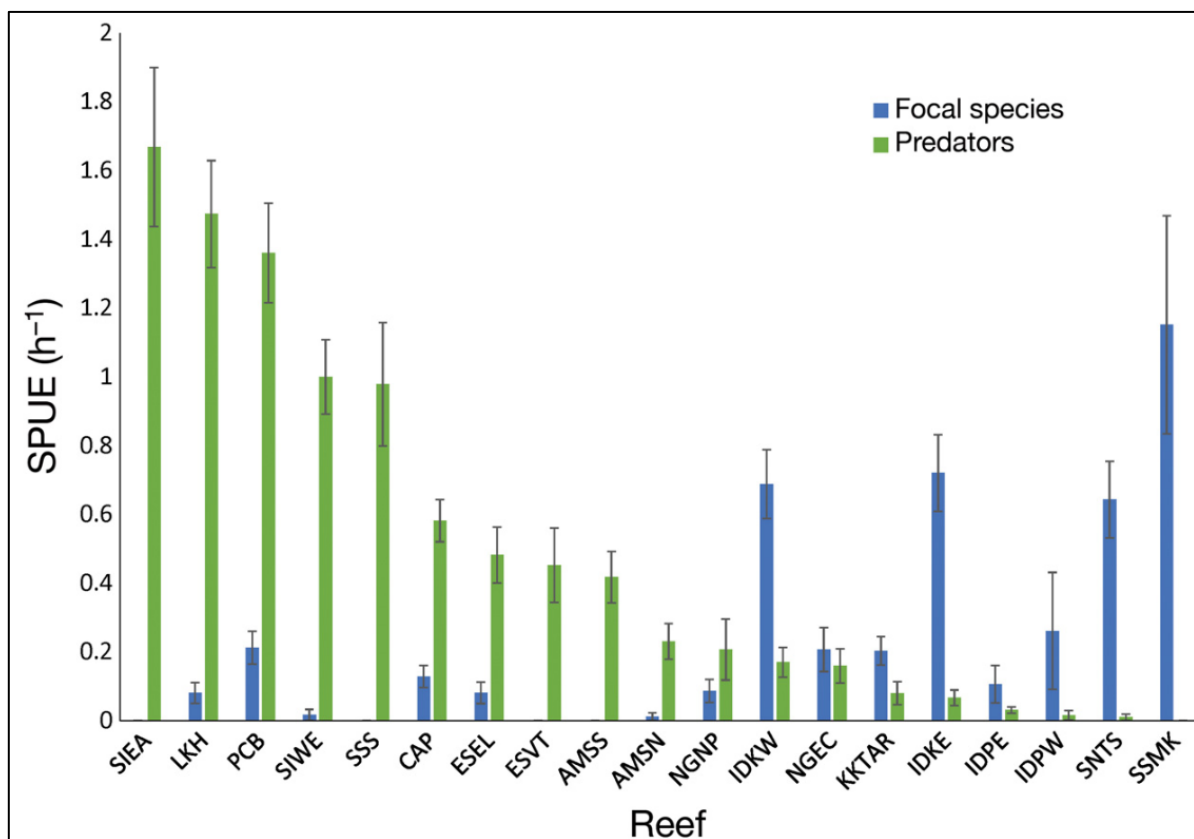


Figure 2 : Abondances relatives des 19 espèces de grands requins en vert (observations par unité d'effort du nombre maximal d'individus dans une seule vidéo de BRUVS [SPUE]) et de raies en bleu (*Neotrygon spp.* et *Taeniura spp.*) sur 19 récifs de l'indo-pacifique. D'après Sherman et al., 2020.

Au-delà de la régulation et du contrôle de la densité de méso-prédateurs, les requins assurent différents rôles dans les écosystèmes (Fig. 3). Il a ainsi été montré que les requins jouent un rôle important dans les écosystèmes coralliens (Fig. 3) (Roff et al., 2016). Les petits requins récifaux, agissant comme des méso-prédateurs, contribuent au cycle des nutriments et permettent des flux de nutriments entre les habitats récifaux et océaniques adjacents (Roff et

al., 2016). De par leurs grandes capacités de déplacement, les grands requins permettent un flux de nutriments entre les milieu côtiers et océaniques (Meyer et al., 2010 ; Williams et al., 2018). Les requins, en tant que prédateurs, éliminent préférentiellement les proies affaiblies ou malades par leur comportement opportuniste, réduisant ainsi la propagation de maladies dans les écosystèmes (Roff et al., 2016). Certains requins, comme le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) ou le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*), ont également un comportement de charognard, notamment sur de grands organismes comme les baleines (Dudley et al., 2010), pouvant avoir des effets sur l'écosystème grâce à des transferts d'énergies et de nutriments (Wilson and Wolkovich, 2011). Les requins peuvent également avoir un effet de régulation sur certaines espèces envahissantes, comme cela a été montré sur la rascasse volante (*Pterois volitans*) dans les caraïbes (Albins and Hixon, 2013 ; Roff et al., 2016). Lors des chasses, les requins peuvent perturber et casser les coraux et interviennent dans la dynamique du récif et de la construction du corail en ouvrant le milieu (Berg et al., 2003 ; Roff et al., 2016). Enfin, dans de rares cas, même les prédateurs apicaux peuvent devenir des proies : c'est notamment le cas récemment rapporté de prédation d'orques sur des Grands requins blancs (*C. carcharias*) en Afrique du Sud (Towner et al., 2022).

La prédation est un processus écologique et évolutif majeur (Estes et al., 2011). Ainsi, outre les effets directs de la prédation, les grands requins peuvent avoir des effets indirects sur les écosystèmes. Les espèces de grandes tailles peuvent induire des modifications comportementales de leurs proies (Lima and Dill, 1990 ; Heithaus et al., 2005; Heithaus et al., 2008, Wirsing et al., 2007). C'est par exemple le cas des requins tigre (*Galeocerdo cuvier*) à Shark Bay, en Australie, qui modifient le comportement des grands herbivores et méso-prédateurs. Cela a notamment été mis en évidence sur le dugong (*Dugong dugong*), la tortue verte (*Chelonia mydas*) et le grand dauphin de l'Indo-Pacifique (*Tursops aduncus*) qui fréquentaient moins les herbiers et bancs de sables peu profonds au profit des pentes externes et eaux profondes lors de la période saisonnière d'abondance maximale des requins tigre (Heithaus, 2005; Heithaus & Dill, 2006; Heithaus et al., 2007a; Wirsing et al., 2007a, b). Ils évitent ainsi les zones les plus productives en ressources mais qui rend difficile la fuite au profit de zones moins productives offrant d'avantage de possibilité de s'échapper. Cette modification du comportement des proies par la simple présence des prédateurs, appelée « effet de risque », a un réel impact sur le fonctionnement de l'écosystème et la dynamique de

populations des proies. En effet, en modifiant leurs comportements, les proies modifient leur budget de temps, en réduisant le temps dédié à l'exploitation des ressources alimentaires au profit de plus de temps de vigilance permettant de limiter le risque de capture par le prédateur. Cela affecte leur croissance individuelle ou leur fécondité (Creel et al., 2007 ; Heithaus et al., 2008) et favorise la production de biomasse à la base du réseau trophique et la conservation d'habitats aux fonctions clés, comme les herbiers qui jouent un rôle de nurserie pour de nombreuses espèces de poissons. Ainsi, même sans action directe, les requins prédateurs jouent un rôle dans le fonctionnement des écosystèmes.

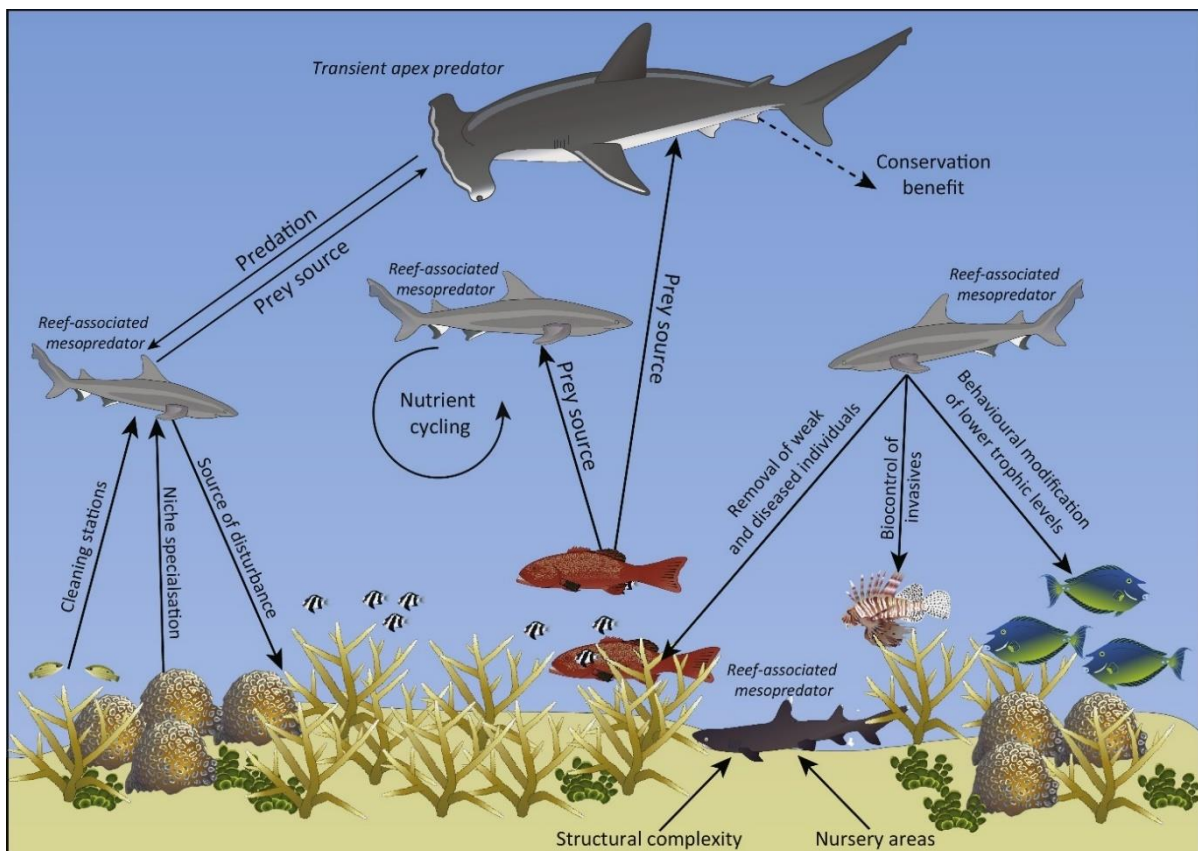


Figure 3 : Rôles écologiques hypothétiques des requins dans les écosystèmes coralliens (flèches descendantes = contrôle top-down) et des écosystèmes coralliens sur les requins (flèches montantes = contrôle bottom-up). D'après Roff et al., 2016

Les rôles des requins dans les écosystèmes sont souvent variés mais encore sous-estimés car l'ensemble des espèces et des écosystèmes ne sont pas encore suffisamment étudiés et certaines observations empiriques peuvent être expliquées par de nombreuses interactions écologiques et environnementales parfois complexes. De plus, la diversité de comportement alimentaire et l'écologie entre espèces de requins rend très complexe la compréhension de leurs rôles dans les écosystèmes. Cette diversité se retrouve aussi dans d'autres aspects de leur

écologie, comme leurs traits d'histoire de vie, ou les utilisations d'habitats en fonction de leurs stades de vie.

I. A- 3. Une diversité des traits d'histoire de vie

La théorie des traits d'histoire de vie explique les caractéristiques générales du cycle de vie, c'est-à-dire la vitesse à laquelle l'organisme se développe, à quel âge il devient sexuellement mature, combien de temps il vit et à quelle fréquence il se reproduit. Cette théorie est au cœur de l'écologie évolutive, car elle traite directement de la sélection naturelle, de la valeur adaptative (ou *fitness*) et de l'adaptation. Cette théorie suppose que les différents traits d'histoires de vie, ou « traits de vie », c'est-à-dire la naissance, l'âge et la taille à maturité, le nombre et la taille de la progéniture, la croissance, l'investissement reproductif, la durée de vie et la taille maximale au moment de la mort, sont liés entre eux par des relations contraignantes, des compromis. L'interaction entre les traits détermine la valeur adaptative ou *fitness*, et l'analyse des interactions entre les traits explique l'adaptation phénotypique (Fišer, 2019 ; Stearns, 1992). Ces différents paramètres peuvent également servir à évaluer la taille et la dynamique d'une population.

Bien qu'une variabilité soit observée dans ces différents paramètres selon les espèces, de manière générale les requins partagent des traits d'histoire de vie relativement similaires, notamment par rapport aux téléostéens (Cortés, 1999). En effet, l'ensemble des requins sont généralement de grande taille, avec en moyenne 1,5 mètre de taille adulte, toutes espèces confondues (Compagno, 1981). Ils sont également longévifs, atteignant des âges se comptant en dizaines d'années en moyenne (Cortés, 1999) et peuvent même dépasser la centaine d'années (Nielsen et al., 2016). Généralement, le taux de survie est important à chaque classe d'âge mais les âges à maturité sont tardifs, dépassant plusieurs années et régulièrement plus de 10 ans (Cortés, 1999). Le temps de gestation est variable mais généralement long, atteignant jusqu'à 24 mois pour *Squalus acanthias* (Compagno, 1984). En fonction des espèces des différences existent entre les sexes, avec par exemple les femelles atteignant généralement des longueurs 10% supérieures à celle des mâles, mais les mâles atteignent leur taille maximale 34% plus rapidement que les femelles (Cortés, 1999). Une étude sur plus de

164 espèces se concentrant sur les relations entre les traits d'histoire de vie et la taille à l'âge, la reproduction et la croissance montre que la longueur du corps est corrélée à la taille de la portée et à la taille des nouveau-nés, alors qu'un compromis existe entre ces deux dernières variables (Cortès, 1999). La taille à maturité correspond généralement à 75% de la taille maximale (Cortès, 1999).

Une grande diversité existe également dans la stratégie de reproduction et de développement embryonnaire des requins. Même si des femelles de plusieurs espèces ont montré une capacité à se reproduire de manière asexuée en l'absence de males, par parthénogénèse (Chapman et al, 2008 ; Dudgeon et al., 2017), cela reste une exception et les requins se reproduisent principalement de manière sexuée. Les modes de reproduction sont généralement classés selon le mode de développement du fœtus, qui a lieu directement soit dans la mère (vivipare) ou dans un œuf (ovipare), et du mode de nutrition, soit s'il est assuré par des réserves vitellines (lécithotrophes) ou assuré par la mère (matrotrophe) (Wourms, 1981). L'ensemble de ces classifications permettent de séparer les modes de reproduction en 7 catégories qui sont ovipare lécithotrophe simple, ovipare lécithotrophe multiple, vivipare lécithotrophe, vivipare aplacentaire mucoïde histhotrophe, vivipare aplacentaire oophage, vivipare aplacentaire adelphophage et vivipare placentaire (Hamlett et la., 2005 ; Musick et al., 2005 ; Musick, 2010 ; Wourms, 1981). Le taux de fécondité est faible pour la plupart des espèces, avec un nombre d'embryons par portée généralement compris entre deux et vingt (Fowler & Cavanagh, 2005), mais pouvant atteindre jusqu'à 300 (pour le requin baleine, *R. typus*) (Chang et al., 1997).

En considérant l'ensemble des traits de vie, au moins trois stratégies de vie différentes ont été identifiées chez les requins (Cortès, 1999). L'ensemble des traits communs (croissance lente, maturité tardive, forte survie, faible taux de fécondité) est caractéristique d'une stratégie K (Stearns, 1992). Il s'agit d'une stratégie qui favorise la qualité des descendants plutôt que leur quantité à travers un important investissement maternel (gestation longue et énergivore, production de grands embryons qui naitront entièrement développés et seront indépendants) au lieu de produire de plus grandes portées composées d'embryons moins grands et moins indépendants (stratégie r, Stearns, 1992). En effet, dans un environnement où la prédation est possible, y compris par les parents et les congénères, des individus plus grands, entièrement développés et capable de se déplacer librement dès la naissance ont plus de chance d'éviter

une mort prématurée par prédation. Les caractères démographiques abordées par les grands requins rendent leurs populations particulièrement sensibles aux pêcheries, notamment à la capture des grands individus matures (Stearns, 1992). En effet, la pêche, visant généralement les grands individus affecte beaucoup plus les abondances des populations de grands requins tels que les requins tigre (*Galeocerdo cuvier*) et les requins bouledogue (*Carcharhinus leucas*) (DeBarros et al. 2022).

I. A- 4. Cycles de vie et habitats des requins

Les stratégies de vie des espèces ont pour but de maximiser la survie des différents stades de vie et ainsi assurer la pérennité de chaque espèce. En fonction du développement, les besoins et priorités des différentes espèces peuvent changer. Les changements ontogéniques sont définis comme l'ensemble des processus au cours desquels ont lieu des changements de mode de vie, de source de nourriture, ou de morphologie lors du développement (Werner & Gilliam, 1984). Chez les requins, ces changements reflètent souvent un changement dans les priorités d'histoire de vie, notamment d'un stade juvénile qui maximise la croissance et la survie (Heupel et al., 2007) aux stratégies adultes, qui incluent la reproduction (Werner and Gilliam, 1984 ; Grubbs, 2010). Afin de maximiser leur survie ou leur valeur adaptative, les individus peuvent sélectionner des habitats différents, en choisissant l'habitat le plus favorable selon les besoins spécifiques liés à son stade de vie (survie juvénile, alimentation juvénile et adulte, reproduction, etc.).

En écologie, l'habitat est défini comme le milieu de vie d'une population, d'une espèce ou d'un groupe d'espèces. Il réunit l'ensemble des éléments physiques ou chimiques, soit le biotope, ainsi que l'ensemble des êtres vivants et leurs interactions, soit la biocénose (Krausman, 1999). Un habitat peut évoluer, et n'implique pas forcément une viabilité à long terme pour l'espèce ou la population qui y vit, mais au moins une viabilité à court terme (Rosenberg et al., 1997). Dans son habitat, un animal est régulièrement confronté à plusieurs alternatives qui diffèrent en matière de coût pour la survie et la reproduction (Danchin et al., 2005). Il existe généralement un fractionnement spatial et / ou temporel de l'habitat en zones préférentielles appelées micro-habitats (Krausman, 1999). La définition de l'habitat dépend de l'échelle spatiale utilisée (Krausman, 1999). Par exemple, l'IUCN classe simplement les requins en espèces côtières, pélagiques et/ou démersales. Cependant, il est relativement difficile de

délimiter l'habitat d'une espèce en milieu marin, notamment de par l'étendue des océans et l'absence de barrière physique, particulièrement pour les espèces mobiles capables de grands déplacements ou de migrations. Certaines espèces sont capables d'utiliser plusieurs habitats, comme le requin tigre qui utilise l'habitat pélagique et côtier, ou le requin bouledogue qui vit en mer et en eaux douces (Compagno et al., 1989 ; Compagno et al., 1997).

L'utilisation de l'habitat définit la façon dont un animal utilise les ressources physiques et biologiques de son milieu de vie. L'habitat peut être utilisé pour la recherche de nourriture, le refuge, la reproduction, la mise bas, l'élevage des petits, ou pour répondre à d'autres besoins. Ces différents besoins divisent l'habitat, mais un chevauchement peut exister et un même habitat peut être utilisé pour répondre à plusieurs besoins, mais ce n'est pas nécessairement le cas (Livaitis et al., 1996 ; Krausman, 1999). La sélection de l'habitat est un processus hiérarchique impliquant une série de décisions comportementales innées ou acquises, prises par un animal pour choisir le milieu de vie qu'il faudrait utiliser à différentes échelles de l'environnement (Hutto, 1985 ; Krausman, 1999). Plusieurs facteurs interagissent entre eux et influencent la sélection de l'habitat, notamment la compétition, la prédation, la présence de refuge ou encore les conditions abiotiques liées aux tolérances des individus (Krausman, 1999 ; Heithaus et al., 2008). Les changements environnementaux (pollutions des eaux, dérèglement climatique) peuvent aussi affecter les habitats en les modifiant ou les réduisant (Birkmanis et al., 2020).

Chez les requins, les habitats les plus étudiés sont généralement les habitats d'alimentation, de reproduction et les nurseries, car ils sont les plus importants pour la gestion des espèces (conservation, limitation des interactions avec l'Homme, Fig. 4).

Les nurseries, ou pouponnières, ont d'abord été définies par Springer (1967) comme des zones où la ponte ou la mise bas à lieu et les nouveaux nés passent les premiers mois ou années de leurs vies. Des nurseries primaires et secondaires ont ensuite été définies par Bass (1978) comme des zones où les juvéniles naissent et restent (nurseries primaires) jusqu'à se déplacer vers des zones (nurseries secondaires) où les juvéniles grandissent jusqu'à la maturité. Les zones utilisées par les nouveaux nés et juvéniles ont ensuite été séparées par Branstetter (1990) sous la classification de non-protégées ou protégées selon la présence ou l'absence d'adultes conspécifiques, respectivement. Considérant l'ensemble des poissons et invertébrés, Beck et al., (2001) définissent une nursery comme une aire contribuant de manière

disproportionnée à la production d'individus qui recruteront vers la population adulte. Pour cela, les principaux facteurs opérant au sein d'une nurserie et influençant le recrutement sont une forte densité de juvénile, une croissance plus rapide qu'un autre habitat, une meilleure survie des juvéniles et un fort mouvement des juvéniles vers les habitats adultes (Beck et al., 2001). Cette définition est rigoureuse et ses applications sont cependant parfois difficilement applicable aux régions considérées comme des nurseries de requins (Beck et al., 2001 ; Heupel et al., 2007). Une revue sur le concept des aires de nurseries des requins suggère que les précédentes définitions sont ambiguës et peuvent amener à de mauvaises caractérisations d'une zone de nurserie, se basant uniquement sur la présence de juvéniles (Heupel et al., 2007 ; Driggers et al., 2008). Heupel et al. (2007) propose que pour les requins, une nurserie soit définie comme une zone utilisée par les juvéniles où (1) leur abondance est plus forte que dans d'autres zones, (2) ils montrent une forte fidélité au site et (3) ce dernier est utilisé par des générations successives. Certaines zones peuvent ainsi être des zones de mise bas, ou de naissance sans nécessairement être considérées comme des nurseries (Heupel et al., 2007 ; Driggers et al., 2008). Lorsqu'une nurserie est située dans une zone qui fournit d'abondantes ressources en proies, les nouveaux nés passent moins de temps à leurs plus petites tailles, ainsi cela décroît le taux de mortalité juvénile due à la prédation (Beck et al., 2001 ; Wourms 1977). Les connaissances sur les nurseries sont essentielles pour prédire des estimations précises de la survie naturelle. En effet, la mortalité juvénile joue un rôle très important dans la dynamique de la population des requins et son étude constitue un enjeu majeur (Cortés 2002 ; Driggers et al., 2008). Les habitats côtiers peu profonds tels que les estuaires, les baies, les herbiers, les lagons, les mangroves constituent souvent des zones de naissances ou de nurseries pour différentes espèces de requins côtiers (Castro, 1993 ; Driggers et al., 2008). Cependant, pour les espèces pélagiques du large, aucune zone précise de nurserie ou de naissance n'a été identifiée, bien qu'il soit suggéré que ces espèces donnent naissance directement dans les eaux du large, moins productives et sans refuge des grands prédateurs (Pratt, 1978 ; Branstetter, 1987).

I. A- 5. Conclusion et perspective pour la recherche

De manière simplifiée, l'écologie d'une espèce ou d'une population peut être caractérisée par une synthèse de ses interactions avec les autres organismes (prédation et alimentation), ses traits d'histoire de vie et par son utilisation de l'habitat au cours des différents stades de vie

(Fig. 4). Cela peut avoir de nombreuses implications dans un contexte de gestion ou de conservation d'un stock ou d'une population. Selon les traits d'histoire de vie, les habitats utilisés, et les interactions avec les autres espèces, l'impact de perturbations ou d'actions de conservation peuvent avoir des effets différents (DeBarros et al., 2022 ; Niella et al., 2021). Des informations précises sur ces différents aspects sont ainsi primordiales pour agir au mieux selon les besoins de gestion ou de conservation.

Dans un double contexte d'enjeux de conservation global des requins et de gestion du conflit Homme-requin localement ou globalement, la bonne connaissance des traits d'histoire de vie, de l'écologie trophique, de l'utilisation de l'habitat et de l'évolution de ces aspects aux cours de la vie est primordiale. Il est en effet important de bien connaître les espèces et leur milieu pour comprendre, anticiper et gérer les différentes situations.

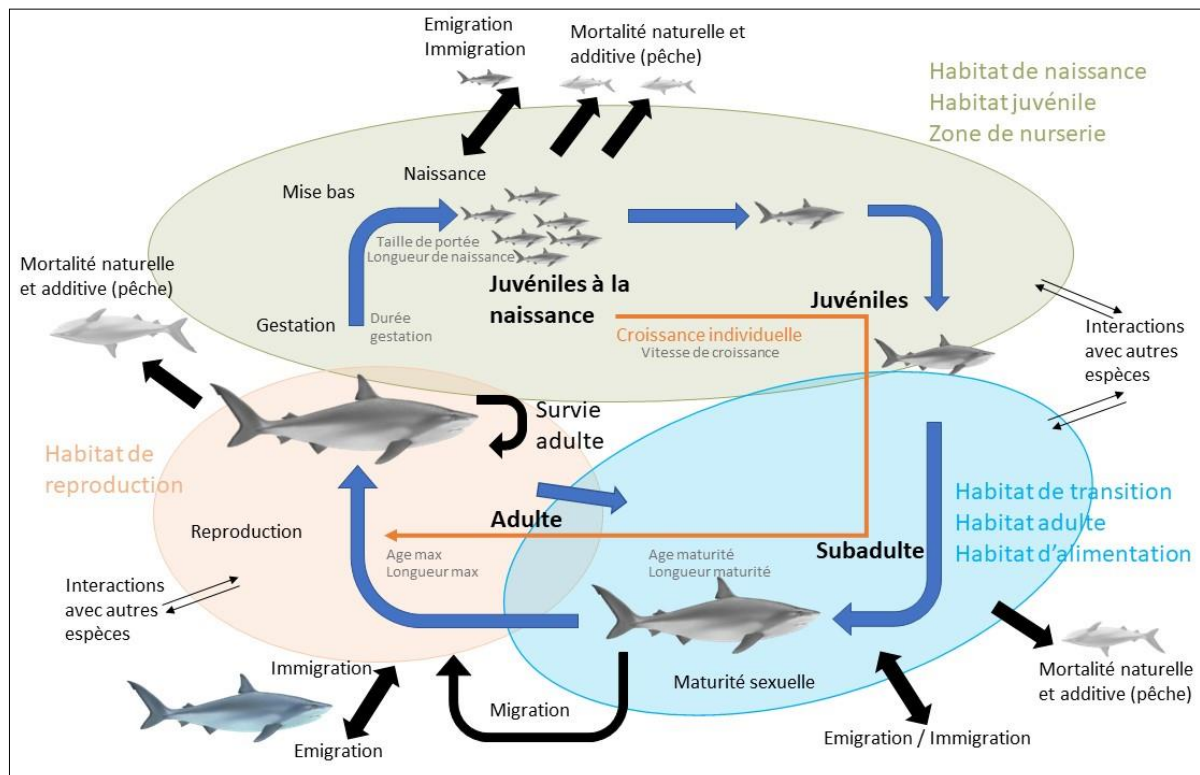


Figure 4 : Schéma synthétique représentant le cycle de vie (flèche bleues) théorique et les différents habitats utilisés par les requins à chaque stade ontogénétique (juvénile, subadulte et adulte). Les flèches noires représentent les processus qui peuvent influencer sur le cycle de vie ou la taille de la population tout au long du cycle de vie tels que l'émigration, l'immigration, les interactions avec les autres espèces (alimentation, compétition, prédation, mortalité additive). Les traits d'histoire de vie sont annotés en gris. Les différentes ellipses colorées correspondent aux habitats hypothétiques utilisés par les différents stades de vie

I. B. Contexte de l'étude

I. B- 1. La Réunion, une île tropicale isolée

L'île de La Réunion est une île océanique tropicale française de 2500 km², d'origine volcanique, située dans le Sud-Ouest de l'océan Indien (-21.11 S ; 55.53 E) à environ 700 km à l'est de Madagascar. Vieille d'environ 3,5 millions d'années, elle est relativement jeune géologiquement avec un ancien volcan culminant à 3070 m d'altitude (le Piton des Neiges, point le plus haut de l'océan Indien) et un second volcan comptant parmi les plus actifs du monde, culminant à 2630 m (le Piton de la Fournaise) (Fig. 5). La Réunion est ainsi caractérisée par un fort relief, des fortes pentes et des bassins versants constitués d'impressionnants remparts, de nombreuses rivières et une érosion active (Fig. 5). Les pentes de l'île continuent sous l'eau et les fonds sous-marins entourant l'île sont particulièrement escarpés, tombant rapidement jusqu'à 4000m de profondeur et ne formant qu'un étroit plateau insulaire (<5km).

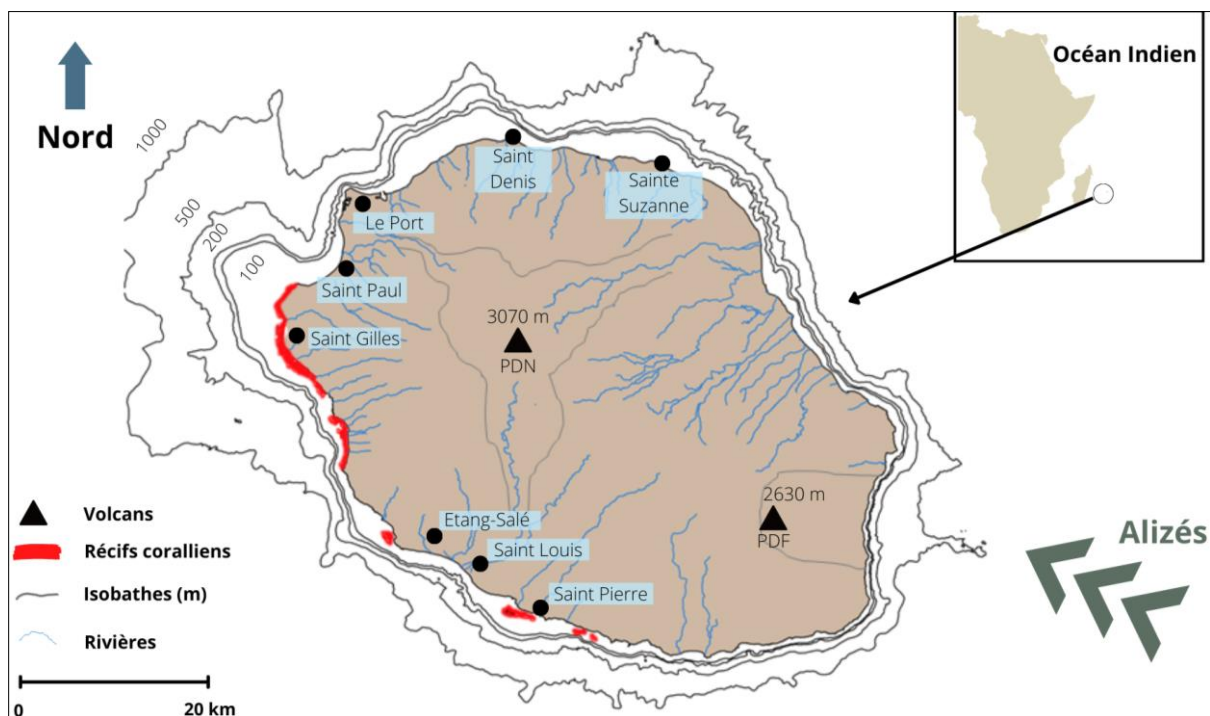


Figure 5 : Carte de La Réunion représentant les rivières, les récifs coralliens, les isobathes (100, 200, 500 et 1000 m), les Alizés et les deux massifs volcaniques (PDN : Piton des Neiges, PDF : Piton de la Fournaise).

Le climat de La Réunion est principalement influencé par l'altitude et la pluviométrie et est marqué par deux saisons (été et hiver australe) caractérisées par des températures distinctes et une variation des précipitations. Les températures de la surface en mer varient donc suivant la saison avec une moyenne de 24°C pendant l'hiver austral (de mai à octobre) et de 28°C

pendant l'été austral (de novembre à avril) (Conand et al., 2007). Les alizés (principaux vents océaniques) arrivent de l'est, chargés d'une humidité qui est bloquée par les montagnes au centre de l'île (Fig. 4). Cela entraîne une répartition inégale de la pluviométrie avec l'Est de l'île beaucoup plus humide que l'Ouest (Fig. 6, A). Les alizés constituent le régime principal des vents et conditionnent l'orientation principale de la houle. L'île possède environ 13 rivières pérennes, principalement situées dans la partie Est (9 sur les 13), et trois petits étang littoraux situés à l'Est (n=1) et à l'Ouest (n=2) (Fig. 5 ; 6 et 7). Cependant, ces cours d'eau sont relativement petits et communiquent principalement de manière unidirectionnelle et discontinue avec l'océan (Fig. 7). En effet, les rivières ou étangs de l'île n'ont pas de vraies "embouchures" ou deltas, mais sont reliés à l'océan par des petits ruisseaux ou sont séparés par un cordon dunaire (de galets ou sable basaltiques) qui peut céder de manière épisodique selon les conditions de houle et de débit des rivières. Ainsi, de manière épisodique, il peut y avoir des brèves connexions entre océan et rivières durant lesquelles des organismes peuvent passer d'un milieu à l'autre. C'est le cas de diverses espèces amphihalines, comme les anguilles (*Anguilla bicolor bicolor*), ou marines euryhalines, tel que le requin bouledogue (Fig. 7).

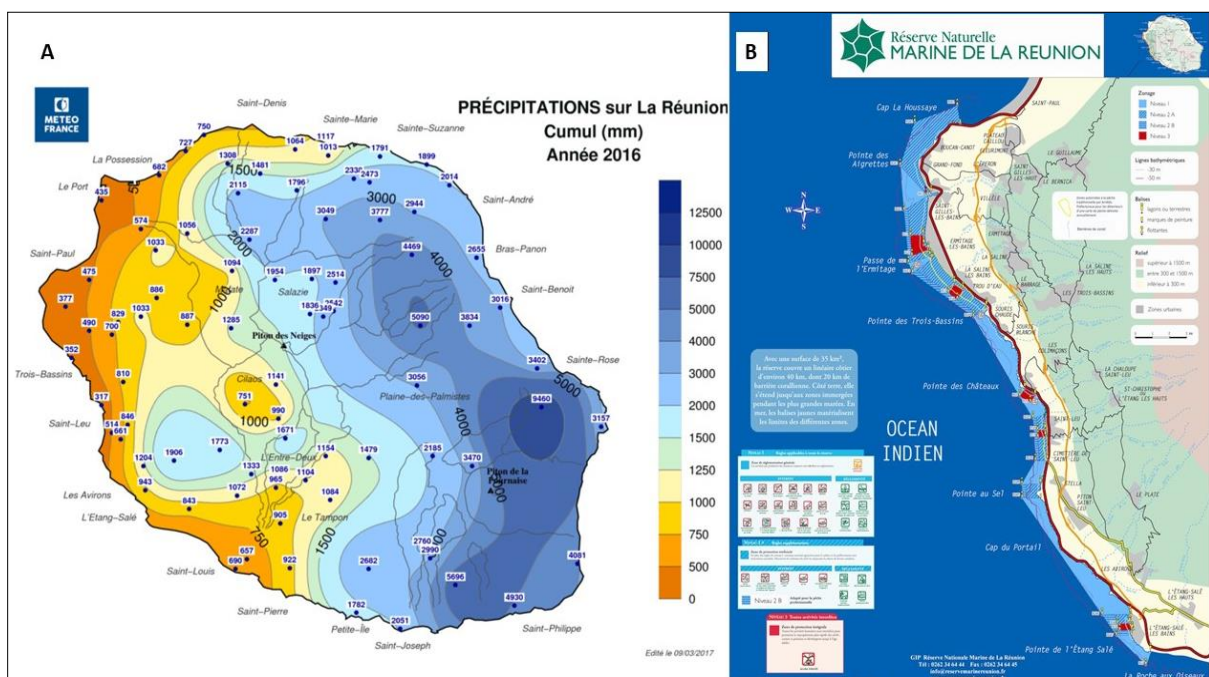


Figure 6 : A : Carte du cumul des précipitations annuelles (en mm) à La Réunion. © Meteo France, 2017. B : Carte de la Réserve Naturelle MARINE DE LA REUNION et des différents niveaux de protections et les règles associées. © GIP RNMR, 2012.

De manière générale, le littoral réunionnais peut-être subdivisé en trois grands faciès géomorphologiques, qui sont les récifs coralliens, les côtes rocheuses et les côtes à substrats meubles (Pinault et al., 2013). Les récifs coralliens de type frangeant ne sont présents que sur

la partie Ouest de l'île entre le Cap-Lahoussaye et Grand Bois (Fèvre, 2005). Ces récifs de faible profondeur sont d'une largeur allant de 50 m à 600 m (Bouchon, 1981), accolés au littoral et représentent environ 25 km de littoral (Fig. 5, 6 B, Pinault et al., 2013). Une aire marine protégée, la "Réserve Naturelle Marine de La Réunion" (<http://www.reservemarinereunion.fr>), gère les activités nautiques et de pêche de Saint-Paul à Etang-salé depuis 2007, avec différents niveaux de protection et de gestion (Fig. 6, B). Les côtes à substrats meubles, principalement situées au nord et à l'est de l'île, sont formées de galets et sables basaltiques et caractérisés par une forte turbidité, une faible énergie de houle et peu de structures tridimensionnelles offrant peu de refuges aux différents organismes (Guennoc et al., 2008 ; Pinault et al., 2013). Enfin, les côtes rocheuses sont principalement représentées dans le Sud de l'île par des falaises volcaniques abruptes, soumises à de fortes houles (Guennoc et al., 2008 ; Pinault et al., 2013).

La Réunion étant de taille relativement restreinte, un ensemble d'espèces ubiquistes opportunistes est présent sur l'ensemble du littoral (Pinault et al., 2013). Cependant, quelques peuplements ichtyologiques spécifiques existent. Par exemple, les récifs coralliens sont principalement fréquentés par des poissons herbivores et brouteurs d'invertébrés sessiles tels que des *Pomacentridae*, des *Acanthuridae* et des *Chaetodontidae* (Pinault et al., 2013). Les côtes rocheuses sont principalement fréquentées par des espèces planctonophages et carnivores diurnes (*Plectorhinchus picus*, par exemple) tandis que les côtes à substrats meubles abritent principalement des poissons piscivores et carnivores nocturnes (*Lethrinus nebulosus*, par exemple), adoptant notamment des stratégie « K » (Pinault et al., 2013).



Figure 7 : Vues aériennes de différentes embouchures de rivières ou d'étangs à La Réunion. A : Embouchure de la rivière Sainte-Suzanne, Est de l'île (© mapio.net) où l'océan et la rivière sont séparés par un banc de sable/petit galets avec un petit couloir de quelques centimètres de profondeur sur la gauche. B : Une des embouchures de la rivière du Mât (Bras-Panon/Saint-André), Est de l'île (© klapy.com) où la rivière se termine par un couloir étroit d'eaux associé à une pente dans la dune de galets. C : Embouchure de l'étang de Saint-Paul, Ouest de l'île (© régie RNNESP) où l'étang communique avec l'océan par un couloir étroit d'eaux associé à une pente d'une hauteur d'environ 1 mètre dans la dune de galets. D : Embouchure de la rivière des Roches (Bras-Panon), Est de l'île où la communication entre la rivière et l'océan est plus importante avec une faible pente et de légères entrées d'eaux de mer par les vagues, et des profondeurs dépassant le mètre par endroit

D'un point de vue régional, La Réunion est située dans la province biogéochimique « ISSG » (Indian South subtropical gyre) selon la classification de Longhurst (2007), basée sur les frontières océanographiques et les paramètres environnementaux et océanographique. L'ISSG s'étend des latitudes 10°S à 40°S et de la côte ouest australienne à la côte est de Madagascar longitudinalement. Cette province est caractérisée par sa présence dans l'Océan Indien et un biome de vents d'est.

Globalement les caractéristiques physico-chimiques et biologiques (salinité, production primaire, composition chimique, pollution) des masses d'eau océaniques de La Réunion sont très peu connues. Il n'y a pas de cartes précises de la répartition de ces paramètres localement, mais des données satellites peuvent être obtenues pour en avoir une vision régionale (Fig. 8). La Réunion est dans une zone possédant des eaux de surfaces relativement chaudes et peu

productives et dont l'effet de la saison est bien visible avec, en été, des eaux plus chaudes (été : 28,5°C, hiver : 24,8°C, en moyenne) et une baisse de l'accumulation en chlorophylle (été : 0,048 $\mu\text{g.m}^3$, hiver : 0,102 $\mu\text{g.m}^3$, en moyenne) (Fig. 8).

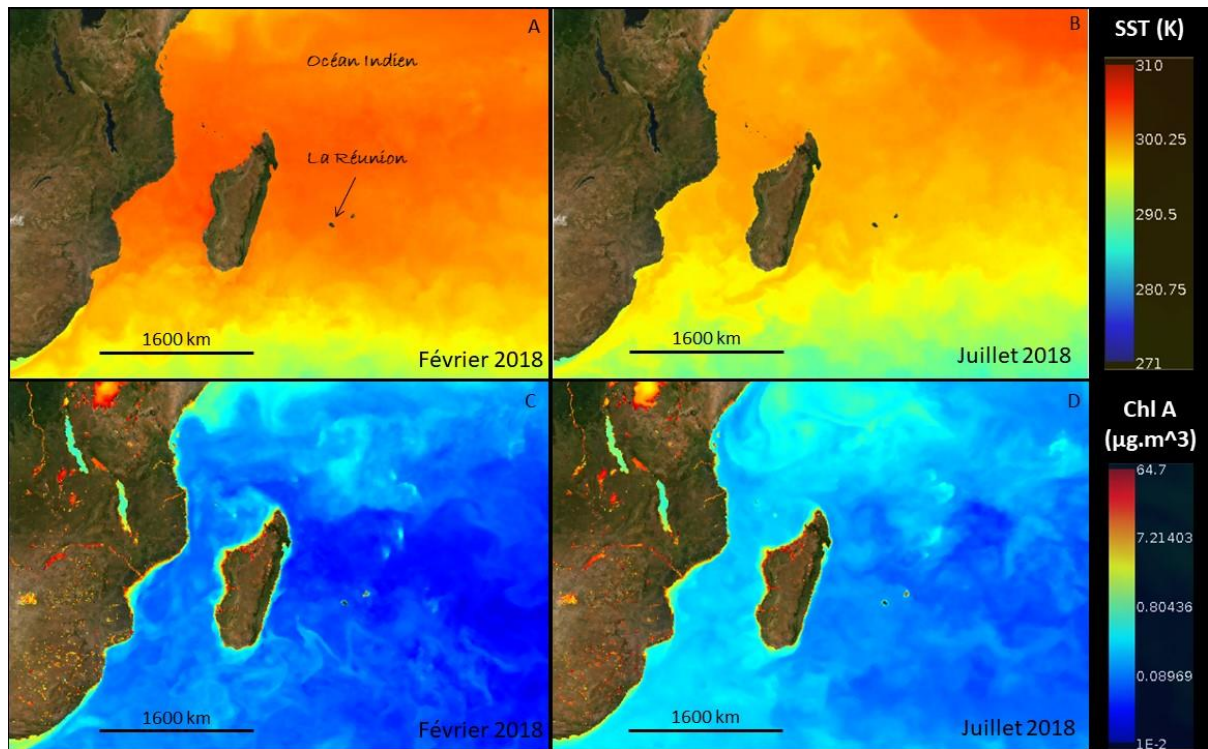


Figure 8 : Comparaison des températures des eaux de surfaces (SST, fig. A et B, en Kelvin, °K) et de la chlorophylle A (Chl A, fig. C et D, $\mu\text{g.m}^3$) entre la moyenne des mois de février (été, fig. A et C) et de juillet (hiver australe, fig. B et D) 2018 dans le sud-ouest de l'Océan Indien.

Ainsi, malgré sa petite taille, La Réunion présente une diversité d'habitat de différentes profondeurs, caractérisé par des conditions environnementales (salinité, température), des substrats et des communautés variables.

I. B- 2. Le risque requin à La Réunion

Les eaux côtières réunionnaises sont le siège de nombreuses activités nautiques. Dans les années 2010, le nombre de surfeurs était estimé à environ 10 000, le nombre de windsurfers et kitesurfers était d'environ 500 (Lemahieu, 2015), et les différents centres de plongée ont enregistré environ 140 000 plongées annuelles (Lagabrielle et al., 2018). En 2002, la densité de chasseurs sous-marins était estimée à environ 0,5 chasseurs sous-marins par jour par kilomètre le long de la côte Ouest. Parmi tous ces usagers de la mer, il y a toujours eu des attaques de requins, et ceux, sur différents types d'usagers (Lagabrielle et al., 2018).

Cependant, en 2011, une augmentation des attaques fatales de requins a été observée (Lagabrielle et al., 2018). Les attaques de requins non provoquées augmentent dans le monde entier (McPhee, 2014), mais le taux observé à La Réunion est parmi les plus élevés au monde depuis 2011. En effet, le risque d'attaque de requin aurait augmenté de 23 fois à La Réunion entre les années 1980 et le début des années 2010 (Fig. 9, Lagabrielle et al., 2018). Il semble que les conditions d'attaques aient, elles aussi, changé avec un risque de morsure sur un substrat corallien plus important (Fig. 9, Lagabrielle et al., 2018). Les causes de cette augmentation ne sont pas connues, l'augmentation des pratiques nautiques et l'utilisation de l'océan ne suffisant pas à l'expliquer cette augmentation d'attaque (Taglioni et al., 2019). Ces attaques constituent ce qui est appelé la "crise requin" à La Réunion. Cette dernière soulève des problématiques et des tensions à la fois de sécurité publique, environnementales, économiques, et sociales (Thiann-Bo Morel, 2019). Suite aux premières attaques, la communauté scientifique a constaté qu'il y avait très peu, voire aucune connaissance, sur la biologie et l'écologie des requins à La Réunion, en particulier pour les deux espèces impliquées dans les attaques, à savoir le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*).

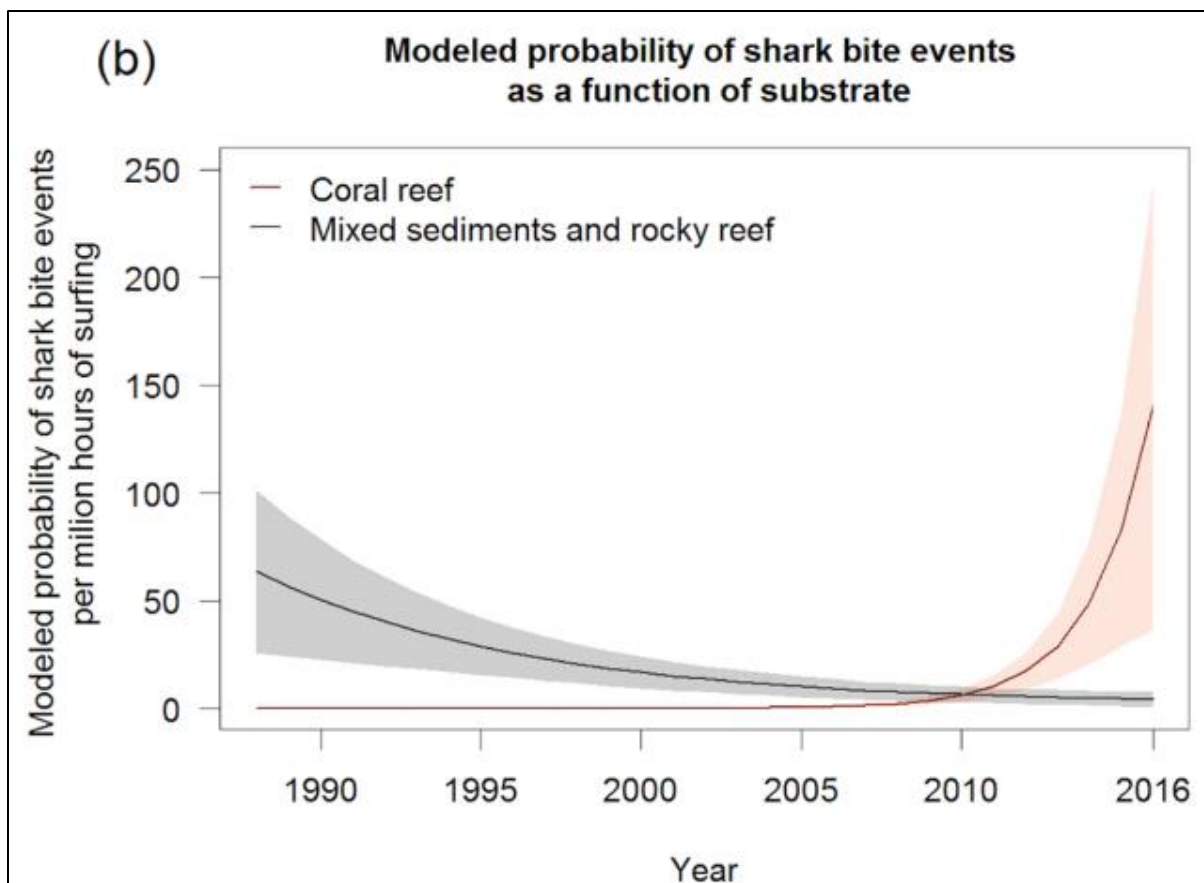


Figure 9 : Modélisation (GLM) des probabilités de morsures de requins en fonction du temps et du type de substrat. Issue de Lagabrielle et al., 2018.

Depuis, différentes études ont été menées sur l'écologie comportementale (Soria et al., 2015 ; Blaison et al., 2015) et trophique (Trystram et al., 2017 ; Chynel et al., 2021), la génétique des populations ou la biologie de la reproduction des deux espèces (Jaquemet et al., 2012 ; Pirog et al., 2019a&b, 2020 ; Chynel et al. 2021). Les connaissances acquises restent néanmoins insuffisantes pour comprendre les causes de la crise requin à La Réunion et envisager des pistes pour y remédier.

Depuis 2012, les autorités locales ont mis en place différentes mesures pour réduire le risque d'attaque de requin, notamment à travers un programme de pêche de prévention (Fig. 10). Ce programme consiste à intercepter en zone côtière proche des sites d'activités nautiques, les individus des deux espèces incriminées grâce à l'utilisation de SMART (Shark Management Alert in Real Time) drumline, soit des palangres reliées à des bouées connectées donnant l'information aux pêcheurs en temps réel lors de prises afin de cibler les requins et de relâcher

les prises accessoires rapidement (Guyomard et al., 2019). Cette mesure vise à réduire les probabilités d'interaction entre les requins potentiellement dangereux et les usagers de la mer.

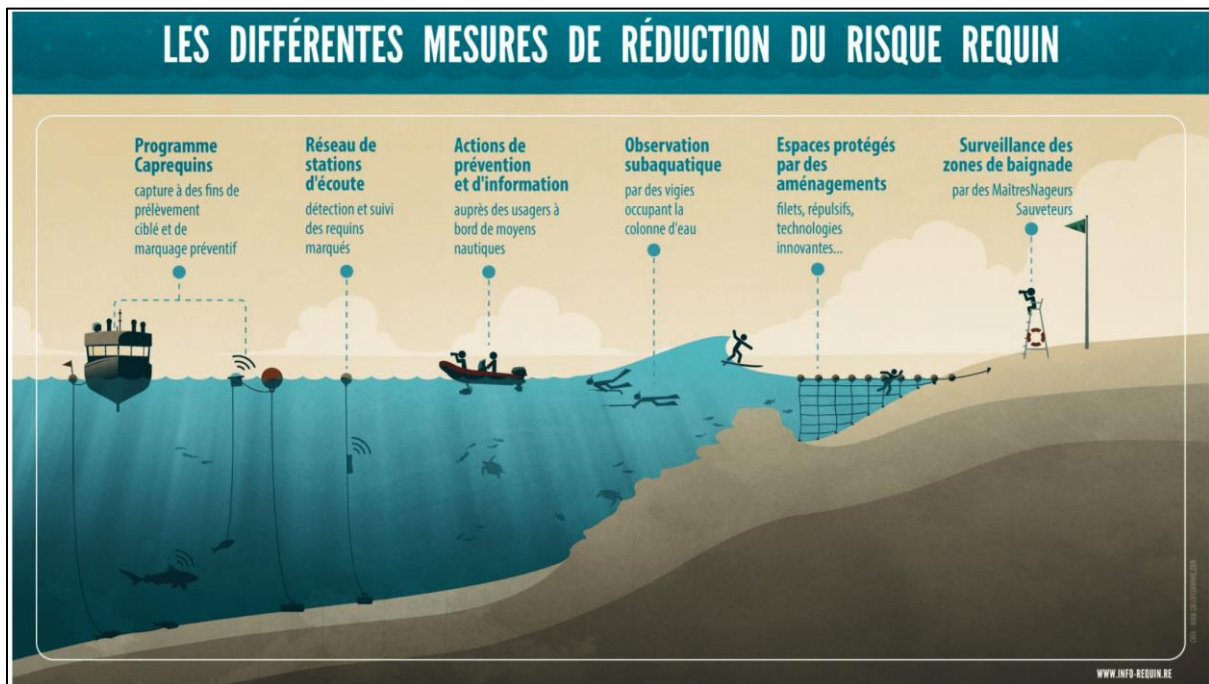


Figure 10 : Schéma représentant différentes mesures de réduction du risque requin mises en place par les autorités à La Réunion. (www.info.requin.re)

Cependant, étant donné le peu d'informations disponible concernant la densité de population des requins et leurs dynamiques de population, il est impossible de prédire et évaluer les effets de ces pêches sur les populations et les écosystèmes. Globalement il y a un paradoxe entre le consensus mondial de conservation des requins et le besoin de réduire le risque de morsure dans quelques sites balnéaires à travers le prélèvement de certaines espèces de requins.

Ces constats mettent en avant le besoin de connaissances sur plusieurs aspects de la biologie et l'écologie des différentes espèces, notamment le requin bouledogue et le requin tigre. En effet, à la fois à des fins de conservation ou de gestion des stocks, il est nécessaire de connaître les traits d'histoire de vie, s'il y a des changements ontogéniques dans l'écologie des espèces, si ces dernières utilisent des nurseries ou encore comment évolue la dynamique de leurs populations.

I. C. Modèle biologique

Les deux espèces de requin responsables des attaques sur l'Homme à La Réunion sont le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*), soit deux espèces de l'ordre des *Carcharhiniformes* et de la famille des *Carcharhinidae* (Fig. 11). Ce sont de grands prédateurs côtiers, qui font partie des rares espèces considérées comme dangereuses pour l'Homme, occasionnant régulièrement des morsures et attaques (ISAF 2022). Ces deux espèces sont présentes dans les eaux côtières de La Réunion où elles ne sont plus pêchées de manière professionnelle depuis un arrêté préfectoral de 1999 interdisant la commercialisation de leur chair pour éviter un risque d'empoisonnement à une ciguatoxine (Quod et al., 2000), mais toujours capturées par les pêcheurs amateurs ou par le programme de prélèvement de réduction du risque requin à La Réunion.

I. C- 1. Le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*)

Le requin bouledogue, *Carcharhinus leucas* (Valenciennes, 1839), aussi appelé requin du Zambèze (Fig. 11), est une espèce rencontrée dans les eaux côtières tropicales et subtropicales du monde entier (Garrick, 1982). Il tient son nom de son apparence trapue et massive et de son museau plutôt court et aplati. En novembre 2020, l'espèce avait perdu entre le tiers et la moitié de ses effectifs en trois générations ; elle est donc évaluée comme « vulnérable » par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) (Rigby et al., 2021).



Figure 11 : Photographie d'un requin bouledogue adulte. © citédelocean.com

Les requins bouledogue sont des prédateurs apicaux, notamment dans les écosystèmes côtiers (Trystram et al. 2017 ; TinHan and Wells, 2021). Ils présentent un large spectre de proies comprenant divers poissons téléostéens, des céphalopodes, des reptiles, des mammifères marins, divers crustacés et d'autres élasmobranches (Matich and Heithaus, 2014 ; Tillett et al., 2014). Cependant les téléostéens constituent leur principale source de nourriture (Trystram et al., 2017 ; TinHan and Wells, 2021). Malgré leur régime alimentaire relativement généraliste à l'échelle de l'espèce, ils présentent une spécialisation à l'échelle individuelle (Trystram et al., 2017). Les analyses d'isotopes stables dans différents tissus indiquent qu'ils dépendent principalement de sources de matière organique côtières et néritiques suggérant qu'ils s'alimentent principalement le long de la côte et près du fond (Trystram et al., 2017 ; TinHan and Wells, 2021 ; Werry et al. 2011). Leur alimentation semble évoluer avec l'âge, avec des proies de moins en moins côtières lorsque leur taille augmente (Trystram et al., 2017).

Cette espèce est capable d'atteindre 4m (Mccord and Lamberth, 2009). Après une gestation d'environ 9 à 11 mois, la femelle donne naissance à une portée allant de 1 à 22 petits (De la Cruz et al., 1996) d'une taille à la naissance pouvant aller de 60 à 100 cm. Globalement longévive, cette espèce peut dépasser les 30 ans, avec une croissance lente, mais plus rapide durant les premières années de vie (Branstetter & Stiles, 1987; Castro, 1983; Compagno, 1984; Natanson et al., 2014; Neer et al., 2005; Snelson et al., 1984; Tillett et al., 2011; Werry, 2010; Wintner et al., 2002). Les femelles croissent à des tailles maximales plus importantes et atteignent l'âge à maturité plus tardivement que les mâles, avec une maturité approximativement de 12 et 15 ans, respectivement (Branstetter & Stiles, 1987 ; Compagno, 1984 ; Natanson et al., 2014 ; Neer et al., 2005 ; Snelson et al., 1984 ; Tillett et al., 2011 ; Werry, 2010 ; Wintner et al., 2002).

La croissance individuelle de cette espèce a déjà été étudiée dans le Golfe du Mexique (Branstetter and Stiles, 1987 ; De la Cruz et al., 1996 ; Cruz-Martinez et al., 2004 ; Neer et al., 2005), dans l'Atlantique Nord-Ouest (Natanson et al., 2014), en Australie (Tillett et al., 2011) et en Afrique du Sud (Wintner et al., 2002). Ces études montrent une variabilité forte des paramètres de croissance suivant la localisation. En se basant sur le modèle de croissance le plus utilisé pour décrire la croissance des poissons, le modèle de von Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938 ; Cailliet and Goldman, 2006), la taille maximale estimée varie ainsi de 256 cm à 350 cm de longueur totale suivant la zone (Tillet et al., 2011 ; Cruz-Martinez et al., 2004).

A noter que la valeur de 377 cm obtenue par Neer et al., (2005) n'est pas retenue ici en raison de probables surestimations (Natanson et al., 2014 ; Neer et al., 2005). La taille à la naissance varie elle aussi de 56 à 97 cm en fonction des études et des lieux (Compagno et al. 1987 ; Wintner et al., 2002 ; Neer et al., 2005). Une variabilité existe également entre sexes, avec les femelles atteignant de plus grandes tailles que les mâles (Branstetter et al., 1987, Cortes et al., 2000). Globalement l'espèce a une longévité atteignant 25 à 30 ans. (Branstetter and Stiles, 1987 ; Cruz-Martinez et al., 2004 ; Neer et al., 2005 ; Natanson et al., 2014 ; Tillett et al., 2011 ; Wintner et al., 2002). De récentes études génétiques suggèrent l'existence de populations séparées entre les bassins océaniques (Pirog et al., 2019 ; Tillett et al., 2011). Il semble que les populations atlantiques atteignent des tailles maximales inférieures à celles des populations indo-pacifiques (Branstetter and Stiles, 1987 ; Cruz-Martinez et al., 2004 ; Tillett et al., 2011 ; Wintner et al., 2002). Cette variabilité au sein de la même espèce met en évidence la nécessité d'étudier ces populations localement pour adapter au mieux les efforts de gestion ou de conservation globales et locales (Cailliet and Goldman, 2004).

Les pressions sont également différentes selon les populations. Par exemple, dans le Nord-Ouest Atlantique et le Golfe du Mexique, la pêche commerciale de requin bouledogue est en augmentation nette depuis les années 1980 (Cortès, 2002 ; Natanson et al., 2014). En Afrique du Sud, la principale source de mortalité par la pêche vient du programme de pêche de régulation des requins qui a commencé en 1966 pour réduire le risque d'interactions avec les usagers de la mer (Cliff and Dudley, 1991).

Le requin bouledogue est notamment connue pour être capable de remonter les eaux douces et de s'acclimater aux changements de salinité (Compagno et al., 1989 ; Gausmann, 2021). L'espèce utilise les eaux douces (rivières, fleuves, embouchures) notamment pour la reproduction, la mise bas et comme zones de nurserie (Werry et al., 2011). Lors de sa croissance, il semble que le requin bouledogue effectue des changements ontogénétiques d'habitats (Werry et al., 2011). Le fait que les juvéniles utilisent les rivières, fleuves, embouchures comme zones de nurseries et changent progressivement d'habitat et de proies en se déplaçant vers l'océan ouvert a été montré en Australie (Werry et al., 2011), en Floride (Heupel and Simpfendorfer, 2011). Les femelles gravides peuvent également utiliser ces nurseries, plus côtières ou à l'intérieur des terres, pour mettre bas (Werry et al., 2011). Malgré l'existence d'une variabilité inter-individuelle, il semblerait que l'espèce change de

comportement au crépuscule pour entrer dans une phase de chasse active (Soria et al., 2015). Le requin bouledogue est également capable de migration trans-océanique. Par exemple aux îles Fidji, il a été démontré que les requins bouledogue sont capables d'aller en milieu océanique et d'effectuer des plongées à plus de 100 m de profondeur (Bruunschweiler and Van Buskirk, 2007). Des migrations ont aussi été observées le long des continents en Afrique du Sud-Est (Daly et al., 2014) et en Australie (Espinoza et al., 2016).

A La Réunion, les connaissances sont faibles sur cette espèce. A La Réunion, la configuration des rivières et embouchures limite fortement les capacités pour les individus de grande taille de pénétrer en eaux douces. Cependant, il semble que certaines exceptions existent, particulièrement lorsque les conditions de houle et de crue permettent un passage et une communication plus importante entre l'océan et les rivières (Fig. 7). Bien que ce soit un événement très rare, ou en tout cas, jamais prouvé auparavant, en Juillet 2020, deux requins bouledogue juvéniles ont été observés et capturés dans une rivière à Sainte-Suzanne (Est de l'île), près de son embouchure (<https://la1ere.francetvinfo.fr/reunion/sainte-suzanne/sainte-suzanne-deux-requins-bouledogues-juveniles-ont-ete-preleves-852246.html>). En l'absence de grandes rivières où les femelles peuvent venir mettre bas et les où les juvéniles peuvent se réfugier, à part de manière exceptionnelle, il est possible que les requins bouledogue fréquentent les embouchures de rivières et les habitats moins salés, majoritairement proches de la côte. Bien que côtier, le requin bouledogue peut changer d'habitat selon un rythme jour/nuit avec une utilisation nocturne du littoral et diurne plus au large (Soria et al., 2015) et des migrations ont déjà été observées lors de suivis satellites, confirmant ainsi que le requin bouledogue est capable de quitter les eaux réunionnaises et d'y revenir au cours de sa vie adulte (Soria et al., 2015).

Le nombre de requins bouledogue présents dans les eaux réunionnaises n'est pas connu. De vagues estimations basées sur le nombre de requins observés lors du programme CHARC annoncent un ordre de grandeur de plusieurs centaines d'individus, probablement autour de 1200 (Soria et al., 2022). D'après les études génétiques, la taille efficace de la population de requin bouledogue dans le bassin Indo-Pacifique serait d'environ 3000-4000 individus en se basant sur les marqueurs microsatellites et approximativement 2000 individus en se basant sur les marqueurs

mitochondriaux (Pirog et al., 2019). Pour rappel, la population efficace représente les individus qui ont participé à la diversité génétique observée au moment de l'étude, et par approximation, cela donne une estimation du nombre d'individus reproducteurs. L'estimation génétique pour le bassin Indo-Pacifique et les études acoustiques autour de La Réunion, donnent un ordre de grandeur de la population de requin bouledogue de La Réunion, mais n'est pas assez précise, et comporte des biais, pour avoir une taille de population utilisable pour prédire sa dynamique. Localement, la pêche commerciale est interdite depuis 1999 (Quod et al., 2000), et la principale source de mortalité est le programme local de pêche de prévention, débuté en 2012.

I. C- 2. Le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*)

Le requin tigre, *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur, 1822) est un grand requin de la famille des *Carcharhinidae* et unique représentant du genre *Galeocerdo* (Fig. 12). Globalement, les populations mondiales de requin tigre sont en déclin (Brown and Roff, 2019), et l'espèce est classée "quasi-menacée" (Near Threatened) par l'UICN (Ferreira & Simpfendorfer, 2018).



Figure 12 : Photographie d'un requin tigre aux Bahamas. © Albert Kok

Présente dans toutes les eaux tropicales et subtropicales du monde, l'espèce montre une grande variabilité dans son utilisation de l'habitat et ses mouvements, car étant semi-côtière et semi-pélagique, elle est capable d'effectuer de grandes migrations océaniques (Werry et al., 2014 ; Lea et al., 2015). Il semble que la température soit un facteur important déterminant sa répartition. En effet, le requin tigre est plus présent et actif dans les eaux dont la température dépasse 22°C (Payne et al., 2018). Le réchauffement global des eaux pourrait ainsi mener à une évolution de ses aires de répartition ou des changements dans ses habitudes d'utilisation de l'habitat ou ses migrations, notamment saisonnières (Lea et al., 2015; Payne et al., 2018). Outre la température, il semble que les migrations et les mouvements du requin tigre peuvent être corrélées au taux de capture de poissons pélagiques, notamment dans l'Atlantique, bien que le lien de cause à effet reste encore inconnu (Hammerschlag et al., 2012). D'autres migrations partielles peuvent avoir lieu chez les populations de requin tigre et pourraient être dues à des changements ontogénétiques ou des besoins nutritionnels spécifiques, mais pour le moment aucune donnée empirique ne supporte cette hypothèse (Gallagher et al., 2017; Holland et al., 2019).

La croissance de l'espèce a déjà été étudiée dans le Golfe du Mexique (Branstetter et al., 1987), en Afrique du Sud (Wintner and Dudley, 2000), dans l'Atlantique Nord-Ouest (Kneebone et al., 2008; Natanson et al., 1999), à Hawaii (Meyer et al., 2014) et sur la côte Est et Ouest australienne (Holmes et al., 2015; Emmons et al., 2021). Globalement, ces requins peuvent atteindre plus de 4 mètres et dépassent occasionnellement les 5 mètres (Randall, 1992). Il s'agit du deuxième plus grand poisson prédateur du monde après le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*), avec le plus grand individu observé mesurant plus de 7m (Fourmanior et al., 1961). Les femelles atteignent généralement de plus grandes tailles que les mâles. Se reproduisant par viviparité aplacentaire (Pirog et al., 2020), le requin tigre atteint la maturité aux alentours de 300 cm et à un âge moyen de 10 ans (Branstetter et al., 1987 ; Wintner and Dudley, 2000 ; Kneebone et al., 2008 ; Holmes et al., 2015).

L'habitat et le comportement de reproduction sont très peu connus chez cette espèce, tout comme l'existence, ou non, de lieux de reproduction spécifiques (Holland et al., 2019). A Hawaii, où des suivis par caméras ont été effectués, il semble que les requins tigre utilisent les zones côtières peu profondes pour la reproduction, notamment en

hiver (Meyer et al., 2018), mais il n'existe pour le moment pas d'autres données de ce type ailleurs (Holland et al., 2019).

Après un temps de gestation d'environ 13 à 16 mois, la portée du requin tigre peut contenir entre 10 à 82 petits, d'une taille allant de 45 cm à 90 cm (Compagnon 1984 ; Randall 1992 ; Simpfendorfer 1992). Certaines études suggèrent un cycle de reproduction triennal et proposent un stockage du sperme de quelques mois par les femelles (Whitney and Crow, 2007 ; Pirog et al., 2020). Des différences peuvent être observées dans les paramètres démographiques entre les populations, soulignant encore une fois l'importance des études locales. À La Réunion, aucune étude n'a été faite sur la croissance ou l'âge de cette espèce. Cependant, Jaquemet et al. (2012) ont documenté une portée de 43 petits dans une femelle de 384 cm. De récentes études génétiques suggèrent que les requins tigre constituent une unique population mondiale avec une forte connectivité notamment entre les bassins océaniques Indien et pacifique ouest (Pirog et al., 2019). Le comportement pélagique de cette espèce permet d'assurer les échanges de gènes entre bassins océaniques. Cependant, selon les marqueurs génétiques étudiés ces conclusions peuvent changer. En effet, Bernard et al., (2021) montre une forte diversité génétique entre les bassins de l'ouest Atlantique et de l'indo-pacifique, en se basant sur des analyses de polymorphisme nucléotidique et non pas des marqueurs microsatellites. Ces résultats semblent être confirmés par Lesturgie et al., (2022) indiquant qu'il y a bien deux populations génétiquement séparées. Des migrations existent entre ces populations mais sont beaucoup plus marquées dans le sens indo-pacifique vers l'Atlantique que l'inverse (Lesturgie et al., 2022).

Globalement, les requins tigre sont de grands prédateurs généralistes et opportunistes exploitant une large gamme de proies : invertébrés, poissons téléostéens, élasmobranches, reptiles, oiseaux et mammifères marins, organismes terrestres transportés par les rivières et même les déchets (Dicken et al., 2017; Trystram et al., 2017). Un changement dans l'alimentation est observé lors de la croissance, avec une consommation de proies de plus en plus grosses (tortues marines, mammifères marins, grosses espèces de requins, etc.) (Heithaus & Dill, 2002; Dicken et al., 2017). Certains aspects de l'alimentation du requin tigre restent cependant encore peu connus, notamment son alimentation lorsqu'il effectue de larges migrations océaniques, où il est supposé que les oiseaux marins flottants (rafting) jouent un rôle

important dans l'alimentation (Holland et al., 2019). Outre son rôle de prédateur, le requin tigre peut aussi jouer un rôle dans l'écosystème par son "effet de risque", où sa présence peut éloigner certaines proies comme les dauphins ou les tortues et ainsi influencer le comportement et l'utilisation de l'habitat de leurs proies (Heithaus et al., 2007). L'impact réel de la prédation du requin tigre sur son écosystème n'est pas connu ou mesuré (Holland et al., 2019). Certaines estimations du ratio quotidien de 0,561 % à 3,7 % (pourcentage de sa propre masse à consommer pour maintenir le métabolisme, la croissance ou la reproduction) ont été données pour le cas particulier d'un requin de 210 kg (Hammerschlag et al., 2012; Hammerschlag et al., 2013), mais les besoins énergétiques ou le ratio quotidien n'ont jamais été directement mesurés (Holland et al., 2019).

Un aspect peu connu de l'écologie du requin tigre est l'écologie de ses juvéniles, particulièrement les nouveaux nés. En effet, il n'existe quasiment pas d'information sur le comportement et l'utilisation de l'habitat pendant les premières années de vie, notamment sur la vitesse où les juvéniles migrent depuis leurs sites de naissance, la profondeur ou le type d'habitats qu'ils utilisent, et s'il existe des changements d'habitat pendant la croissance (Holland et al., 2019). Il n'est pas non plus connu comment les premières expériences d'alimentation vont affecter les stratégies d'alimentation durant leurs vies (Holland et al., 2019). Contrairement à d'autres *Carcharhinidae*, le requin tigre n'a jamais été observé utilisant spécifiquement des zones de nurseries (Driggers et al., 2008; Holland et al., 2019; Whitney & Crow, 2007). La mise bas de cette espèce est dispersée à travers toute son aire de distribution, bien que sur certaines îles océaniques comme Hawaii et les Bahamas, certaines zones spécifiques de mise bas aient été identifiées (Papastamatiou et al., 2013; Sulikowski et al., 2016) et d'autres zones sont connues pour héberger les juvéniles comme le Nord-Ouest Atlantique (Driggers et al., 2008; Natanson et al., 1998). L'observation de juvéniles et nouveaux nés de requin tigre est un phénomène relativement rare. Par exemple, aux îles Cocos, un nouveau-né a été observé pour la première fois en 2020 (Cambra et al., 2021). Cette observation, qui suggère que les îles Cocos pourraient être un lieu de mise bas de l'espèce, doit être prise avec précaution, car il s'agit d'un événement rare qui peut être influencé par différents facteurs comme la pêche. A La Réunion, des femelles gravides ont été capturées et observées (Pirog et al., 2020; Jaquemet et al., 2012), mais les observations de petits juvéniles ou de nouveaux nés sont également rares.

En février 2020, deux nouveaux nés de requin tigre ont été capturés par un pêcheur amateur au Nord de l'île (Fig. 13). Dans l'Atlantique Nord-Ouest, environ 500 juvéniles et nouveaux nés ont été capturés sur plus de 10 ans par plus de 2500 palangres. Cependant les analyses spatiales des pêches indiquent que cette zone ne correspond pas à une zone de nurserie comme décrite par Heupel et al. (2007), mais mettent en évidence que la mise bas a lieu dans une large zone et que les nouveaux nés occupent les eaux productives où la profondeur est inférieure à 100 m (Driggers et al., 2008). De même, aux îles Cocos, à La Réunion ou d'autres lieux, les observations de femelles gravides et de nouveau-nés indiquent que les requins tigre mettent bas dans ces eaux, mais ces juvéniles n'y restent pas forcément et peuvent se disperser vers d'autres habitats. Cela ne suffit pas pour caractériser ces zones de nurseries (Heupel, 2007; Driggers et al., 2008).

Dans les premières années de vie, les juvéniles de requin tigre peuvent croître extrêmement rapidement. Par exemple, au Brésil, après recapture de juvéniles il a été calculé qu'un individu arborait un taux de croissance de plus d'un mètre par an (Afonso et al., 2012). Il est suggéré que cette croissance rapide lors de la première année de vie soit une stratégie visant à réduire la mortalité naturelle par prédation chez les juvéniles (Meyer et al., 2014 ; Simpfendorfer et al., 2008). Bien que peu de données soient disponibles, la mortalité des nouveau-nés et des juvéniles semble relativement importante, par prédation naturelle ou par la pêche (Driggers et al., 2008). Les rares estimations du taux de mortalité instantané des nouveau-nés et des juvéniles varient, respectivement, de 0,93 à 1,32 au Nord-Ouest Atlantique et de 0,67 à 0,47 dans le Golfe du Mexique, ce qui équivaut à un taux de survie annuel de 39 et 27 % et de 51 à 62 %, respectivement. Il semble cependant que les juvéniles de requin tigre ne soient pas sensibles ou vulnérables à la mortalité post libération, soit lorsqu'ils sont relâchés après avoir été pêchés (Afonso & Hazin, 2014).



Figure 13 : Photographie de deux requins tigre juvéniles capturés et relâchés par un pêcheur amateur en février 2021, au nord de l'île de La Réunion. La petite taille (<1m), la forme longiligne et les tâches sont caractéristiques des nouveaux nés de l'espèce. Photographies issues d'un groupe public de pêche sur les réseaux sociaux (Pêcheur 974 (officiel), Facebook).

Bien qu'étant une espèce relativement bien étudiée, plusieurs aspects de l'écologie du requin tigre restent encore inconnus (Holland et al., 2019) à l'échelle globale ou à La Réunion. Certaines de ces connaissances sont indispensables pour organiser la gestion ou la conservation de l'espèce, régionalement ou globalement.

I. D. Questions et objectifs de recherche

Afin de combler les lacunes actuelles dans les connaissances de l'écologie du requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et du requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) à l'échelle globale et dans le contexte local de l'île de La Réunion, cette étude se propose d'étudier les traits d'histoire de vie (âge, croissance, taille à la naissance, longévité, etc...) et l'évolution de l'écologie trophique et de l'utilisation de l'habitat au cours de la vie de ces deux espèces. Outre l'apport de connaissances sur leur écologie, cette étude vise à apporter des éléments scientifiques pour aider à la gestion de la crise requin à La Réunion et à la réduction des interactions Homme-requin. Cette thèse se place dans une démarche « mieux comprendre pour mieux gérer ». Cela pourra également aider à mieux comprendre certains aspects de dynamique des populations, de l'effet des pêches locales, ou des flux migratoires (Tab. 1, Fig. 14).

Tableau 1 : Résumé de l'état des connaissances sur les différents aspects de l'écologie des requins tigre dans le monde et à La Réunion, sans et avec cette étude. Les couleurs correspondent aux niveaux de connaissance, soit le rouge : pas ou très peu connue, l'orange : quelques connaissances disponibles mais insuffisantes, et le vert : bon état de connaissance. Si l'état des connaissances est déjà bon pour le contexte global (dans le monde) et local (à La Réunion), cet aspect n'est pas étudié dans cette étude.

Requin bouledogue			Informations / Etat des connaissances	Requin tigre		
Dans le monde	A La Réunion	Cette étude		Dans le monde	A La Réunion	Cette étude
			Taille de population			
			Croissance			
			Âge			
			Longévité			
			Reproduction / nombre naissance			
			Survie naturelle			
			Utilisation de nurseries / comportement juvénile			
			Mortalité artificielle (pêche)			
			Flux migratoire			
			Changement ontogénétique			
			Ecologie alimentaire			

Que ce soit dans un contexte de conservation ou de gestion de prélèvements ciblés, il est nécessaire de connaître la dynamique de la population, soit comment le nombre d'individus évolue dans le temps, notamment pour connaître l'efficacité des actions. Différents paramètres sont nécessaires pour modéliser la dynamique de la population. Le premier étant la taille de la population, qui est une base sur laquelle vont s'ajouter l'effet d'autres paramètres tels que la survie naturelle, le taux de croissance de la population, la structuration en classe de taille ou d'âge, la fécondité et la reproduction, la mortalité naturelle ou artificielle (pêche), ou encore les effets environnementaux (Levin, 1976). Il est également fondamental de connaître les habitats utilisés par le requin bouledogue et le requin tigre à La Réunion, et de savoir si l'utilisation des habitats changent en fonction des stades de vie, des sexes ou des individus. Les interactions que ces espèces ont avec leur écosystème (prédation, compétition, effet risque etc...) sont également des facteurs qu'il est important de connaître pour déterminer l'effet d'une évolution de la taille des populations sur l'environnement. L'importance des flux migratoires (arrivées et départs d'individus dans les populations locales) est également à étudier. Avant cette étude, la taille de la population de requin des deux espèces, la croissance, la structure d'âge, la longévité, l'utilisation de zone de nurseries, la survie naturelle, les changements ontogéniques (habitats et alimentation) ne sont pas connus à La Réunion (Fig. 14).

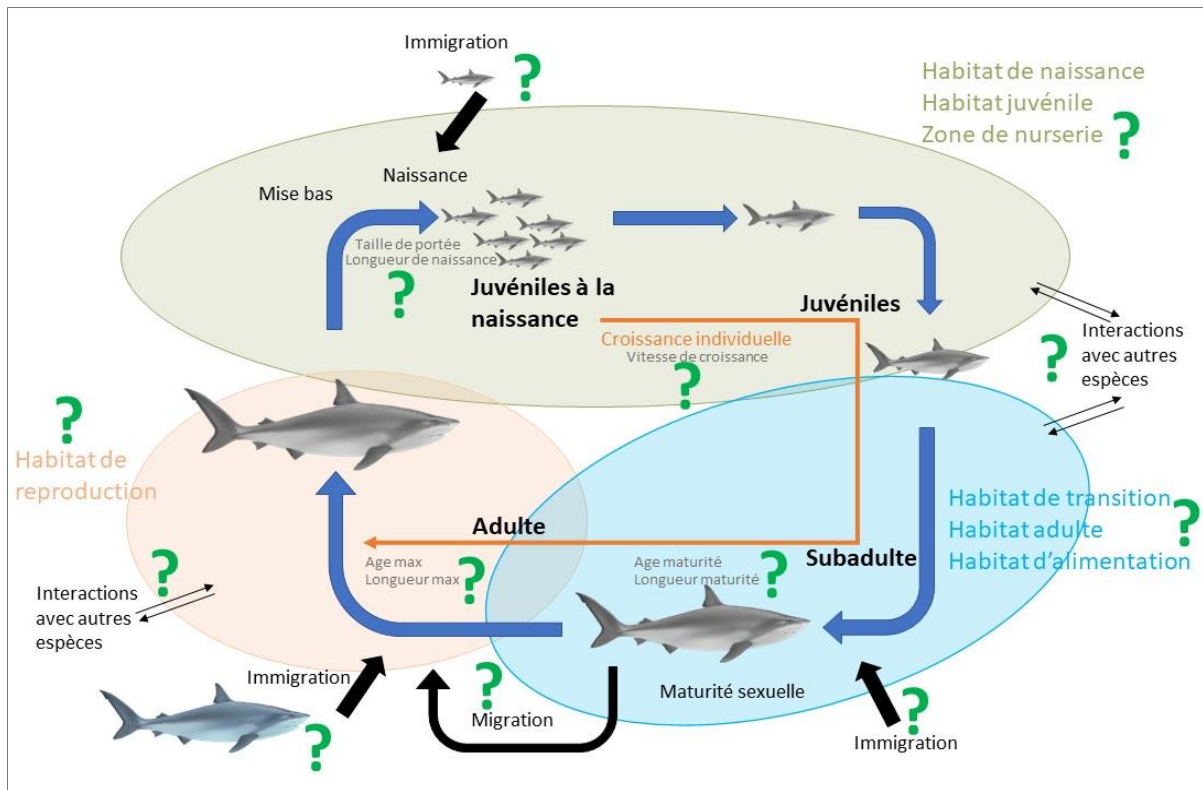


Figure 14 : Synthèse des objectifs de cette thèse pour approfondir les connaissances relatives aux populations locales de requin bouledogue et de requin tigre à La Réunion. Cette étude se propose d'apporter des connaissances nouvelles sur la croissance individuelle, l'âge, la taille à maturité et la taille maximale, la taille à la naissance, les différents habitats utilisés au cours de la vie, les zones de nurserie, les migrations, immigrations d'individus et les interactions interspécifiques. Les questions auxquelles cette étude se propose de répondre sont représentées par les « ? » verts.

Cette thèse se propose donc d'étudier la croissance et l'évolution de l'écologie trophique et de l'habitat au cours de la vie chez le requin bouledogue (*C. leucas*) et le requin tigre (*G. cuvier*) à travers l'analyse de leurs vertèbres.

Le chapitre II) présentera les principales méthodes existantes pour étudier ces différents aspects de l'écologie chez les requins et l'approche retenue pour cette étude.

Le chapitre III) présentera l'étude de la croissance, de l'évolution de l'écologie trophique et de l'utilisation de l'habitat du requin bouledogue et le chapitre IV) étudiera les mêmes aspects pour le requin tigre.

Enfin, le dernier chapitre (IV) proposera une comparaison des différents aspects de l'écologie entre ces deux espèces et des implications en termes de gestion du risque requin à La Réunion.

CHAPITRE II .

APPROCHE RETENUE ET PRÉPARATION DES ÉCHANTILLONS

De nombreuses approches existent pour étudier les différents aspects de l'écologie des requins. Cette partie se propose de les présenter en se focalisant particulièrement sur les méthodes retenues en justifiant le choix de ces dernières.

II. A. Méthode d'étude de la croissance et des traits d'histoire de vie des requins

Les requins sont de grands organismes qui se déplacent sur de grandes distances et occupent différents types d'habitats. De plus, tous les comportements des requins n'ont pas forcément lieu dans les mêmes habitats ou aux mêmes périodes (e.g. cycle journalier ou saisonnier). L'observation des requins peut être plus ou moins difficile dans leurs milieux naturels. Il existe de nombreux moyens d'étudier les différents aspects de l'écologie des requins et ce, de manière directe ou indirecte (Hammerschlag & Sulikowsky, 2011).

L'observation directe sur le terrain nécessite un important investissement humain. Pour les requins, les modes d'observation directe peuvent être subaquatiques (immersion en plongée, ou apnée), sur l'eau (via des bateaux ou autres modes de transports aquatiques), aériens (via des ULM, drones ou depuis des points en hauteurs) ou encore par la pêche, létale ou pas. Ces méthodes peuvent donner quelques informations sur la présence, la taille et le comportement de quelques espèces à des moments précis, mais restent de portée relativement limitée. Des méthodes

d'observations indirectes existent également, comme par exemple l'utilisation de caméras immergées, appâtées ou non (Harvey et al., 2013), et plus récemment l'utilisation de l'ADN environnemental pour reconstituer la communauté d'espèces présentes dans une zone à un moment donné (Mariani et al., 2021).

Pour avoir des informations plus précises sur l'écologie ou la biologie de certaines espèces de requins, il est cependant souvent nécessaire d'avoir l'animal à disposition pour réaliser des analyses parfois létales. Dans un contexte de conservation globale de la biodiversité, le fait de pêcher et de prélever certains individus pour mieux les comprendre et les protéger par la suite constitue un paradoxe qui fait parfois l'objet de débat dans la communauté scientifique ou au sein des opinions publiques (Hammerschlag and Sulikowsky, 2011). Certaines alternatives non létales sont ainsi parfois proposées pour pouvoir étudier les aspects de l'écologie et de la biologie des requins (Hammerschlag and Sulikowsky, 2011), mais cela n'est pas encore toujours le cas. Des méthodes d'analyses indirectes existent également, comme l'endoscopie intra utérine pour visualiser l'évolution d'une gestation (Carrier et al., 2003), l'analyse de sang et d'hormones (Heupel et al., 1999; Sulikowski et al., 2007), ou l'échographie via l'imagerie ultrasons (Daly et al., 2007).

Cependant, les informations sur l'état de maturité, les périodes de gestation et la fécondité, importantes pour générer des modèles de population afin d'estimer les niveaux durables d'exploitation, sont généralement issues de la dissection d'animaux capturés et l'analyse de leurs organes reproducteurs. De même l'âge, la croissance, l'histoire de vie, l'écologie trophique ou l'utilisation de l'habitat des requins peuvent être étudiés à travers différentes méthodes, mais celles-ci impliquent souvent la dissection d'individus (voir ci-dessous).

II. A- 1. Estimation de l'âge et de la croissance

L'âge des individus et la croissance individuelle d'une population sont des informations très utiles pour comprendre l'état de santé et la dynamique d'une population animale et sont indispensables pour prédire l'effet de pressions comme la pêche sur une population ou un stock (Cailliet and Goldman, 2004). Pour estimer l'âge et la croissance, un suivi de la fréquence de taille est possible lorsque la naissance est synchronisée dans le temps et que la croissance est relativement homogène (Zhu et al., 2013). Toutes les espèces ne possèdent pas ces caractéristiques et il faut pouvoir

observer les individus régulièrement, ce qui n'est pas toujours possible. Le suivi de la taille en bassin contrôlé ou aquarium est également un moyen de connaître l'âge des individus ou de mesurer la croissance d'une espèce. Encore une fois cette stratégie est difficile à mettre en place chez les requins, car elle nécessite d'avoir plusieurs représentants des espèces étudiées en captivité. Le suivi par Capture Marquage Recapture (CMR) a permis d'obtenir des informations d'âge et de croissance sur certaines espèces de requins (Natanson et al., 1999 ; Meyer et al., 2015), mais nécessite de capturer plusieurs fois un même individu, ce qui peut être difficile. De ce fait, l'obtention d'informations sur l'âge, la croissance et les paramètres démographiques associés sur les raies et les requins se fait majoritairement par « sclérochronologie », c'est-à-dire l'étude des pièces calcifiées comme les vertèbres ou des épines dorsales (Cailliet and Goldman, 2004, Panfili et al., 2002).

II. A- 1. a) La sclérochronologie

Le terme « sclérochronologie » provient des mots grecs Sklêros « dur », Khronos « temps » et Logos « étude ». Cette science vise à reconstruire l'histoire d'organismes vivants à partir de leurs pièces calcifiées (Panfili et al., 2002 ; Trofimova et al., 2020). Elle s'intéresse à l'estimation de l'âge et à l'identification d'évènements marquants tels que la naissance, la migration, la reproduction. Elle est comparable à la dendrochronologie, qui s'intéresse aux cernes des arbres pour identifier leur âge et l'environnement pendant leurs croissances. En effet les deux méthodes se basent sur l'étude de différents signaux fournissant des références temporelles, qu'ils soient structurels ou chimiques (Fritts et al., 1971 ; Panfili et al., 2002 ; Trofimova et al., 2020). Les pièces calcifiées possèdent des patrons de structures périodiques, liés à des variations du taux de croissance des individus induites par des facteurs environnementaux (biotiques ou abiotiques) et endogènes (évènements ontogéniques). Elles croissent généralement pendant toute la vie de l'organisme et se comportent comme des enregistreurs permanents dont la définition varie d'une pièce à l'autre en fonction de son processus spécifique de bio-minéralisation. L'analyse des pièces calcifiées permet d'estimer l'âge et la croissance des organismes de façon plus informative et précise que les méthodes de statistique de population traditionnelles (Natanson et al., 2018 ; Panfili et al., 2002), faisant de la sclérochronologie une discipline extrêmement utilisée. En effet, ces pièces constituent des archives plus ou

moins précises qui doivent être correctement décodées afin d'extraire une information utile et appropriée (Panfili et al., 2002). Contrairement aux idées reçues, le changement de saison sous les tropiques, même à petite échelle, conduit à des dépôts saisonniers sur les pièces calcifiées, les rendant appropriées pour estimer l'âge des espèces tropicales (Green et al., 2009).

Il existe trois subdivisions de la sclérochronologie chez les poissons (Fig. 15) : qui sont la scalimétrie (étude des écailles), l'otolithométrie (analyses des otolithes) et la squelettochronologie (étude des pièces dures du squelette).

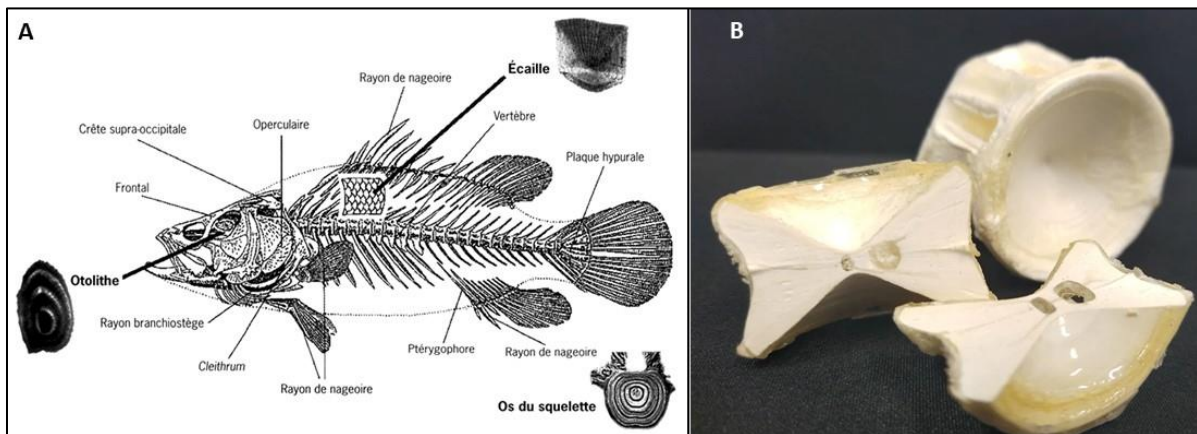


Figure 15 : A : Différentes pièces calcifiées pouvant être utilisées dans les études de sclérochronologie et trois principales structures (otolithe, écaille et squelette), d'après Panfili et al., 2002. B: Photographie d'une vertèbre de requin entière et d'une vertèbre coupée, © Florian Hoarau.

Les requins et les raies sont dépourvus de squelette osseux, d'écailles (leur peau est recouverte de fins denticules) et d'otolithes (ces derniers étant réduits à de fins granules). Cependant, même si les requins n'ont pas de « vrais os » mais un squelette cartilagineux calcifié, la squelettochronologie est la seule technique de sclérochronologie possible chez eux. La technique a dû être adaptée pour ces espèces.

II. A- 1. b) Le cas des chondrichthyens : Utilisation de la vertèbre

Chez les requins, la sclérochronologie se fait généralement à partir des vertèbres dont la structure cartilagineuse et calcifiée, composée d'hydroxyapatite est assez bien connue (Cailliet & Goldman, 2004 ; Ridewood, 1921). Il existe également, chez certaines espèces de Squaliformes et d'Hétérodontiformes, des épines de nageoires dorsales, qui peuvent être utilisées en sclérochronologie. Chez de nombreux

Chondrichthyens, les vertèbres présentent des anneaux concentriques de cartilage calcifié séparés par des anneaux de cartilage peu ou pas calcifiés ce qui donne à la vertèbre différentes propriétés de transparence à la lumière (Cailliet & Glodman, 2004 ; Ridewood, 1921). Haskell (1949) fut le premier à formuler clairement l'hypothèse d'une relation étroite entre ces anneaux vertébraux et une croissance annuelle, et a proposé d'utiliser des coupes de vertèbres pour estimer l'âge des Chondrichthyens. Toutes les vertèbres ont le même nombre d'anneaux chez un individu, mais les vertèbres au niveau de l'aile dorsal sont généralement choisies car elles sont plus grosses, ce qui permet de mieux discerner les marques de croissance (Cruz-Martinez, 2004). Chez les Chondrichthyens, les travaux de sclérochronologie sont beaucoup plus récents que chez les Ostéichthyens. La première utilisation pratique pour l'estimation de l'âge individuel chez les requins a été publiée par Parker and Stott (1965). Depuis, les applications de sclérochronologie chez les Chondrichthyens n'ont cessé de croître (Panfili et al., 2002 ; Cailliet and Goldman, 2004, Natanson et al., 2018). La vertèbre peut être analysée entière ou alors après avoir été tranchée en son centre (Cailliet and Goldman, 2004) (Fig. 15, Fig. 16).

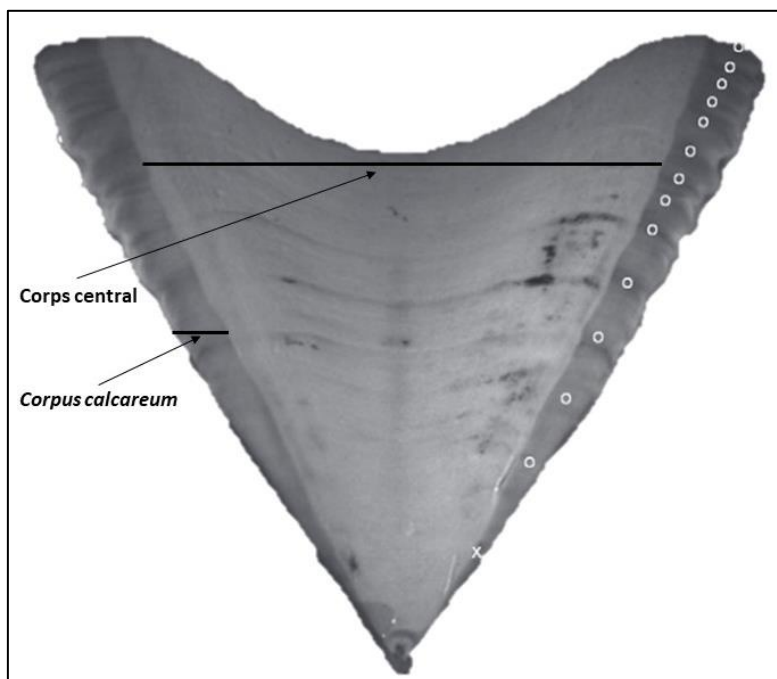


Figure 16 : Coupe d'une vertèbre de requin tigre de 285 cm (Longueur totale) avec 13 paires de bandes de croissance visible (*), montrant les deux structures composant la vertèbre, avec le corps central et le corpus calcareum sur les bords. La croix (x) correspond à la marque de naissance.

Lors de la lecture de la pièce calcifiée, certains critères d'interprétation incontournables doivent être définis : par exemple localiser la marque de naissance, la première marque de croissance, les zones de transition ou encore la nature du bord de la pièce (Cailliet and Goldman, 2004 ; Panfili et al, 2002). La marque de naissance (Fig. 16) est déterminée par un changement d'angle du corpus calcareum (Casey et al., 1985 ; Kneebone et al., 2008) correspondant à la différence entre la croissance intra-utérine très rapide et la croissance plus lente après la naissance (Walter and Ebert, 1991). Dans certains cas, certaines préparations peuvent être effectuées sur la vertèbre pour tenter d'améliorer la lisibilité des cercles de croissance (Cailliet and Goldman, 2004).

La lecture de pièces calcifiées pour l'estimation de l'âge est généralement effectuée plusieurs fois pour chaque pièce et par plusieurs lecteurs (Cailliet and Goldman, 2004, Natanson et al., 2019). La précision des estimations d'âge entre les lectures et entre lecteurs est un facteur important, car des erreurs dans l'estimation de l'âge peuvent entraîner de mauvaises estimations de paramètres de croissance et ainsi affecter la gestion ou l'exploitation d'un stock (Harry et al., 2018). Les méthodes les plus utilisées pour évaluer la précision parmi les déterminations d'âge sont le pourcentage d'erreurs moyen (APE, Beamish and Fournier 1981) et le coefficient de variation (CV, Chang 1982). Ces méthodes ne sont pas parfaites et peuvent ne pas mettre en évidence certaines différences, notamment si la précision n'est pas homogène pour toutes les classes d'âge (Evans and Hoening, 1998 ; Cailliet and Goldman, 2004). Ainsi, d'autres méthodes complémentaires peuvent être utilisées pour identifier les autres biais ou différence entre lectures ou entre lecteurs (Cailliet and Goldman, 2004). Campana et al., (1995) suggèrent un graphique des biais d'âge représentant la lecture d'un lecteur par rapport à un autre pour estimer si l'un ou l'autre sur ou sous-estime les âges pour chaque classe d'âge. De la même manière, Evans and Hoening (1998) partent du principe que la comparaison n'est intéressante que s'il n'y a pas d'évidence de différences systématiques entre les lectures et proposent ainsi un test de symétrie du Chi-2 pour mettre en évidence ce biais éventuel.

Bien que l'estimation de l'âge par l'analyse des pièces calcifiées comme les vertèbres ou les otolithes soit communément utilisée depuis longtemps par la communauté scientifique, la méthode doit être validée et vérifiée pour chaque espèce et chaque population (Cailliet and Goldman, 2004). En effet, bien qu'il soit connu et accepté que les variations environnementales influencent la structure des pièces calcifiées, la physiologie (souvent inconnue) de certaines espèces, dans certaines conditions, pourrait influencer la structure de la pièce calcifiée de manière différente (Natanson et al., 2019). Le processus d'évaluation des zones de dépôt de croissance peut être catégorisé par les termes *vérification* et *validation* (Cailliet, 1990; Cailliet and Goldman, 2004). La validation peut être effectuée par le marquage chimique de la pièce calcifiée, le marquage-recapture des poissons, ou la datation au carbone de la pièce calcifiée. La vérification peut être effectuée par l'analyse du bord de la vertèbre ou l'analyse de l'incrément marginal relatif (Cailliet and Goldman, 2004).

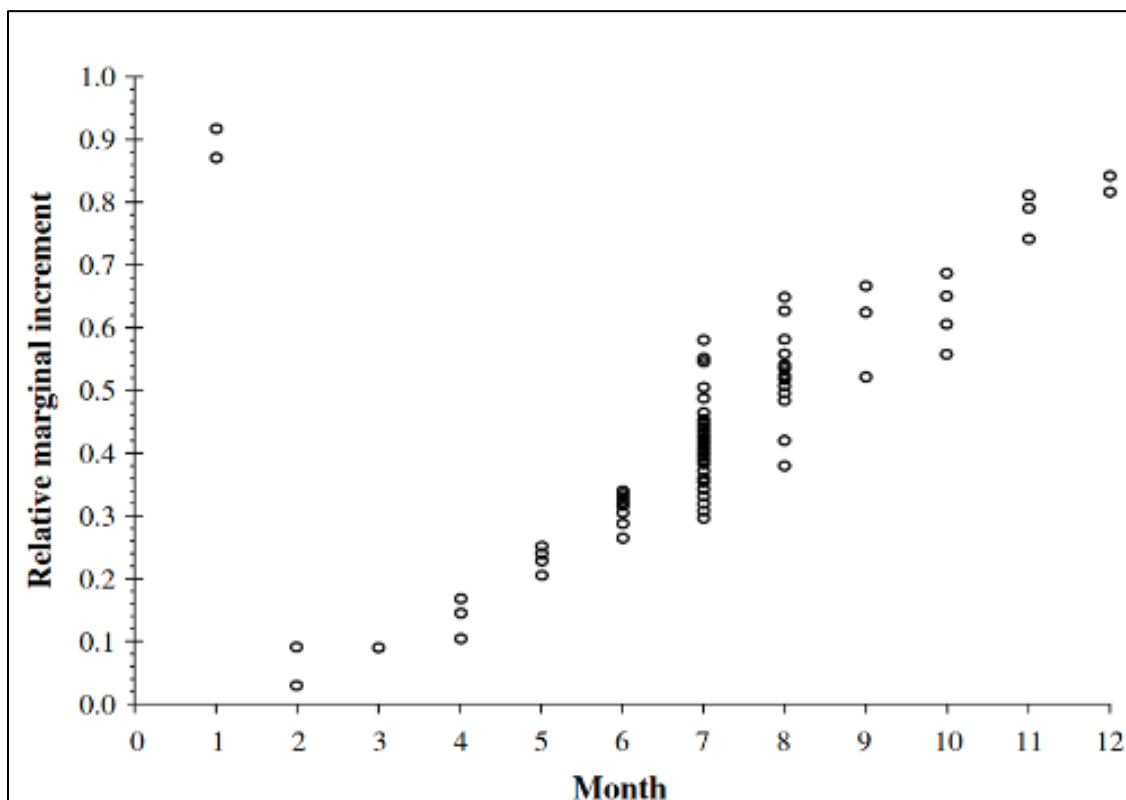


Figure 17 : Résultats de l'analyse de l'incrément marginal relatif RMI issue de Goldman (2002) montrant que la formation des nouvelles paires de bandes chez le requin saumon à lieu entre janvier et mars.

En effet, l'étude de la vertèbre permet de vérifier la cyclicité du dépôt des paires de bandes, notamment à travers l'analyse de l'incrément marginal relatif (RMI, parfois référé à MIR) (Cailliet and Goldman, 2004 ; Natanson et al., 2019). La zone marginale,

soit la dernière partie de croissance de la vertèbre, après la dernière bande complètement formée, est mesurée et sa valeur est divisée par la largeur de la dernière paire de bandes complètement formée (Branstetter and Musick, 1994 ; Cailliet and Goldman, 2004, Natanson et al., 2019). La valeur de RMI résultante (allant de 0 à 1, pour une bande nouvellement formée à complètement formée, respectivement) est mise en relation avec les mois de capture pour déterminer la périodicité de formation de la paire de bande (Fig. 17). L'examen du bord de la vertèbre (opaque ou pas) est aussi une méthode utilisée pour vérifier la cyclicité du dépôt de la bande (Panfili et al., 2002).

II . A- 1. c) Modélisation de la croissance individuelle

Après obtention et validation des estimations de l'âge, ces données peuvent être couplées aux données de taille des animaux pour obtenir des informations sur la croissance individuelle, soit la vitesse à laquelle un animal croît en moyenne, pour une population donnée. La croissance des organismes est étudiée depuis longtemps et différents modèles et variations de modèles existent pour estimer la croissance et décrire si cette dernière est homogène ou comment elle diffère en fonction des stades de vie. Chez les Élasmobranches, et les poissons en général, les modèles de von Bertalanffy et de Gompertz (Tab. 2) sont les plus utilisés (Ricker, 1979 ; von Bertalanffy, 1938 ; Gompertz, 1825, Panfili et al., 2002, Cailliet and Goldman, 2004). Le modèle de von Bertalanffy a souvent été utilisé pour décrire la croissance chez les poissons et le Gompertz pour les stades larvaires, les premiers stades de vie ou la croissance de nombreux invertébrés (Ricker, 1979). La croissance peut aussi être évaluée en étudiant l'évolution de la masse de l'animal en fonction de l'âge, et dans ce cas, le modèle de Gompertz est généralement plus utilisé (Tab 2). D'autres modèles existent également pour décrire la croissance comme le modèle logistique, le modèle linéaire, ou le modèle de Schnute (Tab. 2).

Tableau 2 : Equations des principaux modèles utilisés pour évaluer la croissance des requins. L_t : la longueur au temps t , L_{inf} : la longueur théorique maximal, L_0 : la longueur à la naissance, k et g : coefficients relatifs à la vitesse de croissance, t_0 : âge théorique équivalent à une longueur de 0. Pour le modèle de Schnute, L_1 et L_2 correspondent aux longueurs pour des âges définis comme t_1 et t_2 , respectivement. a : une constante (temps -1) décrivant le taux relatif constant du taux de croissance relatif et b : une constante sans dimension décrivant le taux relatif incrémentiel du taux de croissance relatif où a et b ne peuvent valoir zéro en même temps. Le modèle de schnute prend la forme d'autres modèles selon les valeurs attribuées aux coefficients a et b . L_t , L_{inf} , et L_0 sont directement comparables entre modèles.

Modèle	Équations
von Bertalanffy	$L_t = L_{inf} - (L_{inf} - L_0) \cdot e^{-kt}$ ou $L_t = L_{inf}(1 - e^{-(k-t_0)})$
Gompertz	$L_t = L_0 \cdot e^{(\log(L_{inf}/L_0)(1-e^{-gt}))}$
Logistique	$L_t = (L_{inf} - L_0(e^{gt})) / (L_{inf} + L_0(e^{gt-1}))$
Schnute	$L_t = \left[L_1^b + (L_2^b - L_1^b) \frac{1 - e^{-a(t-t_1)}}{1 - e^{-a(t_2-t_1)}} \right]^{\frac{1}{b}}$

Ces modèles de croissance peuvent facilement être modélisés par différents logiciels ou packages informatiques (Ogle, 2015; Smart, 2019). Souvent modélisées d'après des approches fréquentistes, depuis quelques années, des approches bayésiennes de la modélisation existent et sont conseillées (Emmons et al. 2021 ; Harry et al., 2022 ; Smart and Grammer 2021). L'approche bayésienne, utilisant le calcul par chaîne de Monte Carlo (MCMC), apporterait plus de précision dans l'estimation de la croissance, notamment dans certains cas, où l'échantillonnage ne représenterait pas de manière équivalente l'ensemble des classes et taille et d'âge (Smart and Grammer, 2021). Ces méthodes étaient difficilement applicables aux différents logiciels statistiques mais ont récemment été rendues accessibles sous R rendant possible leur utilisation par le plus grand nombre (Smart and Grammer, 2021).

La modélisation de la croissance avec ces différents modèles permet d'obtenir des informations sur différents paramètres relatifs à la biologie des espèces comme par exemple la taille à la naissance, la manière et la vitesse à laquelle ils grandissent, la taille maximale théorique qu'ils peuvent atteindre et la longévité, définie comme l'âge correspondant à 95% de la taille maximale théorique (Taylor, 1975).

II. A- 2. Etude des changements ontogéniques de l'alimentation et de l'utilisation de l'habitat

Au cours de la croissance, les besoins physiologiques et métaboliques peuvent changer entraînant des modifications du comportement alimentaire ou de l'utilisation de l'habitat (Grubbs, 2010). Pour comprendre ces changements il faut obtenir des informations sur les différents aspects de l'écologie pour l'ensemble des classes d'âge et de taille.

L'étude de l'écologie trophique permet de mieux comprendre les interactions écologiques et la structuration des communautés, et les impacts de perturbations comme la pêche. L'observation directe de l'alimentation des requins étant plutôt rare, les données sont généralement obtenues par analyse de contenus stomacaux, soit après prélèvement sur l'animal, soit par des techniques de lavage gastrique (Barnett et al., 2010). L'analyse des proies consommées est limitée par différents biais, notamment par la digestion qui rend impossible la reconstitution complète de l'alimentation (problème d'identification et biais entre l'alimentation assimilée ou non). Des méthodes indirectes comme l'étude des signatures en isotopes stables, l'analyse lipidique ou le métabarcoding sont alors utilisées (Barnett et al., 2010 ; Peterson and Fry, 1987 ; Pethybridge et al., 2011).

II . A- 2. a) Les isotopes stables

Les isotopes d'un élément chimique sont des atomes qui possèdent le même nombre d'électrons et de protons, mais un nombre différent de neutrons (Fig. 18). Ils restent donc électriquement neutres mais possèdent une masse différente (Farquhar et al., 1989). Les isotopes d'un même élément ont des propriétés chimiques identiques mais des propriétés physiques différentes, notamment de par leurs masses qui diffèrent. Un isotope stable est un isotope qui n'a pas de radioactivité décelable en l'absence d'apport d'énergie. Les isotopes stables des éléments sont naturellement présents dans l'environnement, mais dans des proportions inférieures à leurs éléments de référence (Fry, 2006). La différence de masse induit une légère différence de réactivité dans les réactions chimiques. En effet, les isotopes légers réagissent plus vite que les

lourds (Fry, 2006) et la concentration relative en isotope léger dans les produits d'une réaction chimique est plus importante que dans les réactifs. Ce processus est appelé fractionnement isotopique. Le fractionnement isotopique du carbone lors de la photosynthèse est un bon exemple car les plantes terrestres en C3 montrent un ratio isotopique de $-27,8\text{‰}$ alors que le ratio du CO_2 de l'air est de $-7,4\text{‰}$ (Troughton et al., 1974 ; Peterson and Fry, 1987). Dans cet exemple, le fractionnement est de $20,4\text{‰}$. Le fractionnement permet d'observer une répartition hétérogène des concentrations relatives de chaque forme isotopique dans le temps et dans l'espace. Les principaux éléments d'intérêt pour les études biologiques sont les constituants principaux de la matière organique tels que l'hydrogène (^1H , ^2H), le carbone (^{12}C , ^{13}C), l'azote (^{14}N , ^{15}N), l'oxygène (^{16}O , ^{17}O , ^{18}O) et le soufre (^{32}S , ^{34}S).

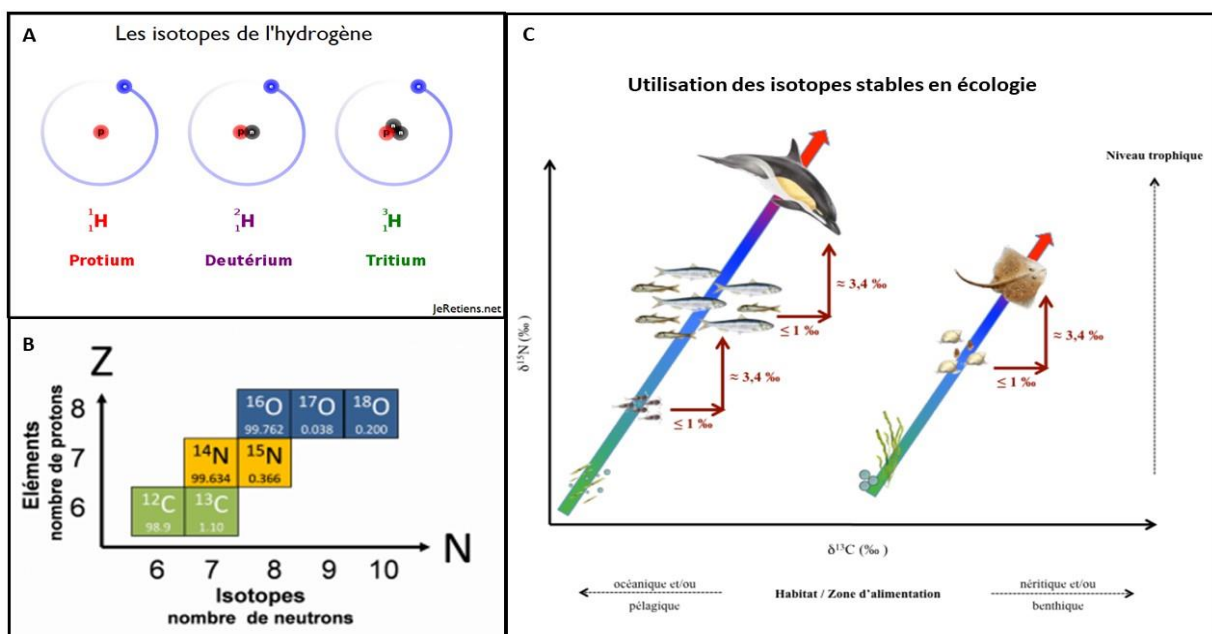


Figure 18 : Utilisation des isotopes en écologie. A : Schéma des différentes formes isotopiques d'un atome d'hydrogène. B : Les principaux isotopes utilisés en écologie, soit le Carbone, l'Azote et l'Oxygène en fonction de leurs nombres de protons et de neutrons. C : Exemple d'utilisation du rapport isotopique de l'azote en fonction de celui du carbone de différentes espèces, donnant des informations sur le niveau trophique, la zone d'alimentation et les interactions entre les espèces. D'après Chauvelon (2011).

La mesure des ratios isotopiques des échantillons se fait par spectrométrie de masse et analyse élémentaire. Par exemple pour le carbone et l'azote, l'analyseur élémentaire transforme les échantillons solides en gaz (CO_2 et N_2) par une combustion instantanée. Ces gaz sont séparés dans une colonne chromatographique après filtration des impuretés, puis passent dans le spectromètre de masse pour l'analyse de l'abondance isotopique. Les gaz sont ionisés puis les molécules séparées en

fonction de leurs masses par un champ magnétique. Les abondances isotopiques obtenues sont alors exprimées en notation delta (δ) en pour mille (‰) :

$$\delta X = \frac{(R_{\text{échantillon}} - R_{\text{standard}})}{R_{\text{standard}}} * 1000$$

Où X représente un élément, R correspond au rapport de l'isotope lourd sur l'isotope léger, par exemple $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$, $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ ou $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$. Le calcul de l'abondance isotopique nécessite le ratio isotopique de standard de référence, dont la composition est connue (Fry, 2006). Pour le carbone, il s'agit du "Pee Dee Belemnite" ou "PDB", soit le test de *Belemnitella americana* du site fossilifère de Pee Dee en Caroline du Sud (Etats-Unis). Pour l'azote et l'oxygène, le standard est l'air atmosphérique et l'eau océanique moyenne normalisée de Vienne ou VSMOW (de l'anglais Vienna Standard Mean Ocean Water), respectivement.

Les analyses des isotopes stables ont émergé depuis plusieurs années, notamment en complément de l'analyse des contenus stomacaux et ont apporté de nouvelles connaissances sur les relations trophiques entre les requins et leurs environnements (Hussey et al., 2011). Principalement concentrées sur le carbone et l'azote (Fig. 18), elles se basent sur le fait que les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) dans les tissus des prédateurs reflètent la composition isotopique de leurs proies et les lieux de recherche de nourriture à travers le temps et l'espace (Peterson and Fry, 1987, Hussey et al., 2011). Les signatures isotopiques du carbone reflètent les variations de la ligne de base des producteurs primaires, soit l'origine de la matière organique et donc de l'habitat d'alimentation du prédateur (Fig.18), tandis que les signatures isotopiques de l'azote indiquent sa position dans la chaîne trophique, soit du niveau trophique (Peterson and Fry, 1987 ; Post, 2002). En effet, de par le fractionnement, les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ augmentent avec les transferts trophiques (Fig. 18) apportant un traceur chimique des relations et interactions alimentaires dans les réseaux trophiques (Peterson and Fry, 1987). La plupart des études utilisent les valeurs isotopiques du tissu musculaire, collecté sur de nombreux animaux, pour examiner le régime alimentaire au niveau des individus, des populations ou des

espèces (Newsome et al., 2007; Hussey et al., 2011; Dicken et al., 2017). Cependant d'autres tissus peuvent être analysés, et selon leurs taux de renouvellement protéique ("turnover isotopique"), des informations sur les variations temporelles de l'alimentation peuvent être obtenues (Matich et al., 2010; Logan and Lutcavage, 2010). L'analyse des signatures isotopiques peut aussi être effectuée le long des vertèbres de requins, par exemple pour retracer l'évolution du niveau trophique ou de l'habitat au cours de la vie (Carlisle et al., 2015 ; Estrada et al., 2006 ; Estupiñan-Montaña et al., 2019).

II . A- 2. b) L'analyse biogéochimique des vertèbres

De même que pour les informations sur les interactions trophiques, les isotopes stables, notamment du carbone et de l'oxygène, peuvent donner des informations sur l'habitat utilisé. En effet, la signature isotopique du carbone d'un prédateur peut varier selon l'origine de la source de sa manière organique (Fig.18), en renseignant sur un gradient côte-large. Le ratio isotopique de l'oxygène dans une pièce calcifiée, dépend de la température, et du ratio isotopique de l'oxygène de l'eau qui reflète lui-même la salinité (Campana, 1999 ; Kitagawa et al., 2013). Ce ratio peut ainsi être utilisé pour discriminer différentes utilisations d'habitats, comme l'origine natale de certaines espèces migratrices comme le thon (*Thunnus spp.*) (Artetxe Arrate et al., 2021 ; Kitagawa et al., 2013 ; Shiao et al., 2010), ou l'évolution de l'utilisation d'habitats de différentes salinités chez plusieurs espèces de poissons de mangrove (Dufour & Gerdeaux, 2001 ; Shirai et al., 2018). Cependant, à notre connaissance, contrairement aux ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), le ratio de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) n'a jamais été étudié dans les vertèbres de requin.

Tout comme pour l'étude de l'écologie trophique, différentes méthodes existent pour étudier l'histoire migratrice des requins (Simpfendorfer and Heupel, 2004). Certaines méthodes directes, comme l'observation de la présence, de la fréquentation et la densité des individus dans certains habitats peuvent apporter de premières informations, comme par exemple l'identification de zones de reproduction, d'alimentation et de mise bas. L'analyse des données de pêche ou la mise en place de caméras immergées appâtées (BRUVs) peuvent aussi fournir ces informations. Des méthodes indirectes comme l'analyse d'ADN environnemental permettent également d'obtenir des informations sur la présence de certaines espèces dans

certains habitats (Boussarie et al., 2018 ; Mariani et al., 2021). Des méthodes plus spécifiques existent, notamment en suivant directement des individus. Le suivi par marquage et pose de balises acoustiques ou télémétriques, ou de caméras sur les individus sont particulièrement utiles et permettent d'avoir des informations plus précises à petite et à grande échelle (Simpfendorfer and Heupel, 2004). Toutes ces méthodes comportent des limites et ne suffisent pas à comprendre l'ensemble des mouvements et des habitats utilisés par une espèce ou une population au cours de leurs vies. En effet, les observations ne donnent d'indications que sur la présence de certains individus à un moment donné, et les suivis spécifiques sont généralement coûteux et difficiles à mettre en place pour l'ensemble des individus, or des variations individuelles peuvent exister et être cachées.

L'analyse bio-géo-chimique des vertèbres de requins consiste à étudier la composition en isotopes stables ou en éléments traces dans les différentes bandes de croissance déposées tout au long de la vie. Cette méthode, relativement récente et encore exploratoire, utilise la vertèbre comme une "boîte noire" retraçant la vie de l'individu. Les analyses bio-géo-chimiques sur les pièces calcifiées pour retracer la vie des poissons, ont principalement été développées sur les otolithes (Panfili et al., 2002, Campana, 1999). En effet, la composition chimique et la minéralisation de l'otolithe composée principalement d'aragonite inerte, sont bien connues. De plus, le fait que l'otolithe ne soit pas sujet à la résorption, qu'il se bio-minéralise en formant des incréments de croissance annuels et journaliers, et qu'il incorpore les éléments chimiques de l'environnement dans sa structure en font une pièce de choix pour retracer l'histoire de vie des individus (Campana, 1999 ; Elsdon et al., 2008). Lors de la minéralisation de la pièce calcifiée, les éléments chimiques de l'environnement qui circulent dans le plasma sanguin en entrant par les intestins, les branchies, la peau, le foie ou les reins (Pentreath, 1973) peuvent être emprisonnés ou substitués au calcium (McMillan et al., 2017). Par exemple, les métaux lourds peuvent se lier au calcium et sont souvent incorporés dans les squelettes, le cartilage, les écailles, la vertèbre et la peau (Vas, 1987 ; Pentreath, 1973). Ainsi, l'analyse des éléments traces de l'otolithe est utilisée pour des applications d'identification des stocks (Pangle et al., 2010), de détermination de migration (Bae & Kim, 2020), de reconstruction de l'historique de salinité et de température des habitats (Elsdon & MayGillanders, 2002), de validation

de l'âge (Kalish, 1989), la détection de l'anadromisme (Campana, 1999, McMillan et al., 2017).

La même méthodologie que sur l'otolithe est appliquée sur les vertèbres pour les Chondrichtyens, qui ne possèdent pas d'otolithes. Cependant, la composition, et les effets des facteurs extrinsèques et intrinsèques sur la composition des éléments de la vertèbre ne sont pas complètement connus (Panfili et al., 2002 ; Pistevos et al., 2019). La vertèbre de requin est composée d'hydroxy-apatite mais les phénomènes d'homéostasie et de régulation de sa minéralisation sont encore peu connus (Dean and summer, 2006 ; Dean et al., 2015), bien qu'il soit supposé qu'il n'y en ait pas ou très peu (Mcmillan et al., 2017). Les premières analyses bio-géo-chimiques de vertèbre de Chondrichtyens ont été faites en mesurant le carbone radioactif pour valider les méthodes d'estimation d'âge (Campana, 2002). A notre connaissance, l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote a été réalisée pour la première fois sur la vertèbre d'un requin blanc (Estrada et al., 2006) et les analyses en éléments traces en 2011 (Tillett et al., 2011 ; Christiansen, 2011 ; Schroeder, 2011) et remonte à 2007 pour les raies (Hale et al., 2007). Une étude antérieure s'était déjà intéressée à la composition en métaux lourds dans les vertèbres de requin, mais à travers une autre méthode (Vas et al., 1990). Actuellement, encore peu d'études ont été effectuées sur l'analyse d'éléments traces dans la vertèbre de requin (Tab. 3), mais toutes ne s'intéressent pas aux aspects d'histoire de vie et d'utilisation d'habitats. Quelques études sur les vertèbres de raies ont également été effectuées et peuvent être utiles pour la compréhension de certains mécanismes d'absorption d'éléments dans les vertèbres de requin (Tab. 3). Cette méthode, encore exploratoire, n'est pas complètement maîtrisée, mais toutes les études tendent à conclure que cet outil est prometteur pour différents aspects de l'écologie et de la biologie des espèces. Les différentes applications de l'analyse élémentaire des vertèbres, les différentes espèces et les éléments étudiés sont présentés dans le tableau 3 (validation de l'âge ; détermination de la structure des stocks ; détermination de l'habitat d'origine de naissance ou juvénile ; détermination de traceurs environnementaux ou physiologique ; autres : tests méthodologiques ou comparaison de différents tissus).

Il n'y a pas ou très peu de relations connues et maîtrisées entre les différents éléments chimiques et les conditions environnementales des masses d'eau. Certains éléments

ou ratios sont cependant régulièrement utilisés, comme par exemple le Mg^{25} , le Mn^{55} , le Sr^{86} , le Ba^{138} , ou le ratio Sr^{86}/Ba^{138} .

- Le magnésium : le Mg^{25} est un des éléments les plus représentatifs dans les concentrations des vertèbres d'élastrmobranches (McMillan et al., 2016). Chez une espèce de requin, le Mg^{25} était inversement proportionnel aux températures environnementales (Smith et al., 2013), cependant cette relation n'est pas toujours retrouvée chez les poissons (Bath-Martin & Thorrold, 2005) et est parfois même inversée (Barnes & Gillanders, 2013).

- Le manganèse : Le Mn^{55} est corrélé positivement aux températures environnementales chez une raie et un requin (Pistevos et al., 2019 ; Smith et al., 2013), mais la relation inverse est retrouvée dans les otolithes de certaines espèces de poissons (Fowler et al., 1995).

- Le strontium : le Sr^{86} n'est pas régulé physiologiquement et serait indicateur de salinité car sa concentration est forte et constante dans l'océan mais diminue lorsque les masses d'eau sont diluées par de l'eau douce (Allen et al., 2009 ; Coiraton et al., 2020 ; Hick et al., 2010 ; McMillan et al., 2017 ; Pistevos et al., 2019 ; Raoult et al., 2016 ; Smith et al., 2016).

- Le barium : le Ba^{138} a été inversement corrélé dans les vertèbres d'une espèce de raie (Smith et al., 2013). Pour cet élément également la relation inverse a été retrouvée dans les otolithes de certains poissons (Miller, 2009).

- Le ratio Sr^{86}/Ba^{138} serait un indicateur de la salinité et dont les chutes ont été associées à des retours en eaux douces chez le requin bouledogue en Australie (Tillett et al., 2011) et le requin marteau au Mexique (Coiraton et al., 2020) où ces chutes sont associées aux pics de Pb^{208} pour retracer les rapprochements à la côte et à la pollution continentale.

Tableau 3 : Synthèse des études d'analyses des éléments traces dans les vertèbres de requin et de raie et leurs applications : A : validation de l'âge ; B : détermination de la structure des stocks ; C : détermination de l'habitat d'origine de naissance ou juvénile ; D : détermination de traceurs environnementaux ou physiologique et E : autres (tests méthodologiques ou comparaison de différents tissus, etc...

Etudes	Espèces	Eléments	Application				
			A	B	C	D	E
Vas et al., 1990	<i>Prionace glauca</i> <i>Isurus oxyrinchus</i>	Cd, Mn, Zn				x	x
Christiansen 2011 (thèse)	<i>Carcharodon carcharias</i>	Mg, P, K, Ca, Mn, Cu, Zn, Rb, Sr, Y, Sn, Cs, Ba, La, Ce, Pr, Pb, U	x			x	
Schroeder 2011 (thèse)	<i>Sphyrna lewini</i> <i>Rhizoprionodon acutus</i>	Ba, Ca, Cu, Mg, Mn, Sr, Zn			x	x	x
Tillett et al., 2011	<i>Carcharhinus leucas</i> <i>Carcharhinus amboinensis</i>	Li, Mg, Mn, Sr, Zn, Ba				x	
Sharer et al., 2012	<i>Pristis pectinata</i>	Ca, Sr, P	x				
Smith et al., 2013	<i>Urobatis halleri</i>	Li, Mg, Ca, Mn, Zn, Sr, Ba				x	x
Izzo et al., 2016	<i>Carcharhinus brachyurus</i>	Ca, Ba, Mg, Sr, Cu, Mn, Zn, In		x		x	
Lewis et al., 2016	<i>Carcharhinus limbatus</i>	Li, Mg, Ca, Ca, P, Mn, Sr, Ba, Pb		x			
Raoult et al., 2016	<i>Carcharodon carcharias</i> <i>Sphyrna zygaena</i> <i>Heterodontus portusjacksoni</i> <i>carcharhinus obscurus</i> <i>Carcharhinus brevipinna</i> <i>Squatina albiguttata</i>	Ca, Sr	x			x	

Smith et al., 2016	<i>Sphyrna lewini</i>	Li, Mg, Ca, V, Cr, Mn, Co, Rb, Sr, Cd, Ba, La, Pb		x			x	
McMillan et al., 2017	<i>Etmopterus spinax</i>	Li, Na, Mg, Mn, Co, Ni, Cu, Zn, Rb, Sr, Ba, Pb		x				
Mohammed and Mohammed, 2017	<i>Sphyrna lewini</i> <i>Carcharhinus porosus</i>	Hg, As, Cd, Pb						x
McMillan et al., 2018	<i>Galeorhinus galeus</i>	Ca, Li, Mg, Mn, Sr, Ba, Pb		x				
Mohan et al., 2018	<i>Isurus oxyrinchus</i> <i>Alopias vulpinus</i> <i>Prionace glauca</i>	Mg, Ca, Mn, Sr, Zn, Ba	x				x	
Raoult et al., 2018	<i>Carcharhinus obscurus</i> <i>Carcharhinus</i> <i>brevipinna</i> <i>Heterodontus</i> <i>portjacksoni</i> <i>Sphyrna zygaena</i> <i>Carcharhinus limbatus</i> <i>Carcharodon</i> <i>carcharias</i> <i>Squatina australis</i> <i>Squatina albipunctata</i> <i>Pristiophorus</i> <i>nudipinnis</i> <i>Pristiophorus cirratus</i>	Zn					x	x
Coiraton et al., 2019	<i>Sphyrna lewini</i>	Ca, Mn, P	x					
Pistevos et al., 2019	<i>Heterodontus</i> <i>portjacksoni</i>	Ca, Li, B, Mg, Mn, Cu, Sr, Ba, U					x	x
Coiraton et amezcua, 2020	<i>Sphyrna lewini</i>	Li, Mg, Ca, Sc, V, Cr, Mn, Fe, Co, Cu, Ge, Rb, Sr, Y, Cd, Sn, Ba, Au, Pb, Th, U				x	x	

Coiraton et al., 2020	<i>Sphyrna lewini</i>	Li, Mg, Ca, Sc, V, Cr, Mn, Fe, Co, Cu, Ge, Rb, Sr, Y, Cd, Sn, Ba, Au, Pb, Th, U				x	x	
Feitosa et al., 2020	<i>Carcharhinus porosus</i>	Ba, Ca, Mg, Mn, Sr		x	x			
Bevacqua et al., 2021	<i>Carcharodon carcharias</i>	38 éléments 13C et 15N	x				x	
Feitosa et al., 2021	<i>Hypanus guttatus</i>	Ba, Mg, Mn, Sr, Ca		x			x	
Livernois et al., 2021	<i>Carcharhinus leucas</i> <i>Sphyrna tiburo</i> <i>Carcharhinus limbatus</i> <i>Carcharhinus brevipinna</i> <i>Isurus oxyrinchus</i>	Li, Mg, Mn, Zn, Sr, Ba					x	
Reinero et al., 2022	<i>Scyliorhinus canicula</i>	Pb, As, Cd, Mn, Zn, Ni, Cu, Fe					x	x

Globalement des différences de signatures élémentaires existent entre les espèces, les régions, et le stade de développement des individus. Mais les éléments susceptibles de changer ne sont pas toujours les mêmes en fonction des études. La quasi-absence d'expérimentation en milieu contrôlé, soit l'étude de vertèbre d'individus placés en aquarium ou mésocosmes où la composition de l'eau et les variables environnementales sont connues, permet d'expliquer le manque de maîtrise de cette technique. Actuellement, seules deux études ont mené ce genre d'expériences : une sur la raie *Urobatis halleri* (Smith et al., 2013) et l'autre sur le requin du Port Jackson, *Heterodontus portusjacksoni* (Pistevos et al., 2019). Elles mettent en évidence que les éléments de la vertèbre reflètent bien la composition chimique de l'eau et que les variables comme la température ou le pH peuvent influencer sur certains éléments. Cependant, il faut prendre ces informations avec précaution car des différences

d'incorporation peuvent exister entre espèces ou en fonction de la physiologie ou de la condition physiologique de l'individu (McMillan et al., 2016 ; Pistevos et al., 2019 ; Raoult et al., 2018 ; Reinerio et al., 2022). Le temps d'intégration des signatures chimiques de l'environnement dans les vertèbres n'est pas non plus maîtrisé. Une étude expérimentale a montré que le signal était intégré aux vertèbres au bout de deux à trois semaines chez le requin bouledogue juvénile (Werry et al., 2011).

II. B. Préparation et analyse des échantillons

III. B- 1. Origine des requins étudiés

Entre Décembre 2012 et Juillet 2019, 163 individus de requin bouledogue ont été capturés le long de la côte Ouest de l'île de La Réunion dans le cadre du programme de pêche de prévention mis en place par les autorités locales. Dans ce même cadre, de décembre 2012 à Janvier 2022, 440 requins tigre ont été capturés. Les captures se font par des SMART drumline (Guyomard et al., 2019). Ces requins sont destinés à l'équarrissage. Des échantillons et informations biologiques et biométriques ont alors été récupérés et valorisés pour des études scientifiques (Fig 19). Lors des dissections, des échantillons de muscle, de peau, de sang, des tronçons de vertèbres, les mâchoires, les contenus stomacaux et parfois des échantillons de foie ont été récupérés. Pour cette étude, les échantillons de vertèbres (entre la tête et l'aileron dorsal, car elles sont plus grosses qu'ailleurs), et les informations biométriques ont été retenues.



Figure 19 : Photographie d'un requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) femelle, disséqué le 13 novembre 2018. Lors de cette dissection, les différents échantillons sont récupérés et les différentes mesures sont effectuées. (c) Florian Hoarau

II. B- 2. Extraction et préparation des vertèbres

II. B- 2. a) Nettoyage de la vertèbre

Lors des dissections, un tronçon d'environ 3 vertèbres a été prélevé, puis ramené au laboratoire. Les vertèbres ont été séparées les unes des autres et les tissus mous et l'arc neural enlevés de manière mécanique avec pinces et scalpels (Fig. 20). Les vertèbres ont été conservées entières au congélateur ou lyophilisées jusqu'à leur coupe.



Figure 20 : A gauche : Tronçon de plusieurs vertèbres avec encore les arches neurales présentes. Centre : vertèbres séparées, dont une partie des tissus mous et de l'arche neurale ont été enlevés mécaniquement. A droite : vertèbres dont l'ensemble des tissus mous a été enlevé.

Un blanchiment, à l'hypochlorite de sodium a été effectué pour supprimer les restes de tissus mous. Pour cela, l'exposition a été inférieure à 5 min dans une solution d'hypochlorite de sodium à 5% pour ne pas modifier la composition chimique en

éléments traces de la vertèbre (Mohan et al, 2017). La vertèbre a ensuite été rincée à l'eau distillée pendant dix minutes. Une fois propre, la vertèbre a été photographiée entièrement, avec une échelle visible (règle graduée), afin d'observer les stries de croissance superficielles (Fig. 21). Dans un souci de faisabilité, seule une partie des tissus mous entourant la vertèbre a été enlevée, sur la partie pleine de la vertèbre (Fig. 21, 22).



Figure 21 : A : Vertèbre dans un bain d'hypochlorite de sodium à 5%. B : Vertèbre complètement propre. C: Vertèbre partiellement nettoyée (uniquement la partie pleine, où passe la lame de la scie).

II. B- 2. b) Coupe de la vertèbre

Une tranche d'environ 0,6 à 0,8 mm a été coupée au centre de la vertèbre à l'aide d'une scie de précision à lame diamantée opérant à faible vitesse (Isomet, Beuhler). Une tranche en forme de nœud-papillon a alors été obtenue dans la partie pleine de la vertèbre (Fig. 22). Lorsque les vertèbres étaient trop grosses pour être bloquées par la mâchoire de la scie une encoche a été prédécoupée pour que la mâchoire de la scie puisse bloquer la vertèbre. Après la coupe, chaque tranche a été observée pour la lecture d'âge ou réservée pour les analyses bio-géo-chimiques. Toutes les manipulations ont été faites en condition stériles.

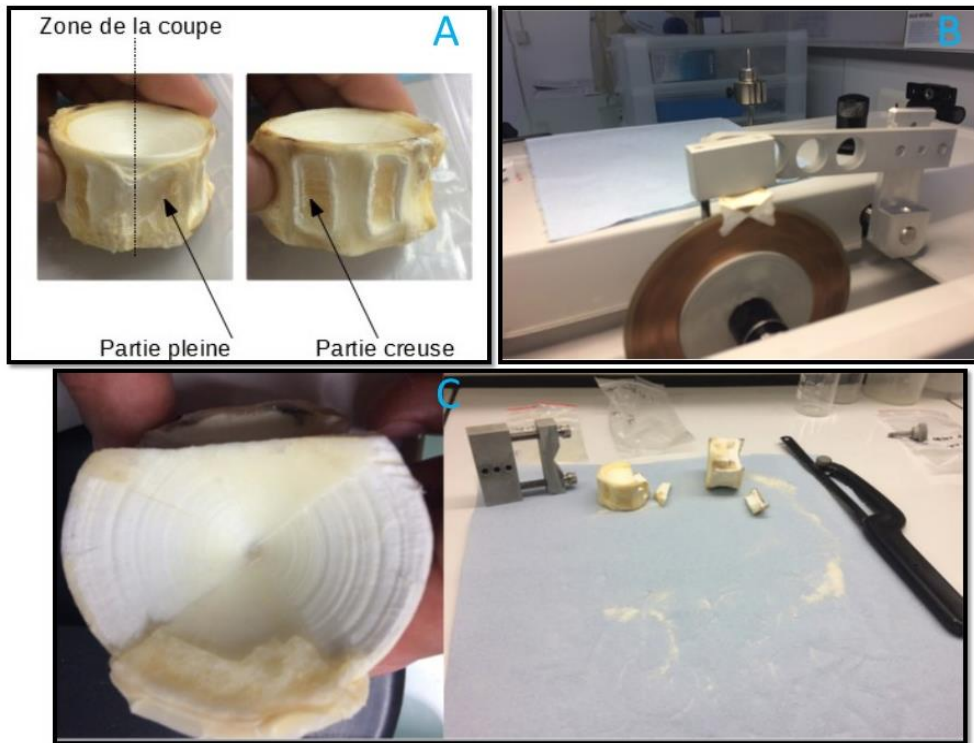


Figure 22 : Coupe de la vertèbre. A : zone à couper en fonction de la structure de la vertèbre. B : Tranche de la vertèbre obtenue dans la scie. C : exemple de pré-découpe d'une encoche pour une vertèbre trop grosse.

II. B- 2. c) Analyse des coupes de vertèbre pour la lecture d'âge

Chaque tranche de vertèbre obtenue a été observée directement à la loupe binoculaire (Olympus ® SZX12, grossissement x7) en jouant entre lumière réfléchiée et transmise, à sec, ou pendant immersion dans l'alcool qualité élément traces (TechniSolv®). Des photographies ont été prises puis traitées et améliorées numériquement. Le rayon de la vertèbre au niveau du *corpus calcareum*, le rayon du centre à la marque de naissance et la longueur de la dernière bande de croissance (Fig. 23) ont été mesurés en micromètres (μm).

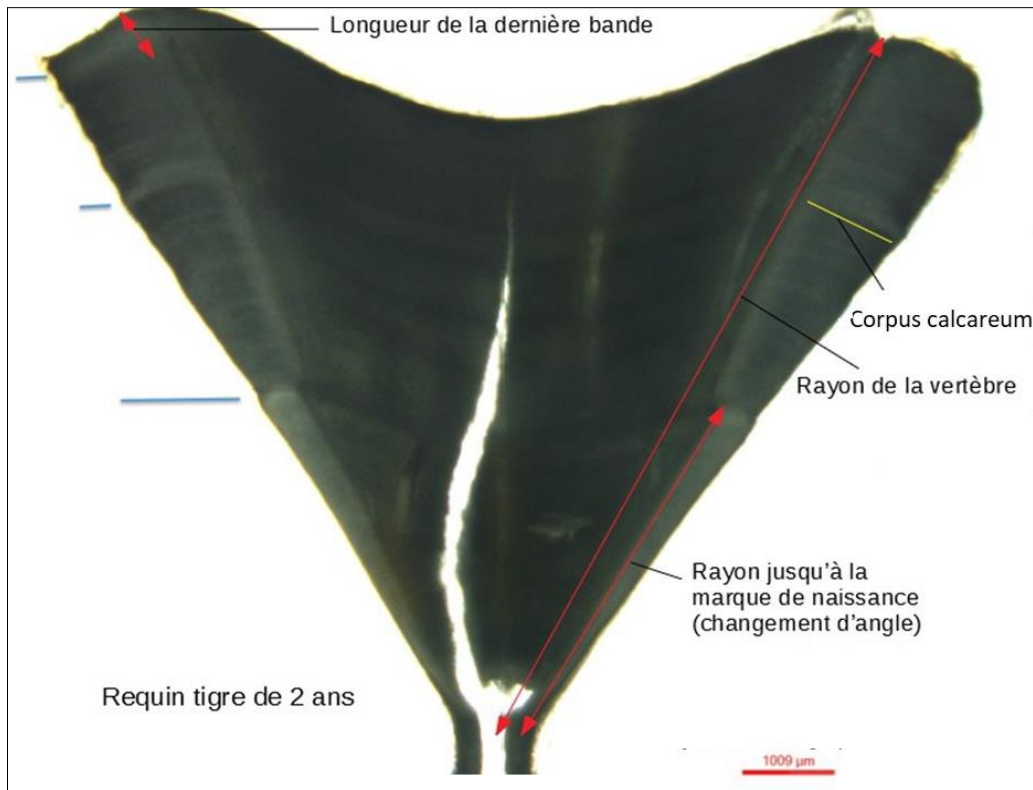


Figure 23 : Photographie d'une tranche de vertèbre de requin tigre de 2 ans, montrant les différentes mesures effectuées

La première étape d'estimation de l'âge consiste à identifier la marque de naissance, qui se caractérise par un changement d'angle entre le corps de la vertèbre et le *corpus calcareum*. A partir de cette marque, chaque succession d'une zone opaque et d'une zone claire a été considérée comme une année. La tranche obtenue après coupe étant composée de deux parties (chaque aile du nœud papillon), un côté a été utilisé pour l'estimation d'âge, l'autre étant réservé pour les analyses élémentaires. Pour cela les coupes ont été faites en conditions stériles, avec utilisation d'eau ultra pure dans la scie à lame diamantée (voir la partie suivante).

Différentes colorations et préparations ont été effectuées et testées pour améliorer le contraste entre les bandes de la vertèbre, afin d'essayer de permettre une meilleure lecture de l'âge. Une des coupes a été incluse dans de la résine époxy, poncée, attaquée à l'acide (EDTA à 5%) pendant 2,5 minutes, puis colorée au bleu de Toluidine à 1 % pendant 30 secondes avant rinçage à l'eau distillée. De la même manière, différents types de coloration au rouge alizarine, à différentes concentrations, et

différents temps d'exposition ont été testés. Aucune coloration n'ayant apporté de réelle amélioration de la lecture des bandes de croissance, les colorations n'ont pas été faites pour l'ensemble des échantillons.

II. B- 3. Préparation et analyse de la composition en éléments traces

Les analyses de composition élémentaire des vertèbres ont été réalisées pour 57 individus : 29 requins tigre dont 15 femelles [153 - 429 cm] et 14 mâles [148 - 415 cm] ; 27 requins bouledogue dont 13 femelles [93 - 327 cm] et 14 mâles [95 - 310 cm].

Cette étape a nécessité d'utiliser les tranches de vertèbres de requin préparées comme définie dans la partie précédente dans des conditions stériles et ultra-propres. Ainsi, l'ensemble des ustensiles utilisés a été systématiquement rincé à l'eau ultra propre (milliQ). La vertèbre de requin étant un substrat facilement attaqué par les bactéries et les champignons une fois humidifiée, un rinçage de la tranche de vertèbre a été effectué à l'éthanol qualité élément traces à 90% (TechniSolv®).

II. B- 3. a) Préparation des tranches de vertèbres

Chacune des tranches de vertèbre sélectionnées a été montée sur une lame de microscope dans de la résine époxy (Araldite) en s'assurant que la vertèbre soit plane sur la lame. Pour les plus grandes vertèbres, le *corpus calcareum*, qui est la partie à analyser, a été séparé du reste de la vertèbre (Fig. 24). Les lames ont été placées pendant 24h dans une étuve à 36°C pour faire sécher et durcir la résine (Fig. 24).



Figure 24 : Différentes lames contenant des vertèbres incluses dans l'Araldite placée dans une étuve à 36°C. Ici plusieurs échantillons sont placés sur une même lame. Uniquement la partie intéressante de la vertèbre pour les analyses microchimiques, le *corpus calcareum* est monté dans la résine sur les lames

Une fois la résine sèche, l'excédent de résine sur et autour de la vertèbre a été éliminé en ponçant la vertèbre de manière progressive afin d'obtenir une surface de vertèbre complètement plane et sans résidu de résine. Pour faciliter le repérage des zones de croissance de la vertèbre lors de l'analyse, un marquage au scalpel le long du *corpus calcareum* a été réalisé en surface de la vertèbre.

Après ponçage et marquage, chaque vertèbre a été décontaminée pour éliminer toutes les impuretés ou résidus de résine ou de vertèbre. Pour cela, un rinçage a été effectué à l'eau ultrapure (milliQ). La lame a ensuite été sonifiée dans de l'eau ultrapure pendant 5 à 10 minutes. Après un dernier rinçage à l'eau ultrapure, la lame a été séchée sous une hotte à flux laminaire horizontale de classe 100 pendant 24h dans une salle blanche.

Des photographies de chaque vertèbre incluse ont été effectuées. Lorsque cela était nécessaire, la photographie de la vertèbre entière a été reconstituée à partir de plusieurs photos des différentes parties de la vertèbre à l'aide du logiciel KolorAutoPano Giga (Fig. 25).

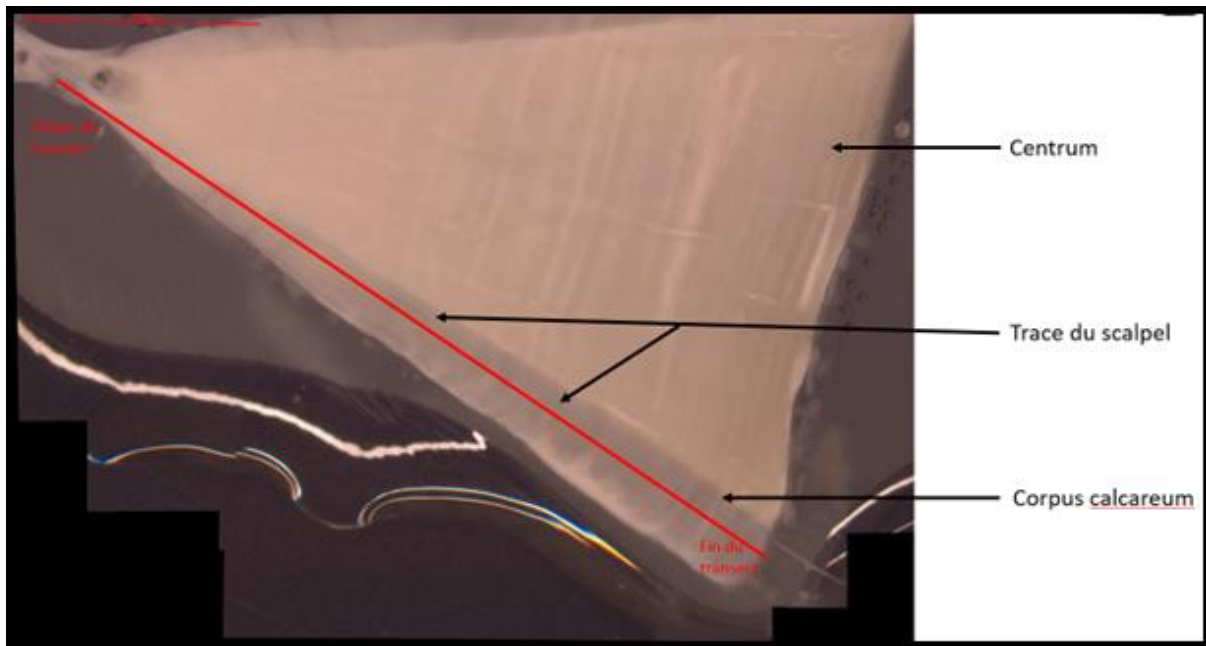


Figure 25 : Photographie d'une tranche de vertèbre incluse dans de l'Araldite. La partie intéressante pour l'analyse microchimique est le corpus calcareum. La ligne rouge indique le transect sur le corpus calcareum où l'on souhaite faire passer le faisceau laser

II. B- 3. b) Analyse des vertèbres

La méthode LA-ICP-MS (Spectromètre de Masse à plasma à Couplage Inductif par Ablation Laser) a pour principe de mesurer la concentration des éléments de la surface d'un objet en en prélevant une fine portion par la puissance d'un rayon laser. La matière ablatée est acheminée au sein d'un spectromètre de masse où elle est analysée en temps réel lors de son passage dans une torche de plasma (Fig. 26). De plus, l'échantillon peut être mis en mouvement permettant de parcourir la surface de l'échantillon lors de l'analyse selon la trajectoire souhaitée (Pickhardt et al. 2005 ; Pecheyran 2009).

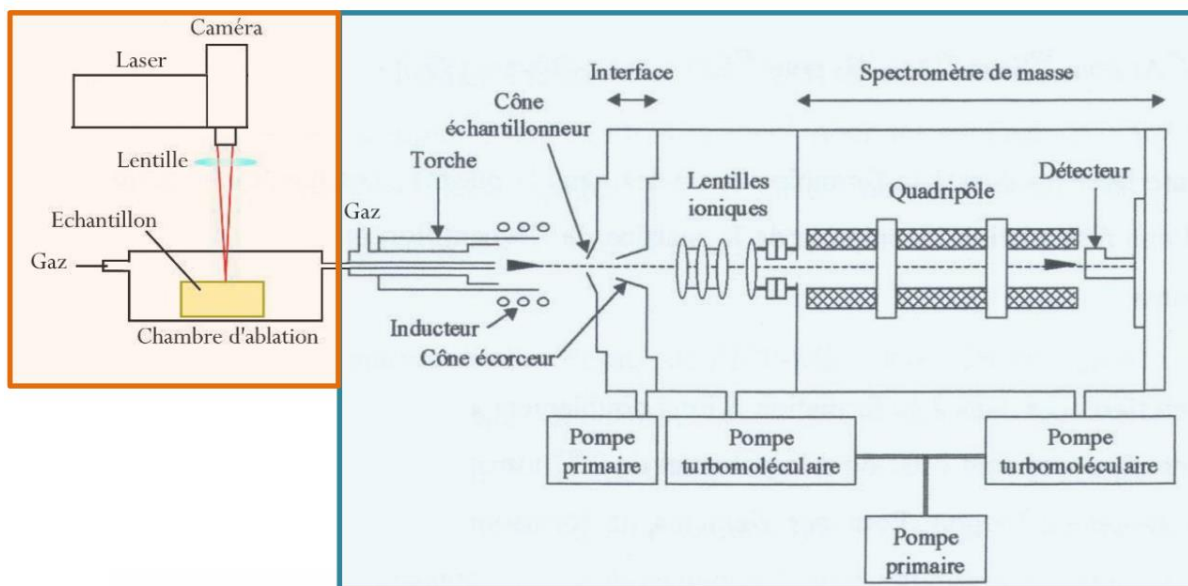


Figure 26 : Représentation schématique du dispositif LA-ICP-MS utilisé pour l'ablation (en orange) et l'enregistrement (en bleue) de la composition chimique des solides. D'après Riou, (2016).

Les échantillons ont été analysés par un spectromètre de masse à source plasma et haute résolution (HR-ICPMS, Thermo Fisher Element XR) couplé à un système d'ablation laser (Plateforme GeoLas Q+ dotée d'un laser Excimer CompEx 102) de la plateforme de géochimie AETE-ISO de l'OSU OREME (Université de Montpellier).

Chaque échantillon a été placé sur le plateau d'analyse au sein du LA-ICPMS (Fig. 27). Après repérage du centre de la vertèbre et du transect fait au scalpel d'après les photographies effectuées, une ligne a été programmée le long du *corpus calcareum* longeant le tracé du scalpel jusqu'à la fin de l'échantillon, en faisant plusieurs points intermédiaires (X,Y) pour mettre à jour l'échelle verticale (Z). La programmation de la ligne dépend de la machine et du logiciel associé.

Une fois chaque vertèbre repérée et le transect d'analyse programmé, une pré-ablation a été effectuée afin de nettoyer et stériliser la surface de l'échantillon. Pour cela, un premier passage laser, sans enregistrement de la composition chimique, a été effectué avec une largeur de faisceau laser supérieure à celle de la largeur utilisée pour l'ablation finale (Tab. 4). Avant de continuer l'analyse, une pause de l'enregistrement de 5 min a été effectuée pour que la chambre d'analyse du laser puisse être vidée des particules résiduelles grâce à un flux de gaz. Les paramètres de passage laser de l'analyse (Tab. 4) ont été enregistrés et la machine a été paramétrée pour l'enregistrement de la composition chimique en fonction de la taille du transect et

en tenant compte d'une minute d'enregistrement à blanc, sans ablation laser, avant et après le transect tout en vérifiant l'écran de contrôle pendant l'analyse (Fig. 27).

Les éléments enregistrés sont : Li^7 , Mg^{25} , Ca^{43} , V^{51} , Cr^{52} , Mn^{55} , Co^{59} , Ni^{60} , Cu^{65} , Zn^{66} , Rb^{85} , Sr^{86} , Ba^{138} et Pb^{208} .



Figure 27 : Echantillons de vertèbres de requin bouledogue placés sur la platine à insérer dans la chambre d'analyse du LA-ICP-MS.

Tableau 4 : Paramétrage du LASER pour la pré-ablation et l'ablation

	Vitesse ($\mu\text{m/s}$)	Fréquence (Hz)	Diamètre spot ablation (μm)	Puissance (J)
Pré-ablation	10	4	110	6
Ablation	10	7	85	6

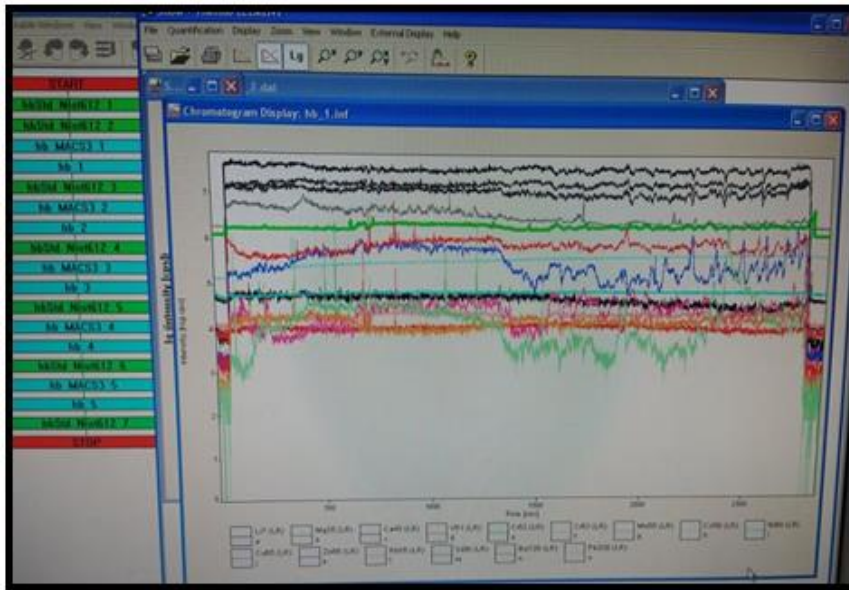


Figure 28 : Ecran de contrôle du LA-ICP-MS pendant le passage laser et l'enregistrement du profil élémentaire. Les profils de concentration des différents éléments traces analysés apparaissent avec les différentes couleurs, en fonction du temps.

En général plusieurs échantillons ont été analysés dans une journée. Un plan d'échantillonnage plaçant des standards de référence (NIST-612 et MACS, SRM®) à analyser a été effectué (Fig. 28). Les standards sont des matrices dont la composition est connue et qui permettent de vérifier et calibrer les analyses. Des standards ont été placés en début et fin de journée d'analyse et entre les échantillons. Pour les vertèbres, les temps d'analyses sont relativement longs (45 min par vertèbre). Entre chaque analyse, 5 minutes de pause ont été respectées avant de recommencer de nouvelles analyses pour éviter de la contamination des échantillons par de la matière vaporisée.

II. B- 3. c) Préfiltration des données

Les données brutes des différentes concentrations élémentaires le long des vertèbres récupérées en sortie de l'ICPMS ont été filtrées en utilisant le package « Element-R » (Sirot et al., 2017). Ceci a permis de normaliser les valeurs élémentaires par rapport au Calcium et de les corriger grâce aux standards. La démarche consiste principalement à définir le début et la fin des transects lors de l'enregistrement, à éliminer les principales valeurs aberrantes, de normaliser l'ensemble des éléments par

rapport au Calcium, et à vérifier s'il y a des biais dans l'enregistrement des éléments grâce à l'analyse des standards (Fig. 29).

Une fois les données pré-filtrées, une photographie de chaque vertèbre analysée a été prise pour comparer exactement les profils élémentaires obtenus avec les marques de croissance visibles.

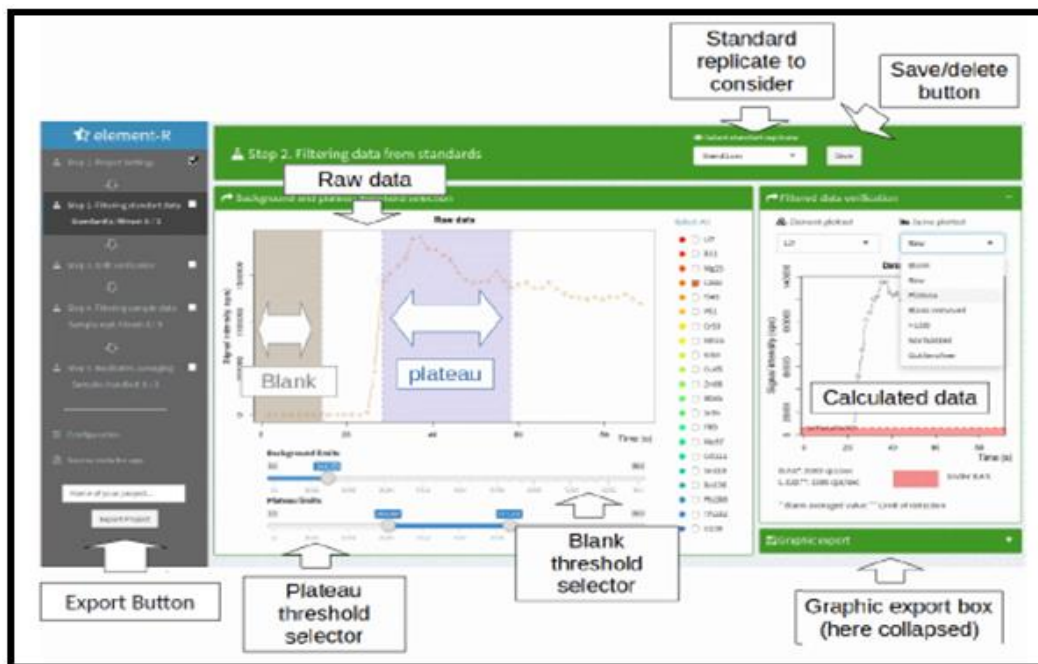


Figure 29 : Interface shinny du package Element-R. (Sirot et al. 2017).

II. B- 4. Préparation et analyse isotopique

II. B- 4. a) Test des méthodes de préparation de poudre de vertèbre

Comme pour l'analyse en éléments stables, les vertèbres ont été préparées en conditions propres et stériles. Les tranches, en forme de nœuds papillons, ont été séparées en deux après la lecture d'âge. Une partie a été sélectionnée pour la microchimie, une autre pour l'analyse isotopique. Pour analyser la composition isotopique à travers différentes périodes de la vie de l'animal plusieurs parties de la vertèbre, plus précisément du *corpus calcareum* ont été analysées. Pour ces analyses, les échantillons ont été lyophilisés pendant 48h pour enlever toute l'eau présente dans la vertèbre sans impacter la composition des échantillons.

Les échantillons doivent généralement être sous forme de poudre fine pour les analyses isotopiques. Il y a différentes manières d'obtenir de la poudre analysable pour chaque sous-échantillon. Il est possible de directement creuser la vertèbre à l'aide d'un « micro-Mill », soit une foreuse de précision. Cependant, les réglages et accessoires utilisés sont déterminants sur la faisabilité de cette tâche. Après, différents tests de broyage des vertèbres de requin (micro-Mill, découpe manuelle et broyeur à billes dans différents types de godets), la méthode retenue pour l'ensemble des analyses du carbone et de l'azote a été de prédécouper et de broyer ces sous-échantillons à la main, à l'aide de scalpels et d'un mortier (Fig. 30). La largeur minimale de l'échantillon à prélever dépend de l'épaisseur de la tranche de la vertèbre. Il faut qu'il y ait suffisamment de matière pour les analyses demandées (masse fournie par la plateforme d'analyse). En fonction de la longueur de la vertèbre, entre 2 et 25 échantillons d'environ 1,30 mm ($\pm 0,87$) ont été obtenues par vertèbre. Des photos et les mesures de longueur de chaque sous-échantillons ont été enregistrées lors de la découpe.

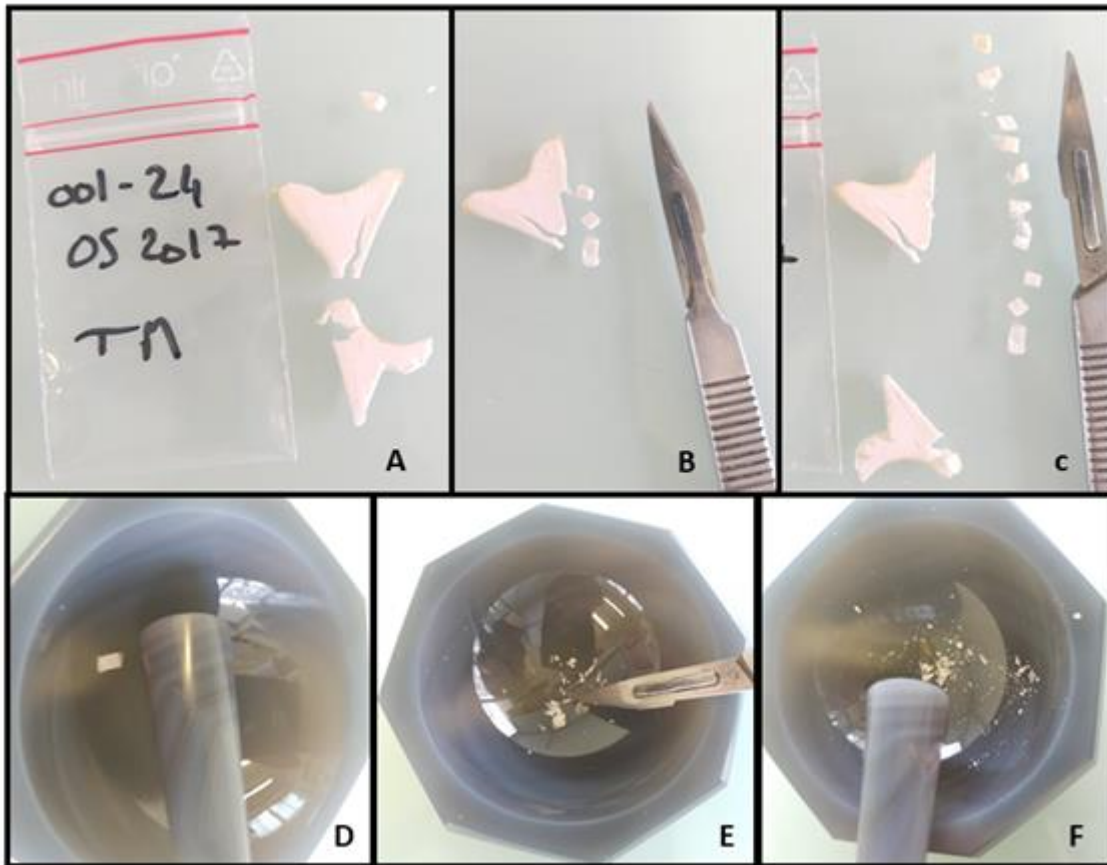


Figure 30 : Étapes de découpe manuelle d'une vertèbre en différents sous-échantillons. A : Tranche entière ; B : Découpe des premiers sous-échantillons ; C : Découpe de la totalité des sous-échantillons (ici 11 sous-échantillons) ; D : un sous échantillon placé dans un mortier ; E : Découpe d'un sous-échantillon au scalpel ; F : Fin du broyage au mortier.

Ici les échantillons pour les analyses des isotopes du carbone et de l'azote et ceux de l'oxygène ont été préparés différemment. Après l'obtention de poudre fine de vertèbre pour chaque zone, les échantillons correspondants ont été encapsulés dans des capsules en étain (8 x 5 mm, D1008, ©Elemental Microanalysis), pesés et envoyés pour analyse des signatures isotopique du Carbone et de l'Azote au LIENSS à La Rochelle (<https://lienss.univ-larochelle.fr/>) en utilisant un analyseur élémentaire (Flash EA 1112, ThermoScientific) couplé à un spectromètre de masse à ratio isotopique (Delta V Advantage with a Conflo IV interface, Thermo Scientific). Trois standards ont été utilisés pour calibrer les données : IAEA-600 ($\delta^{13}\text{C}$: -27,77 ‰ ; $\delta^{15}\text{N}$: 0,92 ‰), Leucine ($\delta^{13}\text{C}$: -13,47 ‰ ; $\delta^{15}\text{N}$: 1,00 ‰) et du thon ($\delta^{13}\text{C}$: -18,72 ‰ ; $\delta^{15}\text{N}$: +13,27 ‰). L'erreur standard sur les standards est inférieure à 0,1 ‰.

Pour les signatures isotopiques de l'Oxygène, les tranches ont été envoyées entières. La plateforme s'est chargée elle-même de réduire la partie intéressante de la vertèbre en poudre et de l'analyser à l'aide d'un micromill. Pour cela, les zones à analyser ont été définies et mesurées au préalable puis envoyées à la plateforme (Fig. 31).

Les échantillons d'apatite ont été encapsulé dans des capsules en argent et pyrolysé à 1450 °C à l'aide d'un analyseur élémentaire (Thermo Flash HT/EA) couplé à l'IRMS (Thermo Delta V Advantage) à travers l'interface Conflo IV de Thermo ©. Les standards utilisés pour calibrer les données sont : IAEA-601 ($\delta^{18}\text{O}$: 23.14 ‰), IAEA-602 ($\delta^{18}\text{O}$: 71.28 ‰) et Ag_3PO_4 ($\delta^{18}\text{O}$: 11.2 ‰). L'erreur standard sur les standards est inférieure à 0,65‰.



Figure 31 : Exemple d'une vertèbre envoyée à l'Université de Louvain, Belgique, pour analyse des isotopes de l'oxygène. Les différentes cases numérotées correspondent aux zones à échantillonnées. Un fichier numérique ou les mesures relatives à chaque échantillon est joint à la photo lors de l'envoi.

CHAPITRE III.

APPORT DE L'ÉTUDE DE LA VERTÈBRE SUR L'ÉCOLOGIE DU REQUIN BOULEDOGUE (*CARCHARHINUS LEUCAS*)

Dans un contexte global où les connaissances sur les requins sont manquantes et un contexte locale marqué par la mise en place d'un programme de pêche de prévention dont les effets sont inconnus, il est important de comprendre l'écologie, la dynamique et les habitats utilisés par les populations de requins bouledogue à La Réunion. Ce chapitre étudie certains aspects des traits d'histoire de vie, de l'écologie trophique et de l'utilisation de l'habitat du requin bouledogue à La Réunion, à travers l'analyse de leurs vertèbres.

III. A. Age, croissance et paramètres des traits d'histoire de vie associés des requins bouledogue pêchés à La Réunion

III. A- 1. Article Hoarau et al., (2021)

Résumé de la publication :

Selon les espèces et les populations, les requins présentent des stratégies démographiques variées ce qui les rend plus ou moins vulnérables à la pêche (Dulvy et al., 2017), qui constitue la principale menace sur les requins de manière globale (Campana et al., 2016). L'évaluation précise et fiable des paramètres locaux d'âge, de croissance et de certains autres traits d'histoire de vie est fondamentale pour la gestion de leurs stocks (Campana et al., 2016 ; Goldman, 2005 ; Musick, 1999). Ces paramètres ont déjà été étudiés chez le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*), notamment dans le Golfe du Mexique (Brastetter & Stiles, 1987 ; Cruz-Martinez et al.,

2004 ; Neer et al., 2005), en Afrique du Sud (Wintner et al., 2002), en Australie (Tillett et al., 2011) et dans le nord-ouest atlantique (Natanson et al., 2014). Globalement ces études ont montré que les populations de cette espèce, comme beaucoup d'autres Carcharhinidés, vivent longtemps et atteignent des âges maximums de 30 à 50 ans. La croissance est lente et continue, mais elle est plus rapide au stade juvénile qu'au stade adulte (Cortès, 2000). Les femelles atteignent de plus grandes tailles et sont matures plus tardivement que les mâles (Branstetter & Stiles, 1987 ; Castro, 1983 ; Compagno, 1984 ; Natanson et al., 2014 ; Neer et al., 2005 ; Snelson et al., 1984 ; Tillett et al., 2011 ; Werry, 2010 ; Wintner et al., 2002).

Bien que les paramètres démographiques aient déjà été évalués pour les populations de requin bouledogue dans le monde, ils n'ont pas été définis jusqu'à présent à l'île de La Réunion. L'exploitation des requins à La Réunion n'est pas une activité très développée et représente moins de 5% des prises totales (Le Manach et al. 2015). Localement la pêche commerciale et la commercialisation de la chaire de requin bouledogue est interdite depuis 1999 à cause d'un risque d'empoisonnement à la ciguatera, une toxine présente dans les microalgues et s'accumulant dans la chaîne alimentaire (Quod et al., 2000). Cependant, suite à une augmentation des interactions fatales entre le requin bouledogue et l'Homme sur le littoral Ouest de La Réunion depuis 2011 (Lagabrielle et al., 2018 ; Taglioni et al., 2019), un programme de pêche de prévention a été mis en place en 2012, dans l'objectif d'intercepter les requins présents à proximité des zones d'activités nautiques (Guyomard et al., 2019). Les conséquences de cette pêche de sécurisation sont inconnues, étant donné que peu d'informations sont disponibles localement sur la biologie et l'écologie de cette espèce, notamment concernant l'âge, la croissance ou les traits d'histoire de vie.

Compte tenu du fait que les précédentes études sur cette espèce ont mis en évidence une grande variabilité dans les paramètres démographique entre les différentes populations (Branstetter & Stiles, 1987 ; Castro, 1983 ; Compagno, 1984 ; Natanson et al., 2014 ; Neer et al., 2005 ; Snelson et al., 1984 ; Tillett et al., 2011 ; Werry, 2010 ; Wintner et al., 2002), il paraissait pertinent de les évaluer pour les requins présents à La Réunion, bien qu'une étude de génétique des populations ait montré une structure génétique à l'échelle du bassin océan Indien (Pirog et al. 2019).

Pour combler cette lacune dans les connaissances, des données sur l'âge et la croissance ont été recueillies en analysant les vertèbres de 140 individus de *C. leucas*

(77 femelles et 63 mâles, majoritairement adultes) pêchés autour de l'île entre 2012 et 2019. Après vérification de la cyclicité annuelle du dépôt de paires de bandes de croissance sur ces structures en utilisant l'analyse de l'incrément marginal relatif sur 40 individus, les paires de bandes ont été comptées le long du centrum vertébral pour chaque individu par deux lecteurs indépendants (Cailliet and Goldman, 2004). Les données d'âge et de tailles ont été utilisées pour estimer les paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy, qui reste le modèle le plus utilisé pour les études chez les requins et les poissons (Cailliet and Goldman, 2004 ; Panfili et al., 2002 ; Smart & Grammer, 2021 ; vonBertalanffy, 1938).

Grâce à cette approche, il a été démontré que la croissance diffère significativement entre mâles et femelles à La Réunion, avec des équations de von Bertalanffy respective de $L_{t\text{mâle}} = 314 (1 - e^{-0,0814(t+5,45)})$ et $L_{t\text{femelle}} = 321,5 (1 - e^{-0,0999(t+3,42)})$.

En effet, pour cette espèce les femelles pêchées à La Réunion étaient significativement ($P < 0,001$) plus grandes que les mâles, avec par exemple une différence de taille estimée de $\sim 16,1$ cm à 20 ans. Les femelles semblent aussi avoir une durée de vie plus grande que les mâles, avec une estimation d'âge maximum de 33,50 ans, contre 29,75 ans pour les mâles. La taille à la naissance autour de l'île est plus grande qu'ailleurs dans le monde (variant de 92,30 à 100,00 cm selon la méthode utilisée) même si le faible nombre de juvéniles de petite taille pourrait avoir conduit à une légère surestimation de ce paramètre. Les femelles juvéniles de 150 à 200 cm étaient totalement absentes des captures, sans savoir s'il s'agit d'un problème d'échantillonnage ou d'une absence réelle de cette classe de taille sur les sites de pêche.

Globalement, les requins bouledogue de La Réunion présentent traits d'histoires de vie proches de ceux d'Afrique du Sud, mais des tailles maximales et à maturité locales sont supérieures à celles des autres populations étudiées dans le monde jusqu'ici (Branstetter & Stiles, 1987 ; Castro, 1983 ; Compagno, 1984 ; Natanson et al., 2014 ; Neer et al., 2005 ; Snelson et al., 1984 ; Tillett et al., 2011 ; Werry, 2010 ; Wintner et al., 2002). Ces résultats renforcent l'hypothèse que les requins bouledogue de l'océan Indien partagent peu de flux de gènes avec les populations Atlantiques (Pirog et al., 2019). Ces résultats confirment également que la population de *C. leucas* autour de La Réunion présente une stratégie K (Stearns, 1992). Cette caractéristique la rend fortement vulnérable à la pression de pêche, particulièrement sur les grands adultes

reproducteurs. Ainsi, le programme local de pêche de prévention du risque requin pourrait avoir un effet négatif non négligeable sur la dynamique de population de requin bouledogue à La Réunion.

L'étude de l'âge et de la croissance du requin bouledogue a été valorisé à travers la publication d'un article dans Journal of Fish Biology :

Age and growth of the bull shark (*Carcharhinus leucas*) around Reunion Island, South West Indian Ocean

Florian Hoarau^{1,2} | Audrey Darnaude² | Thomas Poirout¹ | Lou-Anne Jannel¹ |
Maylis Labonne² | Sébastien Jaquemet¹ 

¹UMR ENTROPIE (Université de La Réunion, IRD, CNRS, Université de Nouvelle-Calédonie, IFREMER), Université de La Réunion, Saint-Denis, France

²MARBEC (Univ. Montpellier, IRD, CNRS, IFREMER), Montpellier, France

Correspondence

Jaquemet Sébastien, UMR ENTROPIE (Université de La Réunion/IRD/CNRS), Université de La Réunion, Saint Denis, 15, Avenue René Cassin - CS 92003 97744 Saint Denis Cedex 9, La Réunion, France.
Email: sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr

Funding information

European Social Fund

Abstract

Sharks exhibit varied demographic strategies depending on both the species and the population location, which make them more or less vulnerable to fishing. Accurate evaluation of local age and growth parameters is therefore fundamental for the sustainable management of their stocks. Although demographic parameters have been assessed for bull shark (*Carcharhinus leucas*) populations in several locations of the world, this information is missing so far around Reunion Island, in the south-west Indian Ocean. To fill this gap of knowledge, age and growth data were gathered from the vertebrae of 140 individuals of *C. leucas* (77 females and 63 males, mostly adults) fished around the island between 2012 and 2019. After verification of the annual deposition of growth band pairs on these structures using relative marginal increment analysis on 40 individuals, band pairs were counted along the vertebral centrum for each individual. Thanks to this approach, growth was shown to significantly differ between male and female *C. leucas* around Reunion Island, with respective von Bertalanffy growth model equations of $L_t = 314(1 - e^{-0.0814(t+5.45)})$ and $L_t = 321.5(1 - e^{-0.0999(t+3.420)})$. Indeed, the females of the species fished in this area were significantly ($P < 0.001$) larger than local males, with an estimated difference in size of ~16.1 cm at 20 years old. They also apparently reach older ages, with an estimated maximum age of 33.50 years, against 29.75 years only for the males. The estimated size at birth around the island is larger than elsewhere in the world, varying from 92.30 to 100.00 cm depending on the method used. These results confirm that the population of *C. leucas* around Reunion Island exhibits a K-selected strategy, which makes it highly vulnerable to fishing pressure.

KEYWORDS

age determination, growth bands, life history, longevity, Relative Marginal Increment analysis, vertebrae

1 | INTRODUCTION

Sharks are often considered as key species in marine ecosystems, both because of their high trophic impact as predators and because they contribute to the connection of distant habitats through their migrations (Heithaus *et al.*, 2008; Roff *et al.*, 2016). Most shark species

are targeted or taken as bycatch in a wide variety of fisheries worldwide (Campana *et al.*, 2016), and a few are specifically targeted in shark control programmes (McPhee, 2014).

Depending on their reproductive strategies, some species are threatened with rapid extinction whereas others might withstand long-term fishing if their catches are restricted by adequate quotas

throughout their distribution range (Dulvy *et al.*, 2017). Accurate evaluation of age and growth is fundamental in shark fisheries management (Campana *et al.*, 2016; Goldman, 2005; Musick, 1999) because inaccurate age estimates can lead to serious errors in stock assessments and possibly overexploitation (Campana, 2001). Precise size-at-age information is also required for producing robust estimates of essential parameters such as natural mortality and longevity (Goldman, 2005).

The bull shark *Carcharhinus leucas* (Valenciennes, 1839) is a common tropical and subtropical coastal shark (Garrick, 1982) that can temporarily enter freshwater systems (Compagno *et al.*, 1989). So far, its age and growth had been studied only in the Gulf of Mexico (Branstetter & Stiles, 1987; Cruz-Martínez *et al.*, 2004; Neer *et al.*, 2005), in South Africa (Wintner *et al.*, 2002), in Australia (Tillett *et al.*, 2011) and in the Western North Atlantic (Natanson *et al.*, 2014). These studies have shown that, like many other carcharhinids, *C. leucas* are long-lived, attaining maximum ages of 30 to >50 years. Females typically grow to larger sizes and mature later than males, and growth rates for both sexes are faster during the juvenile stage (Branstetter & Stiles, 1987; Castro, 1983; Compagno, 1984; Natanson *et al.*, 2014; Neer *et al.*, 2005; Snelson *et al.*, 1984; Tillett *et al.*, 2011; Werry, 2010; Wintner *et al.*, 2002). However, *C. leucas* exhibit a wide variability in maximum age and length, growth rate, and size and age at maturity among sampling locations. These spatial differences, supported by recent studies on the species' genetic structure (e.g., Pirog *et al.*, 2019a; Tillett *et al.*, 2011), suggest the existence of separate populations within exploited stocks that are currently structured by oceanic basins. This calls for more local studies on all the above-mentioned parameters to implement efficient conservation and management strategies for the different populations of the species (Cailliet & Goldman, 2004), which face varied levels of fishing pressure. For example, in the western North Atlantic Ocean and the Gulf of Mexico, commercial fishing of *C. leucas* stocks is not recent and increased markedly in 1980s (Cortés, 2002; Natanson *et al.*, 2014). Meanwhile, along the eastern coast of South Africa, the main source of fishing mortality is the local shark control programme, which started in 1966 to reduce the shark risk for sea users (Cliff & Dudley, 1991).

Around Reunion Island in the western Indian Ocean, commercial shark fishing has been banned since 1999 due to a risk of food poisoning related to the presence of ciguatoxins (Quod *et al.*, 2000). However, a spate of shark bites on humans since 2011 (Lagabrielle *et al.*, 2018; Taglioni *et al.*, 2019) resulted in the implementation of a local shark control programme in 2012 to intercept sharks in coastal waters on the west coast of the island, close to the main local sites of water-based activities (Guyomard *et al.*, 2019). This prompted research interest in the local biology and ecology of *C. leucas*, one of the two species responsible for these incidences (Ballas *et al.*, 2017) to avoid its local extinction as a result of the current shark control programme. Despite this, knowledge of the demographic parameters of the species is still very limited in this area of the Indian Ocean. A recent study showed that male and female bull sharks around Reunion Island reach sexual maturity at c. 234 and 257 cm total length

respectively, and the local parturition period extends between October and December (Pirog *et al.*, 2019b). However, to our knowledge, the present study is the first to report the age-length relationship and investigate the growth of *C. leucas* around Reunion Island. For this, size-at-age data were gathered for over 100 specimens of the species by counting vertebral growth band pairs. Although it has recently been pointed out as probably leading to a systemic underestimation of shark age (Harry, 2018), this method remains the most commonly used for estimating age in sharks (Cailliet *et al.*, 2006; Panfili *et al.*, 2002). It was expected that its application to assess the demographic parameters for *C. leucas* around Reunion Island would bring in valuable knowledge for efficiently protecting human lives through the local shark control programme without threatening the long-term maintenance of the local population and the ecosystem functions it sustains.

2 | MATERIAL AND METHODS

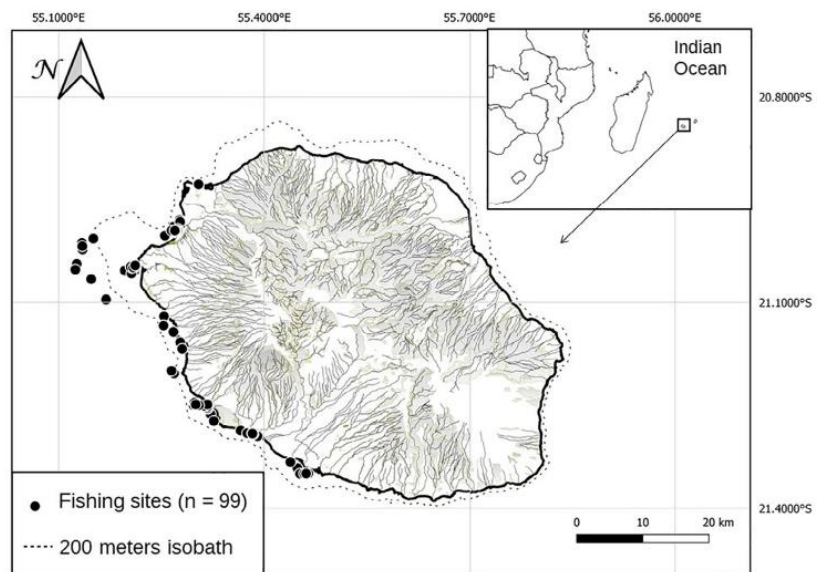
2.1 | Study site and local population sampling

Reunion Island (21°08'S, 55°32'E) is a young volcanic island of 2500 km² located in the western Indian Ocean (Figure 1), characterized by a very narrow island shelf and a particularly small and discontinuous fringing coral reef on the leeward west coast. Between December 2012 and July 2019, 163 individuals of *C. leucas* were caught along the west coast of the island (Figure 1), within the frame of the local shark control programme, using bottom longlines and drumlines with catch-alive system (SMART drumline; Guyomard *et al.*, 2019). For 140 of these individuals (77 females and 63 males), biological information including sex, mass, maturity stage, total length (L_T) and fork length (L_F) was recorded and a section of the vertebral column was excised, approximately from below the anterior margin of the first dorsal fin. Two near full-term embryos of 79 cm L_T , one male and one female, recovered from a pregnant female caught in November (29 November 2016) were included in the growth analysis. As this size is very close to the size of the smallest free-swimming specimen caught around the island (78 cm) and to the maximum size-at-birth reported for the species locally (80 cm; Pirog *et al.*, 2019b), these two embryos were considered to be due to be born in December 2016. Therefore, their size was considered as that at birth and their age was estimated at -0.083 years (i.e., 1.00 month before birth).

2.2 | Ethical statement

All sharks were caught as part of the local shark control programme organized since 2012 by the French government around the island. This programme aims at reducing the shark risk close to nautical activities and all catches are done by professional fishermen. Reunion Island University takes the opportunity of these catches to organize the dissection of the sharks captured to improve knowledge of the

FIGURE 1 Fishing sites for the bull sharks (*Carcharhinus leucas*) captured around Reunion Island between December 2012 and July 2019



local biology and ecology of the species. As the death of the sharks is not primarily related to the gathering of scientific knowledge and samples or data are only taken from already dead animals, no ethical agreement is needed to conduct this research.

2.3 | Vertebrae processing and sectioning

For each fish, individual vertebrae were separated, stored frozen until processed and one was randomly selected for age estimation. Following common protocols (Cailliet & Goldman, 2004), the centrum of each vertebra was cleaned by removing the neural arch and any adherent soft tissues mechanically. When necessary, chemical cleaning by soaking the vertebra in 5% sodium hypochlorite for 5 min was used to remove residual tissues, as it does not affect the vertebra composition (Mohan *et al.*, 2017). The vertebrae were then rinsed in a bath of distilled water for 10 min and cut in the middle (sections of *c.* 600 μm width) along the sagittal plane (Cailliet & Goldman, 2004) using a low-speed diamond saw (Isomet; Beuhler, Esslingen, Germany). Each vertebral section was then photographed twice, first dry and then immersed in 70% ethanol, under both reflected and transmitted lights using binoculars (Olympus SZX12, Tokyo, Japan). The resulting pictures were used for age estimation and growth rate measurements, using imageJ software. The radius of each vertebra centrum (R_{vc}) was measured from the centrum focus to the distal margin of the *corpus calcareum* (Goldman, 2005).

2.4 | Centrum analysis and age verification

Although the count of vertebrae increments for bull shark age estimation has already been verified in several previous studies (Branstetter &

Stiles, 1987; Neer *et al.*, 2005; Tillett *et al.*, 2011; Wintner *et al.*, 2002), verification of the approach is a crucial prerequisite in each new location investigated (Panfili *et al.*, 2002). The relative marginal increment analysis (RMI) is the most common method for this when tagging (or chemically marking) the fish and recapturing them is impossible (Panfili *et al.*, 2002). In this study, we used it to verify age estimates in our samples. For this, a subsample of individuals of both sexes and varied sizes was selected for the unequivocal status of their vertebrae margins. For each of these individuals, the width of the margin increment (*i.e.*, the distance from the last growth band to the centrum edge) was divided by the width of the last (previously) fully formed band pair (Cailliet & Goldman, 2004). Resulting RMI values were then plotted as a function of the month of capture to confirm the annual periodicity of band pair formation. Following Okamura *et al.* (2013), a circular linear regression model with random effects was used to adjust three models of growth periodicity (acyclic, annual and biannual cycles) to the RMI data. The model that best fits the data was chosen using the Akaike information criterion (Burnham & Anderson, 2002).

2.5 | Age determination and vertebral growth

In sharks, birth leaves a noticeable mark on the vertebrae, the birth mark (BM) identifiable as a marked change in the angle of the *corpus calcareum*. This mark, resulting from the difference between fast intra-uterine and slower post-natal growth (Walter & Ebert, 1991), is commonly chosen to represent age 0 in sharks (Goldman, 2005). In this work, both the birth mark radius, that is the distance from the centrum focus to the BM, and the width of the following growth band were measured on the *corpus calcareum* of each section.

To estimate age in this study, vertebral sections were randomly selected and analysed without any *a priori* knowledge regarding fish

sex or size. For each individual fish, age was estimated by counting the number of band pairs (each formed by a pair of one opaque plus one translucent growth bands) after the BM on the corresponding vertebral section. Two separate readers independently made two nonconsecutive counts of growth band pairs for each fish. Count reproducibility between readers was estimated using the index of average percentage error (APE; Beamish & Fournier, 1981) and the coefficient of variation (CV; Chang, 1982). When the difference in age estimates between the two readers was less than 10%, the mean of the two values was used, which can finally bring partial ages (e.g., 0.5). Otherwise, both readers reanalysed the section until a consensus was found. Age estimates were evaluated for consistency within and between readers using an age-bias plot (Campana *et al.*, 1995). Chi-square tests of symmetry were used to determine whether differences between counts were due to systematic bias or random error (Evans & Hoenig, 1998).

The relationship between R_{vc} and the shark's total length (L_T) was established using the Pearson correlation test. Sex-related differences for this relationship and for BM radius were tested using an analysis of covariance (ANCOVA) and a Student test, respectively. Average size at birth for *C. leucas* was estimated as the L_T value corresponding to the mean BM width observed on the vertebrae when using the fitted R_{vc} – total length (L_T) regression.

2.6 | Growth modelling and statistical analyses

Sex-related differences in age and length were tested using non-parametric Wilcoxon tests, since neither the normality nor the homoscedasticity of the data were confirmed. The von Bertalanffy growth model (von Bertalanffy, 1938) was fitted on the whole dataset (both sexes combined) and on the datasets produced for males and females separately. For this, nonlinear least-squares regressions were implemented on R (Version 3.5.1, The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) using the equation defined by von Bertalanffy (1938):

$$L_t = L_{\infty} \left(1 - e^{-k(t-t_0)} \right),$$

where L_t = predicted length at time t , L_{∞} = theoretical asymptotic length, k = growth coefficient or growth completion rates, and t_0 = theoretical age at zero length.

Sex-related differences in the parameters of this equation were assessed using analysis of covariance (ANCOVA) on the log-transformed linear form of the growth regression. Ages at maturity were determined following the L_{T50} criteria defined in Pirog *et al.* (2019b) for the bull shark in Reunion Island. Longevity was defined as the age at which 95% of L_{∞} is reached (Taylor, 1975).

3 | RESULTS

RMI analysis on the vertebrae of 40 individuals ($L_T = 121$ –271 cm) with unequivocal margin status supported the hypothesis that growth band pairs on vertebral sections, consisting each of one opaque and one translucent zone, are formed with an annual periodicity in the local bull shark population, starting between December and January each year (Figure 2). The annual cycle of growth-band pair deposition was further supported by the AIC values obtained for the three models of growth periodicity tested (–76.27 for the annual cycle model against –8.93 for the acyclic and 12.18 for the biannual cycle ones).

Based on these findings, ages estimated from vertebrae readings in our sample ($n = 140$) ranged between 0.2 and 33.5 years for *C. leucas* specimens between 78 and 327 cm L_T and from both sexes. These results allowed precisising the local growth parameters of the species, with important implications for the sustainable regulation of its stock around Reunion Island.

3.1 | Precision in age estimates

The average percentage error (APE) between readers A and B for two independent counts was 2.15% and the corresponding CV was 3.04%, suggesting that age estimation was precise for both readers (Table 1). Nevertheless, the second reading was more precise than the first one for both readers and age estimates from reader B were more consistent than those from reader A (Table 1). Therefore, reader B was used as the reference (explanatory variable) for the comparison plot of ages

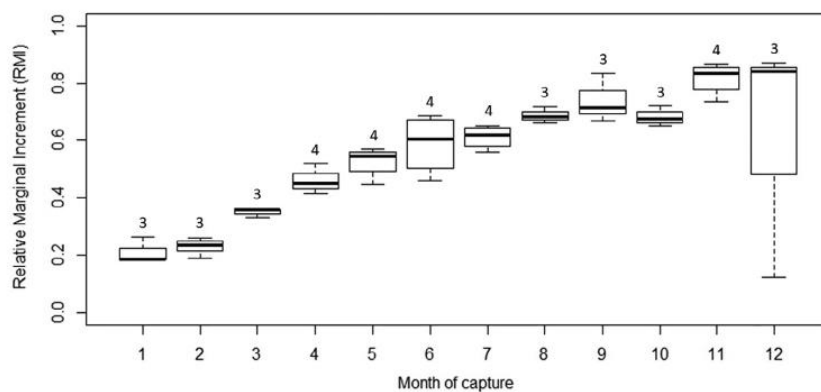


FIGURE 2 Relative marginal increment (RMI) by month of capture for 40 individual bull sharks (*Carcharhinus leucas*). The thick line in the boxplots represents the median value for each month, and box lower and upper margins represent the first and third quartiles, respectively

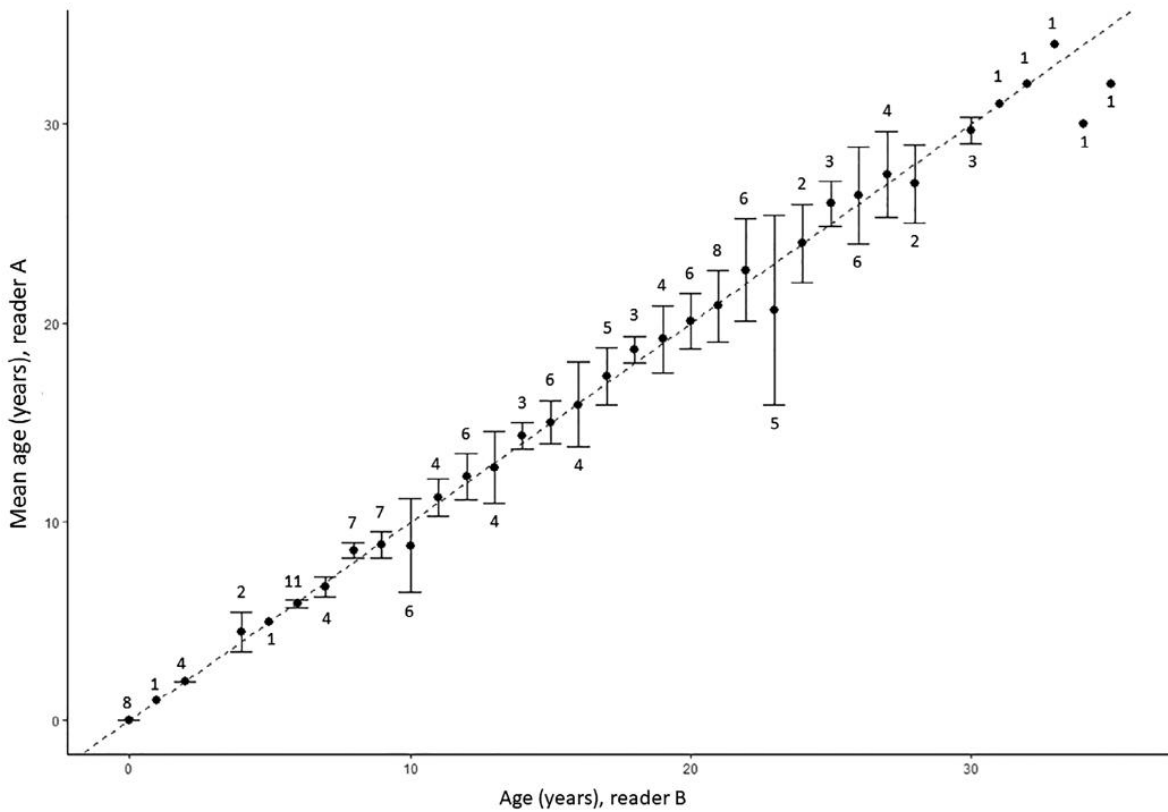


FIGURE 3 Reader-linked biases in age estimation from vertebral growth band counts in the 140 bull sharks (*Carcharhinus leucas*) investigated in this work. Numbers along the 1:1 equivalence line (dotted line) indicate sample size for each age. Error bars in each case represent the 95% confidence intervals for the mean age assigned by reader B to all the fish assigned a given age by reader A

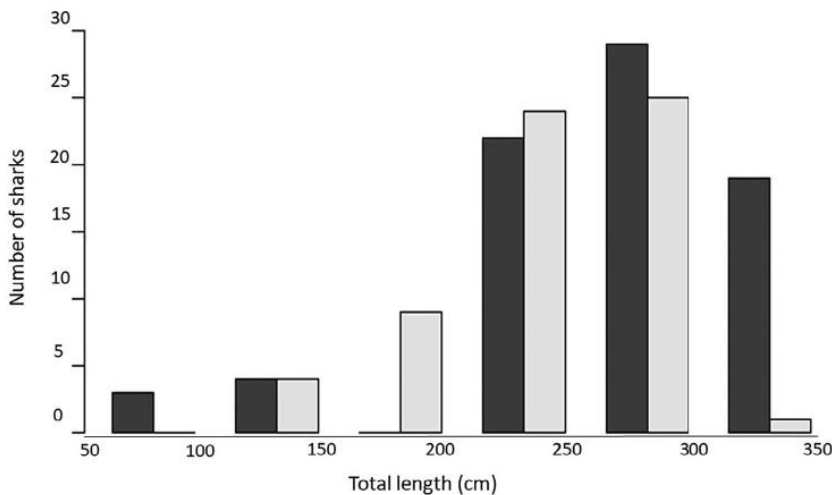


FIGURE 4 Number of bull shark (*Carcharhinus leucas*) individuals studied by size class (L_T , cm) and sex. (■) females ($n = 77$); (□) males ($n = 63$)

mainly due to the difficulty in distinguishing growth band pairs for older ages because seasonal growth bands tend to be narrower as a result of the decrease in fish growth with age (Cruz-Martinez

et al., 2004; Natanson *et al.*, 2014). For some species of sharks, however, band pair deposition is annual for only a portion of the lifespan (Natanson *et al.*, 2014; Passerotti *et al.*, 2014), a process referred to as

FIGURE 5 Age distribution for female and male bull sharks (*Carcharhinus leucas*) caught around Reunion Island. (■) females ($n = 77$); (□) males ($n = 63$)

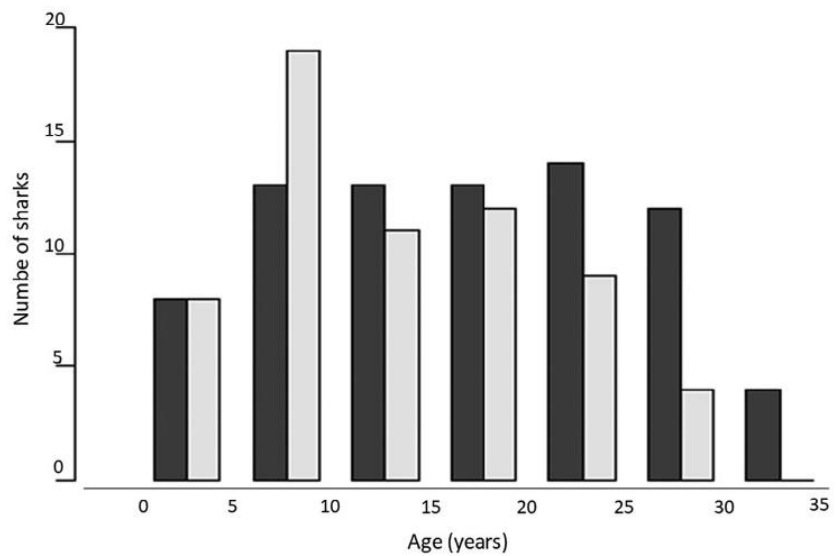
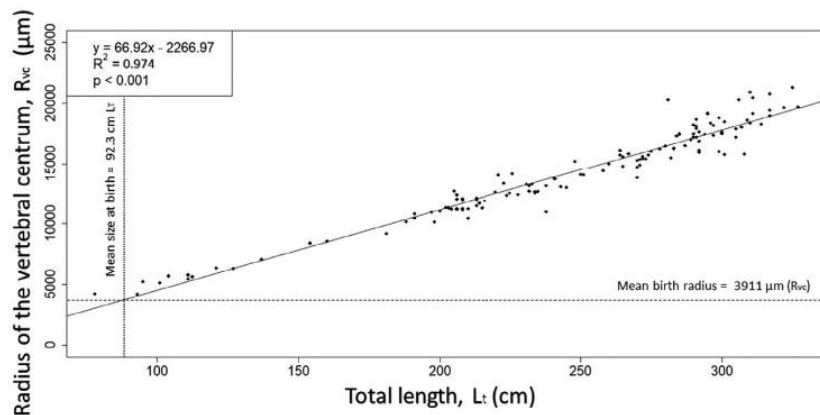


FIGURE 6 Relationship between the radius of the vertebral centrum (R_{vc}) and body total length (L_T) for 136 individuals of bull shark (*Carcharhinus leucas*). The horizontal dashed line represents the mean radius of the vertebral centrum (R_{vc}) of the birth mark and the vertical dashed line represents the mean size at birth (L_T)



the 'missing time' (Passerotti *et al.*, 2014). Factors that influence the differential rate of calcium deposition in sharks' vertebrae centra are not well understood yet. Changes in temperature, diet (Stevens, 1975) and stress-related activities such as migration (Pratt & Casey, 1983) have been suggested. This highlights the importance of validating the method, including for old specimens, before applying it for age estimation. In the present study, RMI analysis suggested that growth band pairs, each consisting of an opaque plus a translucent zone, were formed annually on the vertebrae of *C. leucas* specimens captured in Reunion Island, as already observed for this species in other locations (Branstetter & Stiles, 1987; Neer *et al.*, 2005; Tillett *et al.*, 2011; Wintner *et al.*, 2002). However, this analysis was performed on the vertebrae of 40 individuals only (28.58% of our total sample) for which the last growth bands were easily measurable. These fish were mainly small individuals, with sizes of 121–271 cm L_T , which calls for caution when interpreting our age estimates, especially for large and old individuals. To our knowledge, missing time has never been observed for *C. leucas* so far. However, other validation methods such as

tetracycline injection (Cailliet & Goldman, 2004; Panfili *et al.*, 2002) or capture–recapture might improve the accuracy of size-at-age estimates and lead to the production of more robust models for local growth in the species. This being said, the CV (Chang, 1982) in this study did not exceed the 5% level recommended by Campana (2001) and the APE, age-bias plot and symmetry tests produced are among the most precise obtained for the species so far (Cruz-Martinez *et al.*, 2004; Neer *et al.*, 2005; Wintner *et al.*, 2002). This substantiates our ability to correctly interpret vertebral band pairs for *C. leucas* in our study area and confirms previous conclusions that *C. leucas* is relatively easy to age for a shark species.

4.2 | Size, growth and age of *Carcharhinus leucas* in Reunion Island

Due to a combination of problems in sampling and growth band pairs reading on the vertebrae, maximum predicted lengths in sharks are

TABLE 1 Average percentage of error (APE) and coefficient of variation (CV) in the age estimates obtained by two successive vertebra readings (first and second reads) by each of two independent readers (A and B)

Reader	First read		Second read		n
	APE	CV	APE	CV	
A	–	–	1.94	2.74	140
B	–	–	0.80	1.13	140
A vs. B	3.84	5.44	2.15	3.04	140

Note. n, number of fish aged.

assigned according to each reader (age-bias plot; Figure 3). The age-bias plot indicates high agreement around the 1:1 line and no systematic bias between readers (Figure 3). Chi-square tests of symmetry showed that the small differences in age estimates between readers were only due to random errors ($n = 140$; Bowker: $X_2^2 = 53.67$, d. f. = 54, $P = 0.49$; Evans-Hoenig: $X_2^2 = 9.55$, d. f. = 8, $P = 0.30$; McNemar: $X_2^2 = 2.85$, d. f. = 1, $P = 0.09$).

3.2 | Size-at-age distribution around Reunion island

The mean total length (L_T) of the bull sharks used in this work was 246.40 ± 57.20 (mean \pm s.d.) cm. Females ($L_T = 78$ – 327 cm) were significantly ($P < 0.001$) larger than males ($L_T = 101$ – 310 cm), with mean lengths of 257.60 ± 60.97 and 232.80 ± 49.34 cm, respectively. The average difference in size between them was ~ 16.10 cm at 20 years old. Size frequency distributions were non-normal for both sexes due to a lack of small sizes in the captures. Indeed, only seven females and four males in our dataset were smaller than 150 cm and, in the 150–200 cm size-class, there were no females and only nine males (Figure 4). The average age in the captures was 15.11 ± 8.49 years (Figure 5), with females (0.20–33.50 years old) significantly ($P = 0.023$) older than males (0.25–29.75 years old) as mean ages for the two sexes were 16.60 ± 8.98 and 13.29 ± 7.54 years, respectively.

A significant and robust linear relationship was found between the radius of the vertebrae (R_{v_i}) and the total length (L_T) of individuals (Pearson test, $n = 135$, $R^2 = 0.974$, $P < 0.001$; Figure 6) with no sex-related significant difference in its parameters (ANCOVA, $P = 0.09$). Based on the width of the BM, ranging from 34.52 to 43.87 mm (mean \pm s.d. 39.11 ± 2.20 mm) with no significant difference between sexes (Wilcoxon test, $n = 137$, $W = 2729$, $P = 0.08$), the estimated range of body sizes at birth in our sample was estimated to be 89.00–95.60 cm, around an average size of 92.30 ± 37.92 cm.

3.3 | Local growth equations and minimum and maximum sizes

Von Bertalanffy growth equations for *C. leucas* in Reunion Island were estimated to be $L_t = 314(1 - e^{-0.0814(t+5.45)})$ for males and $L_t =$

$321.5(1 - e^{-0.0999(t+3.420)})$ for females (Table 2). Indeed, significantly different growth models were obtained for the two sexes (ANCOVA, $P < 0.001$). As a result, predicted local maximum sizes in the area (L_∞) differed between sexes, with estimates of 321 cm for females and 314 cm for males (Table 2). Interestingly, while male *C. leucas* in our sample were all below 314 cm in size, three of the females captured in the area (322, 325 and 327 cm L_T) were larger than the maximum 321 cm predicted by the Von Bertalanffy growth equation obtained for predicting their growth. Using the corresponding models, the longevity of the species (95% of L_∞ ; Taylor, 1975) in the area was estimated to be 29.50 years (31.40 years for males and 26.30 years for females). Average ages at maturity were estimated to be 11.30 and 12.70 years (from L_{750} 234 and 257 cm; Pirog et al., 2019a) for males and females, respectively. Growth models including embryos did not differ significantly from those with only free-swimming individuals (ANCOVA, $P > 0.05$). Including the two embryos in the models, however, produced smaller estimates for both the global birth size: 97.00 cm L_T instead of 100.00 cm L_T , and the asymptotic maximum size, 307.3 cm L_T instead of 314 cm L_T for males and 320.9 cm L_T instead of 321.5 cm L_T for females (Table 2 and Figure 7). Therefore, both types of models are displayed in Table 2.

4 | DISCUSSION

This study is the first to provide age and growth information for *C. leucas* around Reunion Island and the second in the western Indian Ocean, after Wintner et al.

(2002) in South Africa. Our results are consistent with previous findings on this species in other parts of the world (Branstetter & Stiles, 1987; Cruz-Martínez et al., 2004; Natanson et al., 2014; Neer et al., 2005; Tillett et al., 2011) and with the data gathered so far in other elasmobranchs (Cailliet & Goldman, 2004; Cortés, 2000). In particular, the low growth rate and the late age at maturity found here for *C. leucas* are typical of large carcharhinid species (Cortés, 2000). The von Bertalanffy models obtained, however, suggest that life history traits for the species in Reunion Island differ from those observed in other locations (Branstetter & Stiles, 1987; Cruz-Martínez et al., 2004; Natanson et al., 2014; Neer et al., 2005; Tillett et al., 2011), with the exception of South Africa (McCord & Lamberth, 2009; Wintner et al., 2002) where similarly high maximum sizes and sizes at birth were described (Table 3). These results corroborate a recent study on *C. leucas* genetics, which suggested genetic isolation between *C. leucas* populations from the western Indian Ocean and those from the western Atlantic and western Pacific Oceans (Pirog et al., 2019a). If true, this has important implications in terms of population management for *C. leucas* around the island, where fishing mainly targets large individuals.

4.1 | Verification and precision

Age underestimation is common for sharks and rays when counting annual growth band pairs on calcified structures (Harry, 2018). This is

TABLE 3 Summary of the main relative information on length, age and life history traits from different studies

	Compagno (1984)	Branstetter and Stiles (1987)	de la Cruz et al. (1996)	Wintner et al. (2002)	Cruz-Martínez et al. (2004)	Neer et al. (2005)	Tillett et al., 2011	Natanson et al. (2014)	This study
Bull shark (<i>C. leucas</i>)									
L_T (cm) mean	NA	F = 242-268 M = 213-245	206.2	NA	NA	NA	NA	NA	F = 257.6 M = 232.8
L_T (cm) max.	340	F = 268 M = 245	F = 334	F = 284 M = 278	F = 271 M = 254	F = 271.21 M = 245.80	F = 318 M = 276	F = 269 M = 254	F = 327 M = 310
Age max. (years)	14	F = 24 M = 21	NA	F = 32 M = 29	F = 28 M = 23	F = 29 M = 25	F = 26 M = 22	F = 27 M = 25	F = 33.5 M = 29.7
L_∞	NA	285	NA	295.3	256.4	377.7	350.7	259	321.6
t_0		-3.00		-5.120	-1.935	-6.844	-2.485	NA	-4.231
k		0.076		0.071	0.1397	0.042	0.082	NA	0.0889
Length (cm) to maturity	250	F > 225 M = 210-220	F = 204 M = 190-200	F = 249 M = 246	F = 204 M = 190-200	NA	NA	F = 228 M = 208	F = 257 M = 234
Age (years) to maturity	6	F > 18 M = 14-18	NA	F = 21	F = 10 M = 9-10	NA	9.5	F = 15 M = 16	F = 12.7 = 11.34
Gestation time (months)	10-11	10-11	10-11	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Birth size (cm)	56-81	75	78	89-97	NA	56-97	NA	76	92-100
Number of pups	1-13	NA	1-22	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Study locations	Symposis of world data	Northern Gulf of Mexico	Gulf of Mexico	South Africa	Southern Gulf of Mexico	Northern Gulf of Mexico	North Australia	Western North Atlantic	Reunion Island (Indian Ocean)

Note. F, female; M, male; NA, not available.

TABLE 2 Summary of the biometric and growth parameters data for 140 bull sharks from Reunion Island, with the inclusion or not of embryos in the von Bertalanffy model

Bull shark (<i>C. leucas</i>)	Free swimming individuals			Embryos included		
	Combined sexes	Males	Females	Combined sexes	Males	Females
Sample size	140	63	77	142	64	78
L_T min.	78	101	78	78	79	78
L_T max.	327	310	327	327	310	327
L_T mean	246.4	232.8	257.6	244.1	230.4	255.3
Age min.	0.20	0.25	0.20	-0.083	-0.083	-0.083
Age max.	33.5	29.7	33.5	33.5	29.7	33.5
Age mean	15.1	13.3	16.6	14.9	13.1	16.4
BM mean	39.11	38.70	39.44	39.11	38.70	39.44
L_∞	321.6	314	321.5	319.6	307.3	320.9
t_0	-4.231	-5.450	-3.420	-3.921	-4.551	-3.300
k	0.0889	0.0814	0.0999	0.0923	0.0911	0.1013
Estimated size at birth	100	112.4	93.1	97	104	91.2
Longevity	29.5	31.4	26.3	28.5	28.1	26.3
L_{T50}	-	234	257	-	234	257
Age at maturity	-	11.34	12.7	-	11.18	12.63

Note. All lengths (except BM) are in cm. L_T , total length; age and longevity in years; BM, birth mark width in mm; L_∞ , t_0 and k , parameters of the von Bertalanffy growth model; L_{T50} , size at maturity for each sex (from Pirog et al., 2019a).

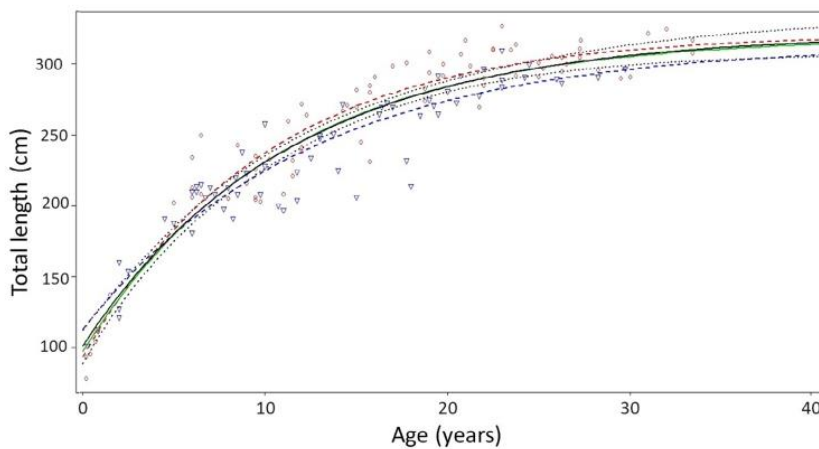


FIGURE 7 Fitted von Bertalanffy growth model for the bull shark (*Carcharhinus leucas*) in Reunion Island for only free-swimming individuals (combined sexes, females and males) and for free-swimming with embryos included (only combined sexes). (○) females, $n = 77$; (▽) males, $n = 63$; (—) combined sexes; (---) 95% confidence interval; (----) females; (.....) males (—) embryos included

usually lower than those observed in the field (Harry, 2018). This was the case here and in most studies involving *C. leucas* worldwide, except for one study in Northern Australia, where the maximum total length observed for *C. leucas* (318 cm L_T) was smaller than the average maximum length ($L_\infty = 350.7$ cm) predicted by the von Bertalanffy growth model (Tillett et al., 2011). This might reflect an artificial inflation of the L_∞ estimate though due to the lack of large individuals in the local dataset since parameter estimates with the von Bertalanffy equation are greatly influenced by extreme values (Haddon, 2010; Natanson et al., 2014).

With total lengths up to 327 cm and an average predicted maximum size of 321.57 cm, the *C. leucas* specimens caught around

Reunion Island are globally larger than those from other locations (Table 3 and Figure 8), as already pointed out by Blaison et al. (2015). Indeed, studies in the Gulf of Mexico reported local maximum total lengths of 231.21 and 258.00 cm for female and male bull sharks, respectively (Branstetter & Stiles, 1987; Cruz-Martinez et al., 2004; Neer et al., 2005) and, to our knowledge, the largest individual of the species ever observed was a female of 400.00 cm tagged in the Breede River, along the south-eastern coast of South Africa (McCord & Lamberth, 2009). These results support the hypothesis that *C. leucas* from Indian Ocean populations are larger than those from Atlantic ones (Pirog et al., 2019a, 2019b). In sharks, life history traits can differ between conspecific populations, reflecting spatial

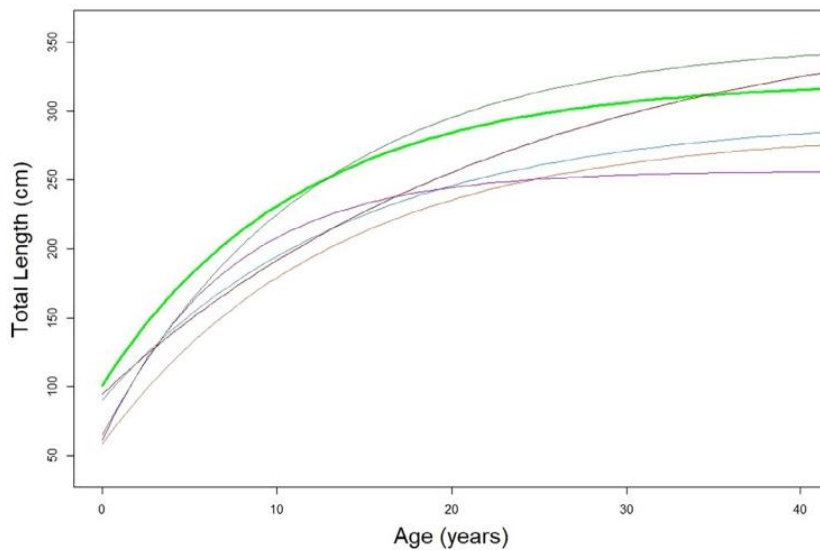


FIGURE 8 Comparison of the von Bertalanffy growth curve fitted for the bull shark (*Carcharhinus leucas*) in Reunion Island (present study) with those obtained in other published studies. (—) Reunion Island, present study; (—) South Africa, Wintner *et al.* (2002); (—) north Australia, Tillett *et al.* (2011); (—) northern Gulf of Mexico, Branstetter & Stiles (1987); (—) southern Gulf of Mexico, Cruz-Martínez *et al.* (2004); (—) northern Gulf of Mexico, Neer *et al.* (2005)

differences in population dynamics and resilience to exploitation (Dulvy *et al.*, 2008). This could explain the larger sizes observed in this work. However, all other life history parameters derived from the von Bertalanffy model fall within the range of the values from other studies (Table 3). Alternatively, because until 2012 and the beginning of the shark control programme in Reunion Island the local *C. leucas* population was barely fished, the presence of large individuals in this population could reflect its pristine state. A last explanation could lie in the use of different fishing gear (with different size-related selectivity) among locations. Around Reunion Island, the shark control programme uses large hooks to target large individuals and limit bycatches (Guyomard *et al.*, 2019). Even if size-related selectivity cannot explain all differences, as in all studies both large and small individuals were caught, it remains an important factor to consider.

The von Bertalanffy growth model is the most commonly applied in elasmobranch studies (Cailliet & Goldman, 2004). It has been largely used to describe growth in *C. leucas* (e.g., Branstetter & Stiles, 1987; Neer *et al.*, 2005), which explain its use for the present work. Yet it does not always provide the best fit with size-at-age data in fish (Cailliet & Goldman, 2004). Several models and multimodel combinations exist and can be used to describe shark growth (Smart *et al.*, 2016). The use and comparison of these different models could improve growth description for the local population of *C. leucas* in the future. For example, in the western North Atlantic, Natanson *et al.* (2014) found the Gompertz and logistic models to provide better descriptions of growth for *C. leucas* males and females, respectively. Still, such model comparisons should be made with caution, as growth modelling in a given shark population can provide different results depending on the age or length distribution in the sample (Natanson *et al.*, 2014; Neer *et al.*, 2005). In particular, the lack of small and old individuals in the sample can significantly influence growth model estimates (Goldman *et al.*, 2012; Haddon, 2010; Natanson *et al.*, 2014; Neer *et al.*, 2005; Wintner *et al.*, 2002). This highlights the need for

better scientific monitoring of the bull shark population around Reunion Island to improve the quality of the local size-at-age dataset.

In this study, *C. leucas* growth rate was found to differ between sexes, with a 3%–5% smaller maximum size predicted in males than in females. This confirms the sex-related differences in growth parameters already reported for the species at other locations (Figure 8 and Table 3) and is in agreement with the 10% size difference between sexes in favour of the females observed by Cortés (2000) on 164 species of sharks and the 7% found by Garrick (1982) on 24 species of the genus *Carcharhinus*. A characteristic of the dataset in the present study, however, is the absence of females for the 150–200 cm L_T range. To our knowledge, this sex-related difference in the size distribution (nine males and zero females) has never been reported in other *C. leucas* populations. Scientific sampling efforts around the island in the future should aim at determining whether this current size gap in the catches reflects a local particularity in the behaviour or the ecology of 150–200 cm L_T females. Further investigations could also help in understanding the biology of *C. leucas* juveniles and subadults around the island, which is still largely unknown. Indeed, small size classes (<200 cm L_T) were poorly represented in our samples for both sexes (Figure 4), probably because the large size hooks gear used in the shark control programme targets the largest individuals in the population. However, because access to estuarine ecosystems is of key importance for both parturition and early development in *C. leucas* (Werry *et al.*, 2011), it is likely that the newborns and juveniles of the species remain near the mouths of local perennial rivers, which are mostly located on the rainy eastern coast of the island. As the focus for the shark control programme is on the western coast of the island, near coral reefs with limited freshwater inputs (Figure 1), this habitat preference may also partly explain the low representation of small size classes in our sample.

Around Reunion Island, both sexes of *C. leucas* were found to mature at ages between 11 and 13 years, which falls within the values

reported for the species at other locations (Table 3), and between the ages at maturity found in Australia (Tillett *et al.*, 2011) and in South Africa (Wintner *et al.*, 2002). The longevity estimates found (29.50 years) are also similar to those previously reported at other locations (Table 3), with one noticeable exception: in South Africa longevity was estimated to be >50 years (Wintner *et al.*, 2002).

4.3 | Size at birth of *C. leucas* in Reunion Island

Size at birth is particularly difficult to evaluate in *C. leucas* due to the worldwide variability in its life history traits. The mean birth size reported for the species is 78.33 ± 2.56 cm, but it is apparently larger (97.73 cm) in South Africa (Wintner *et al.*, 2002) than in the Atlantic (70–80 cm; Branstetter & Stiles, 1987; Castro, 1983; Compagno, 1984; Natanson *et al.*, 2014; Neer *et al.*, 2005; de la Cruz *et al.*, 1996; Snelson *et al.*, 1984). Around Reunion Island, Pirog *et al.* (2019b) estimated the birth size of the species to be between 70 and 80 cm, based on the analysis of 16 litters, and local anglers reported free-swimming juveniles of 68–79 cm (T. Poirout, pers. obs.). In this study, the growth model predicted a birth size of 100 cm, but this estimate decreased to 97 cm when including near full-term embryos in the dataset. The lack of newborns and juveniles in our sample likely led to birth size overestimation using von Bertalanffy growth modelling. Indeed, when using the local relationship between R_{vc} and body total length (L_T) in the species, BM widths suggested a mean birth size of 92.30 cm, which better fits with local field observations. Cortés (2000) highlighted a universal positive correlation between female and offspring body sizes in sharks. It seems plausible that in bull sharks as well, larger and older females produce larger offspring. Larger female sizes in Reunion Island could therefore explain the local larger birth size when compared to most of the other study sites. This idea is also supported by the variability in BM widths observed among vertebrae (34.52–43.87 mm), which might reflect individual differences in mother sizes. Finally, the larger birth size estimates found in this study, but also in South Africa (Wintner *et al.*, 2002), are an additional argument supporting the hypothesis of a distinct population of bull sharks, with higher demographic parameters, in the western Indian Ocean.

4.4 | Shark risk and the shark control programme

The results of this work confirm that bull sharks around Reunion Island exhibit typical characteristics of a K-selected fish population, with large maximum sizes, high longevity, late maturity, low fecundity and slow growth for both sexes (Stearns, 1992). These K-selected characteristics make populations particularly vulnerable to the removal of large and mature individuals. Depending on the population size and its degree of connectivity with other populations in the Indian Ocean, the ongoing shark control programme could significantly affect the local population dynamics. As a matter of fact, the high abundance of the capture of old individuals, larger than at most other locations where studies were conducted, suggests that until the beginning of the shark control programme in 2012 the *C. leucas*

population around the island was relatively pristine. Knowledge of the local natural populations' dynamics is needed to appreciate whether the current fishing pressure acts as an additive or a compensatory source of mortality (Allen *et al.*, 1998). Indeed, the local shark control only aims to eliminate potentially dangerous specimens that would swim close to coastal areas where human activities develop, so the idea is to only reduce the local population size to a threshold for which the probability of shark bites will be close to nil. A long-term follow-up of the catches could help identify trends in *C. leucas* body length and possible indirect effects of this targeted fishing (Stevens *et al.*, 2000). Fishing pressure, especially on large individuals, can lead to changes in the structure and life history traits in some populations (Stevens *et al.*, 2000). In response to demographic changes, changes in growth rate (Sminkey & Musick, 1995) or in reproductive parameters (Holden & Vince, 1973; Walker, 1998) can be observed in elasmobranch populations (Roff *et al.*, 2018; Stevens *et al.*, 2000). Fecundity tends to increase with body size so that populations with a higher proportion of larger fish have greater reproductive potential. A better understanding of the general ecology of this species and a follow-up of its catches around Reunion Island are essential to predict the consequences of the shark control programme on the risk of human attack by *C. leucas* and the local population dynamics of the species. It is also vital to infer the possible impact of the programme on the functioning of local ecosystems. Indeed, large shark individuals are rare in most ecosystems, yet they have a unique functional role as true apex predators (Roff *et al.*, 2016). The removal of these individuals from the coastal habitats around Reunion Island could have unexpected consequences on the goods and services provided by these ecosystems.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank B. Rêche, D. Guyomard, C. Perry and the professional fishermen for support in providing samples. Constructive comments from the two anonymous reviewers greatly improved the manuscript. This study was financially supported by DEAL/Réunion through the EURRAICA and ACROVER programmes. F.H. benefits from a doctoral fellowship from the Reunion Island Regional Council (European Social Fund).

CONTRIBUTIONS

S.J. and A.D. designed the research. F.H., T.P. and L.J. contributed to data acquisition and generation. F.H. and M.L. prepared samples. F.H. analysed the data and wrote the original draft. All authors contributed to the writing of the manuscript.

ORCID

Sébastien Jaquet  <https://orcid.org/0000-0003-4199-4657>

REFERENCES

- Allen, M. S., Miranda, L. E., & Brock, R. E. (1998). Implications of compensatory and additive mortality to the Management of Selected Sportfish Populations. *Lakes & Reservoirs: Science, Policy and Management for Sustainable Use*, 3, 67–79.

- Ballas, R., Saetta, G., Peuchot, C., Elkienbaum, P., & Poinset, E. (2017). Clinical features of 27 shark attack cases on La Réunion Island. *Journal of Trauma and Acute Care Surgery*, 82, 952–955.
- Beamish, R. J., & Fournier, D. A. (1981). A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 982–983.
- Blaison, A., Jaquemet, S., Guyomard, D., Vangrevelinghe, G., Gazzo, T., Cliff, G., ... 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, 199–208.
- Branstetter, S., & Stiles, R. (1987). Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 20, 169–181.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2nd ed.). New York, NY: Springer.
- Cailliet, G. M., & Goldman, K. J. (2004). Age determination and validation in Chondrichthyan fishes. In J. C. Carrier, J. A. Musick, & M. R. Heithaus (Eds.), *Biology of sharks and their relatives* (pp. 399–447). Boca Raton, FL: CRC Press.
- Cailliet, G. M., Smith, W. D., Mollet, H. F., & Goldman, K. J. (2006). Age and growth studies of Chondrichthyan fishes: The need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes*, 77, 211–228.
- Campana, S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, 59, 197–242.
- Campana, S. E., Annand, M. C., & Mcmillan, A. I. (1995). Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124, 131–138.
- Campana, S. E., Ferretti, F., & Rosenberg, A. (2016). Sharks and other elasmobranchs. In United Nations (Ed.), *The first global integrated marine assessment, World Ocean Assessment I* (pp. 1437–1451). New York, NY: United Nations.
- Castro, J. I. (1983). *The sharks of north American waters* (p. 1). College Station, TX: Texas A & M University Press.
- Chang, W. Y. (1982). A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39, 1208–1210.
- Cliff, G., & Dudley, S. F. J. (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.
- Compagno, L. J. (1984). FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. *FAO Fisheries Synopsis*, 125, 251–655.
- Compagno, L. J., Ebert, D. A., & Smale, M. J. (1989). *Guide to the sharks and rays of southern Africa*. London, England: New Holland Ltd.
- Cortés, E. (2000). Life history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8, 299–344.
- Cortés, E. (2002). Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology*, 4, 1048–1062.
- Cruz-Martínez, A., Chiappa-Carrara, X., & 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.
- Dulvy, N. K., Baum, J. K., Clarke, S., Compagno, L. J., Cortés, E., Domingo, A., ... Gibson, C. (2008). You can swim but you can't hide: The global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18, 459–482.
- Dulvy, N. K., Simpfendorfer, C. A., Davidson, L. N., Fordham, S. V., Bräutigam, A., Sant, G., & Welch, D. J. (2017). Challenges and priorities in shark and ray conservation. *Current Biology*, 27, R565–R572.
- Evans, G. T., & Hoenig, J. M. (1998). Testing and viewing symmetry in contingency tables, with application to readers of fish ages. *Biometrics*, 54, 620–629.
- Garrick, J. A. F. (1982). Sharks of the genus *Carcharhinus*. NOAA technical Report NMFS Circ 445. 194.
- Goldman, K. J. (2005). 6. Age and Growth of Elasmobranch Fishes. In *Management techniques for elasmobranch fisheries* FAO Fisheries Technical Paper, 474, pp. 76–102.
- Goldman, K. J., Cailliet, G. M., Andrews, A. H., & Natanson, L. J. (2012). Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes. In J. C. Carrier, J. A. Musick, & M. R. Heithaus (Eds.), *Biology of sharks and their relatives*. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Guyomard, D., Perry, C., Tournoux, P. U., Cliff, G., Peddemors, V., & Jaquemet, S. (2019). An innovative fishing gear to enhance the release of non-target species in coastal shark-control programs: The SMART (shark management alert in real-time) drumline. *Fisheries Research*, 216, 6–17.
- Haddon, M. (2010). *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Harry, A. V. (2018). Evidence for systemic age underestimation in shark and ray ageing studies. *Fish and Fisheries*, 19, 185–200.
- Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., & Worm, B. (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 202–210.
- Holden, M. J., & Vince, M. R. (1973). Age validation studies on the Centra of *Raja clavata* using tetracycline. *ICES Journal of Marine Science*, 35, 13–17.
- Lagabrielle, E., Alibert, A., Kiszka, J. J., Loiseau, N., Kilfoil, J. P., & Lemahieu, A. (2018). Environmental and anthropogenic factors affecting the increasing occurrence of shark-human interactions around a fast-developing Indian Ocean Island. *Scientific Reports*, 8, 1–13.
- McCord, M. E., & Lamberth, S. J. (2009). Catching and tracking the World's largest Zambesi (bull) shark *Carcharhinus leucas* in the Breede estuary, South Africa: The first 43 hours. *African Journal of Marine Science*, 31, 107–111.
- McPhee, D. (2014). Unprovoked shark bites: Are they becoming more prevalent? *Coastal Management*, 42, 478–492.
- Mohan, J. A., TinHan, T. C., Miller, N. R., & David Wells, R. J. (2017). Effects of sample cleaning and storage on the elemental composition of shark vertebrae. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 31, 2073–2080.
- Musick, J. A. (1999). *Life in the slow lane: Ecology and conservation of long-lived marine animals*. American Fisheries Society Symposium 23. Bethesda, MD: American Fisheries Society.
- Natanson, L. J., Adams, D. H., Winton, M. V., & Maurer, J. R. (2014). Age and growth of the bull shark in the Western North Atlantic Ocean. *Transactions of the American Fisheries Society*, 143, 732–743.
- Neer, J. A., Thompson, B. A., & Carlson, J. K. (2005). Age and growth of *Carcharhinus leucas* in the northern Gulf of Mexico: Incorporating variability in size at birth. *Journal of Fish Biology*, 67, 370–383.
- Okamura, H., Punt, A. E., Semba, Y., & Ichinokawa, M. (2013). Marginal increment analysis: A new statistical approach of testing for temporal periodicity in fish age verification. *Journal of Fish Biology*, 82, 1239–1249.
- Panfili, J., De Pontual, H., Troadec, H., & Wrigh, P. J. (2002). *Manual of Fish Sclerochronology*. Brest, France: Ifremer-IRD coedition.
- Passerotti, M. S., Andrews, A. H., Carlson, J. K., Wintner, S. P., Goldman, K. J., & Natanson, L. J. (2014). Maximum age and missing time in the vertebrae of sand Tiger shark (*Carcharias Taurus*): Validated lifespan from bomb radiocarbon dating in the Western North Atlantic and southwestern Indian oceans. *Marine and Freshwater Research*, 65, 674–687.
- Pirog, A., Magalon, H., Poirout, T., & Jaquemet, S. (2019a). Reproductive biology, multiple paternity and polyandry of the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Journal of Fish Biology*, 95, 1195–1206.

- Pirog, A., Ravigné, V., Fontaine, M. C., Rieux, A., Gilabert, A., Cliff, G., ... Magalon, H. (2019b). Population structure, connectivity, and demographic history of an apex marine predator, the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Ecology and Evolution*, 9, 12980–13000.
- Pratt, H. L., Jr., & Casey, J. G. (1983). Age and growth of the shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus*, using four methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40, 1944–1957.
- Quod, J.-P., Turquet, J., Conejero, S., & Ralijaona, C. (2000). Ciguatera risk assessment in the Indian Ocean following the 1998 coral bleaching event. Coral Reef Degradation in the Indian Ocean: Status Report.
- de la Cruz RC., Castillo-Geniz, J. L., & Marquez-Farias, F. (1996). Evaluación de la Pesquería de Tiburón en el Golfo de México. Consejo Nacional de Ciencia y tecnología. Informe final del proyecto de investigación 116002-5-1314N9206, 199 p. 1996.
- Roff, G., Doropoulos, C., Rogers, A., Bozec, Y.-M., Krueck, N. C., Aurellado, E., ... Mumby, P. J. (2016). The ecological role of sharks on coral reefs. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 395–407.
- Roff, G., Brown, C. J., Priest, M. A., & Mumby, P. J. (2018). Decline of coastal apex shark populations over the past half century. *Communications Biology*, 1, 223.
- Smart, J. J., Chin, A., Tobin, A. J., & Simpfendorfer, C. A. (2016). Multimodel approaches in shark and ray growth studies: Strengths, weaknesses and the future. *Fish and Fisheries*, 17, 955–971.
- Sminkey, T. R., & Musick, J. A. (1995). Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, before and after population depletion. *Copeia*, 1995, 871–883.
- Snelson, F. F., Mulligan, T. J., & Williams, S. E. (1984). Food habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida coastal lagoons. *Bulletin of Marine Science*, 34, 71–80.
- Stearns. (1992). *Stearns: The evolution of life histories*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Stevens, J. D. (1975). Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 55, 657–665.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., & Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 476–494.
- Taglioni, F., Guiltat, S., Teurlai, M., Delsaut, M., & Payet, D. (2019). A spatial and environmental analysis of shark attacks on Reunion Island (1980–2017). *Marine Policy*, 101, 51–62.
- Taylor, L. R. (1975). Longevity, fecundity and size; control of reproductive potential in a polymorphic migrant, *Aphis fabae* Scop. *Journal of Animal Ecology*, 44, 135–163.
- Tillett, B. J., Meekan, M. G., Field, I. C., Hua, Q., & Bradshaw, C. J. (2011). Similar life history traits in bull (*Carcharhinus leucas*) and pig-eye (*C. amboinensis*) sharks. *Marine and Freshwater Research*, 62, 850–860.
- Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth Laws. II). *Human Biology*, 10, 181–213.
- Walker, T. I. (1998). Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research*, 49, 553–572.
- Walter, J. P., & Ebert, D. A. (1991). Preliminary estimates of age of the bronze whaler *Carcharhinus brachyurus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) from southern Africa, with a review of some life history parameters. *South African Journal of Marine Science*, 10, 37–44.
- Werry, J. M. (2010). *Habitat ecology of the bull shark, Carcharhinus leucas, on urban coasts in eastern Queensland, Australia*. Brisbane, Australia: Griffith University Gold Coast Campus.
- Werry, J. M., Lee, S. Y., Otway, N. M., Hu, Y., & Sumpton, W. (2011). A multi-faceted approach for quantifying the estuarine–nearshore transition in the life cycle of the bull shark, *Carcharhinus leucas*. *Marine and Freshwater Research*, 62, 1421–1431.
- Wintner, S. P., Dudley, S. F. J., Kistnasamy, N., & Everett, B. (2002). Age and growth estimates for the Zambezi shark, *Carcharhinus leucas*, from the East Coast of South Africa. *Marine and Freshwater Research*, 53, 557.

How to cite this article: Hoarau, F., Darnaude, A., Poirout, T., Jannel, L.-A., Labonne, M., & Jaquemet, S. (2021). Age and growth of the bull shark (*Carcharhinus leucas*) around Reunion Island, South West Indian Ocean. *Journal of Fish Biology*, 1–13. <https://doi.org/10.1111/jfb.14813>

III. A- 2. Analyses complémentaires

De nouvelles méthodes d'estimation de la croissance ont été proposées (Smart and Grammer, 2021), utilisant des méthodes de calculs bayésiennes, basées sur la MCMC (Markov Chain Monte Carlo) après la publication de cet article. Cette méthode plus moderne, par rapport à la méthode traditionnelle, qualifiée de « fréquentiste », a été utilisée pour l'étude de l'âge et de la croissance du requin tigre et sera décrite dans le chapitre suivant (Chapitre IV-A). Cette nouvelle méthode est plus robuste et apporte de meilleures estimations des paramètres de croissance, notamment lorsque le jeu de donnée est limité pour les très grands et petits individus, ce qui est le cas dans cette étude sur les requins bouledogue pêchés à La Réunion. Ainsi, pour compléter cette étude, une nouvelle estimation des paramètres de croissance de l'espèce a été réalisée en utilisant cette nouvelle méthode, ainsi qu'en comparant trois différents modèles de croissance (et non plus uniquement le modèle de von Bertalanffy) et en intégrant 3 nouveaux individus capturés après la publication de l'article ci-dessus. Les

individus supplémentaires ont été intégrés car ils sont intéressants pour compléter le jeu de données avec un grand individu femelle (330 cm TL) et deux juvéniles de 95 cm TL (mâle) et 105 cm TL (femelle).

Globalement, cette nouvelle estimation confirme les résultats issus de la première étude utilisant le modèle de von Bertalanffy. Le modèle de von Bertalanffy est bien celui qui décrit le mieux les données, et ceux pour les sexes combinés ou séparés (Tab 5). En effet, les valeurs du LOOIC (leave-one-out-information-criterion, équivalent du critère d'Akaïké AIC pour les modèles bayésiens et fonctionnant d'après le même principe) sont inférieures pour le modèle de von Bertalanffy. Ainsi pour les estimations des paramètres de croissance, seul le modèle de von Bertalanffy a été considéré.

Tableau 5 : Valeurs de LOOIC pour les différents types de modèles de croissance (von Bertalanffy, Gompertz, Logistique), pour l'ensemble des individus, les mâles et les femelles. Les valeurs les plus faibles pour chaque modèle, en gras, indiquent le modèle qui d'adapte le mieux aux données.

Modèle :	von Bertalanffy	Gompertz	Logistique
Tous les individus	1260,23	1272,73	1285,73
Males	564,31	572,86	581,56
Femelles	682,32	688,69	696,42

Les estimations des paramètres de croissance obtenus avec l'approche bayésienne sont similaires à ceux estimés précédemment par la méthode fréquentiste classique (Fig. 32, Tab. 6). En effet, les estimations de longueur maximale théorique (L_{inf}) sont sensiblement les mêmes pour les deux méthodes (seulement 1 cm et 1,1 cm d'écart pour l'ensemble des individus et les femelles respectivement). L'estimation de la longueur maximale théorique du modèle bayésien est inférieure de 3.2 cm pour les mâles, comparée au modèle fréquentiste (Tab. 6). Cette valeur étant plus proche de la taille maximale observée chez les mâles dans nos données (310 cm), cela augmente l'écart entre la croissance des deux sexes. Il ne semble pas y avoir de différences entre les estimations des deux modèles pour le coefficient de croissance (le paramètre k du modèle de von Bertalanffy). Cependant, le modèle bayésien apporte des estimations plus faibles de longueur de naissance (L_0), qui sont plus en accord avec les estimations issues de la régression entre la taille de la vertèbre et la taille de l'animal (soit 92,3 cm). En effet, pour l'ensemble des individus la longueur à la naissance passe à 96,8 cm, contre 100 cm pour l'approche fréquentiste (Tab. 6). Pour les mâles, qui avaient la plus grande longueur à la naissance avec le modèle fréquentiste, une diminution de 13,7 cm est observée.

Ainsi, peu de différences sont observées entre les approches bayésienne et fréquentiste pour l'estimation de la longueur maximale théorique et le coefficient de croissance (L_{inf} et k), mais une diminution de la longueur à la naissance est observée chez les modèles bayésiens. Cela renforce la confiance dans les résultats issus de l'étude initiale et confirme le potentiel des modèles bayésiens à fournir des estimations plus cohérentes pour la période juvénile lorsque l'effectif est faible dans ces classes de taille.

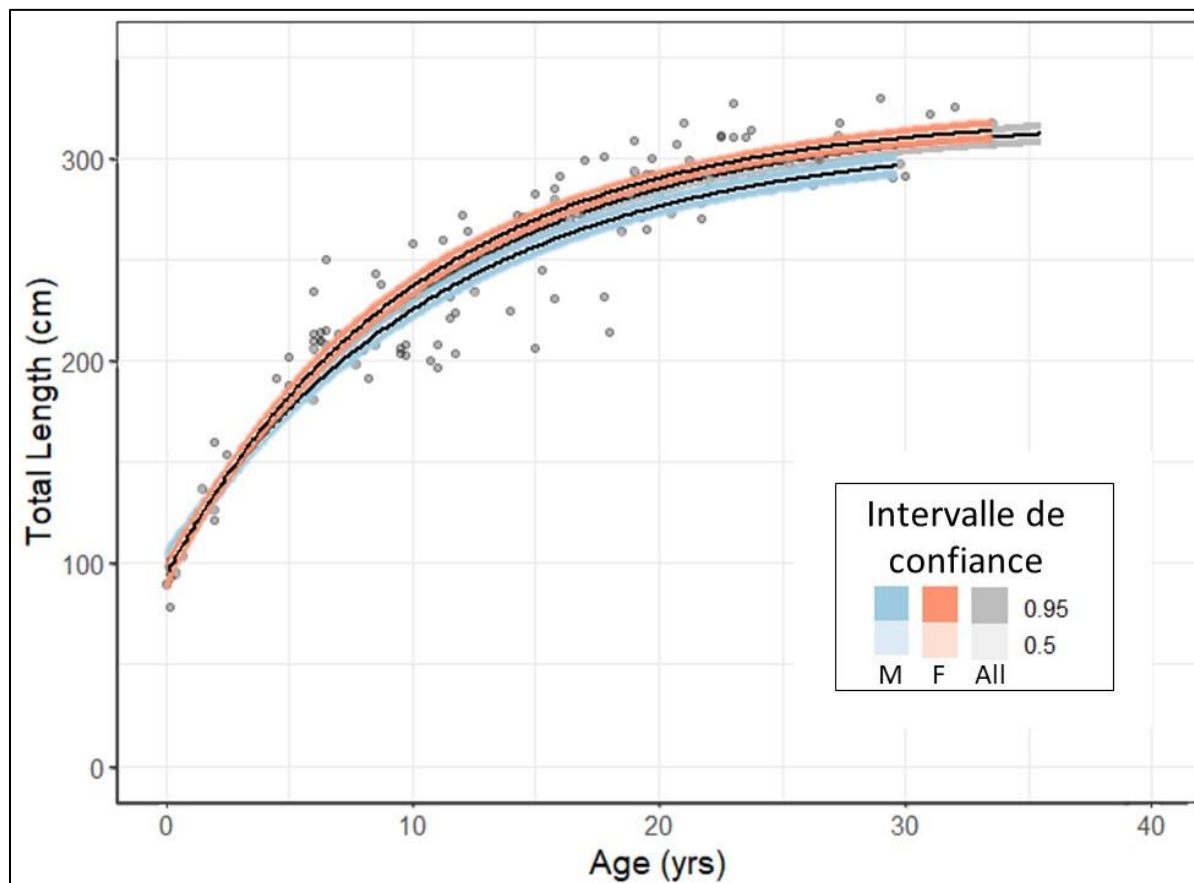


Figure 32 : Courbes de croissance de vonBertalanffy estimées avec une méthode de calcul bayésienne. Les intervalles de confiances à 95% et 5% sont représentés pour les mâles (bleu), les femelles (rouge) et l'ensemble des individus (gris).

Tableau 6 : Comparaison des valeurs des principaux paramètres de croissance issus du modèle de von Bertalanffy entre la méthode fréquentiste et la méthode Bayésienne

<i>C. leucas</i>	Modèle fréquentiste			Modèle Bayésien		
	Tous les individus	Mâles	Femelle	Tous les individus	Mâles	Femelle
Linf	321,6	314	321,5	320,6	310,8	322,6
LO	100	112,4	93,1	96,8	98,8	94,7
k	0,0889	0,0814	0,0999	0,09	0,09	0,10

III. A- 3. Conclusion

Dans un contexte local où les informations générales sur l'écologie de cette espèce est insuffisante, et qu'entre les populations, les traits d'histoires de vie peuvent varier, cette étude est la première à fournir des informations sur l'âge et la croissance du requin bouledogue à La Réunion. A travers l'analyse des vertèbres et le modèle de croissance de vonBertalanffy, il a été identifié que la croissance différait entre les sexes, avec des femelles atteignant des longueurs supérieures à celles des mâles. Les longueurs maximales théoriques et les longueurs à la naissance, d'environ 320 cm et 92 – 96 cm, respectivement, paraissent plus proches de celles d'Australie et d'Afrique du sud, confirmant l'appartenance à une grande population du bassin Indo-Pacifique, différente de celle d'Atlantique. Les requins bouledogues pêchés à La Réunion présente une des traits d'histoires de vie caractéristiques des grands requins, à travers une croissance lente, une maturité tardive, une longue espérance de vie, soient des caractéristiques d'une « stratégie k ». La population locale est ainsi vulnérable à la pêche, notamment au programme de prévention du risque requin à La Réunion, qui cible les grands individus.

III. B. Evolution de la niche trophique et de l'utilisation de l'habitat au cours de la vie du requin bouledogue à La Réunion

III. B- 1. Introduction

Le requin bouledogue es un grand prédateur présent dans les eaux tropicales ou subtropicales du monde entier (Garrick, 1982), impliqué dans l'augmentation des attaques sur l'Homme à La Réunion et pourtant son écologie est très peu connue localement. Les observations de cette espèce sont extrêmement rares en milieu naturel à La Réunion. Des études préliminaires ont été menées sur les mouvements et l'utilisation de l'habitat des requins bouledogue autour de La Réunion par suivi acoustique (Blaison et al., 2015, Soria et al., 2019, Soria et al., 2021) et une étude s'est intéressée à la présence et aux comportements des requins bouledogue sous une ancienne ferme aquacole située en baie de Saint-Paul (Loiseau et al., 2016). Une

étude sur l'écologie trophique de l'espèce à La Réunion a suggéré que les individus, quel que soit leur âge et leur sexe, ont des habitats d'alimentation côtiers (< 70m de profondeur, Trystram et al. 2017). Cependant les connaissances locales sur l'utilisation de l'habitat de l'espèce à La Réunion restent limitées et se concentrent généralement sur la côte Ouest de l'île. Globalement le requin bouledogue est une espèce côtière, capable d'excursions océaniques ou de grandes migrations, et montrant une affinité pour les eaux douces ou saumâtres, dans lesquelles il fait des incursions pour la mise bas puis comme nurseries pour les très jeunes individus (Compagno et al., 1982 ; Gausmann, 2021 ; Heupel & Simpfendorfer, 2011 ; McCord & Lamberth, 2009 ; Tillet et al., 2011 ; Werry et al., 2011). Dans le contexte local d'une jeune île volcanique ne possédant pas de grands fleuves, estuaires ou grandes rivières communiquant bi-directionnellement avec l'océan, l'importance des eaux douces pour la mise bas et le développement des jeunes reste inconnue. Le pourcentage d'individus résidents, les migrations entre habitats côtiers, saumâtres et océaniques et les flux d'individus arrivant ou quittant les eaux de La Réunion sont également à déterminer, ainsi que l'homogénéité, ou pas, des comportements entre individus au cours de la vie. En effet, les changements ontogéniques dans la dépense et les besoins énergétiques, dans le risque de prédation et dans la morphologie entraînent souvent des changements dans l'utilisation de l'habitat à mesure que les besoins individuels changent (Werner et Gilliam 1984). Cependant, la variabilité des facteurs intrinsèques tels que le sexe, la condition physique et les « personnalités » est également importante pour façonner le comportement des animaux et peut entraîner des variations considérables entre les individus au sein des populations, des cohortes et des stades de vie (Sih et al. 2004 ; Bolnick et al. 2011).

Dans d'autres localités il a été montré que l'utilisation de l'habitat varie chez les juvéniles de requin bouledogue selon les différentes classes d'âges ou de tailles, la salinité, la température ou la concentration en oxygène dissous (Curtis et al., 2011., Matich & Heithaus, 2015 ; Ortega et al., 2009 ; Simpfendorfer et al., 2005, Werry et al., 2011) et que plusieurs profils de comportement peuvent exister au sein d'une population, avec notamment des différences d'utilisation préférentielle d'habitats le jour ou la nuit (Ortega et al., 2009). Des changements ontogéniques de l'utilisation de l'habitat sont également observés, en lien avec un changement de l'écologie alimentaire (Werry et al., 2011). Dans la province du Queensland, sur la côte est de l'Australie, on

observe ainsi chez des juvéniles présents en rivières, et dépassant 120 cm, un élargissement du spectre alimentaire, en lien avec le déplacement des juvéniles vers les estuaires et embouchures où des proies différentes sont disponibles (Werry et al., 2011). Une modification ontogénique de l'alimentation a également été observé dans le Golfe du Mexique, où le niveau trophique augmente et la dépendance à la côte et aux eaux douces diminue à mesure que la taille des individus augmente (TinHall & Wells, 2021). A La Réunion, une analyse de la composition isotopique des tissus des requins pêchés a suggéré un élargissement de l'habitat d'alimentation avec l'âge, qui entraîne une diminution de la dépendance des ressources côtières au profit de celles plus océaniques, lors de la croissance des individus, mais aucune augmentation du niveau trophique n'a été mise en évidence (Trystram et al., 2017).

Afin de préciser l'écologie trophique et l'utilisation de l'habitat chez cette espèce et si ces aspects varient en fonction des stades de vie, des sexes, ou des individus, ce travail se propose d'analyser l'évolution des rapports en isotopes stables du carbone, de l'azote et de l'oxygène et des concentrations en éléments traces le long des vertèbres de requins bouledogue pêchés à La Réunion. Il vise à déterminer (i) les habitats des juvéniles et l'importance des eaux douces dans le contexte particulier de l'île de La Réunion, (ii) la variabilité inter-individuelle de l'utilisation de l'habitats chez les individus au cours de leur vie (afin d'apporter des informations sur l'origine des individus pêchés à La Réunion) et (iii) les patrons dominants d'utilisation de l'habitat des requin bouledogue à La Réunion.

III. B- 2. Matériel et méthode

Les requins utilisés pour cette partie de l'étude ont essentiellement été capturés par le programme local de pêche de prévention utilisant des SMART drumline (Guyomard et al., 2020), principalement sur la côte Ouest de l'île (Fig. 33). En complément de cet échantillonnage, quatre juvéniles ont été capturés: une femelle de 105 cm (BF105) et un mâle de 95 cm (BM95) par des filets dans une rivière au nord-est de l'île (la rivière Sainte-Suzanne, Fig. 33), une femelle de 104 cm (BF104) dans un bassin artificiel dans un chantier de construction d'une route côtière en mer, dans le nord de l'île (NRL, La Possession, Fig 2) et une femelle de 93 cm (BF93) a été capturé dans un des bassins d'un grand port de plaisance au nord-ouest de l'île (Le port Ouest, Ville du Port, Fig. 33).

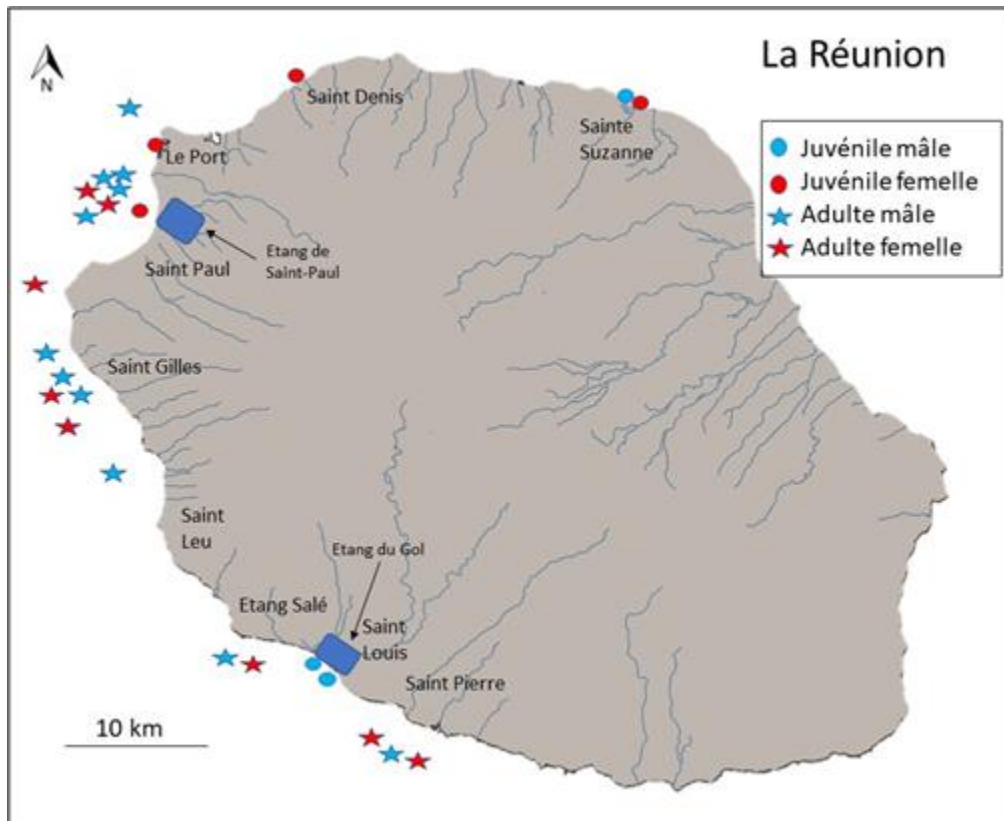


Figure 33 : Carte indiquant les captures des requins bouledogue dont la composition en éléments traces de la vertèbre a été analysée dans cette étude. Les cercles correspondent aux juvéniles et les étoiles aux adultes. En bleu, sont représentés les mâles et en rouge les femelles.

Quels que soient leur mode ou lieu de capture, les requins ont été disséqués, différentes mesures biométriques comme la longueur totale (TL) ont été réalisées et des vertèbres ont été prélevées en avant de la première nageoire dorsale, car elles sont plus larges qu'à l'arrière du corps, ce qui facilite les lectures d'âge et les prélèvements de matière pour les analyses chimiques. Après avoir été nettoyées et libérées de tous les tissus mous et conjonctifs, les vertèbres ont été coupées en leur centre à l'aide d'une scie de précision à lame diamantée (Bhueler Isomet) et en condition stérile afin d'obtenir une tranche d'environ 0,8 mm d'épaisseur. Après avoir été photographiée et mesurée, des lectures d'âge ont été réalisées en comptant les paires de bande de croissance en suivant le protocole standard d'évaluation de l'âge à partir des vertèbres (Cailliet & Goldman, 2004) et décrit précédemment (Chapitre 1). Les tranches de vertèbre ont été placées durant 48h dans un lyophilisateur (Cryotec) afin d'en retirer entièrement l'eau. Une partie de la tranche de vertèbre a été utilisée pour les analyses en éléments traces (LA-ICP-MS) et une autre partie pour les analyses des isotopes stables.

La composition en éléments traces des vertèbres de 27 individus (14 mâles et 13 femelles) a été analysée au LA-ICP-MS. Les analyses de composition en isotopes stables ont été effectuées sur les vertèbres de 53 individus (24 mâles et 29 femelles). Les analyses de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été effectuées sur l'ensemble de ces individus, mais uniquement 16 d'entre eux ont été analysés pour le $\delta^{18}\text{O}$. Neuf individus (6 mâles et 3 femelles) ont été analysés à la fois pour composition en éléments traces en $\delta^{13}\text{C}$, en $\delta^{15}\text{N}$ et en $\delta^{18}\text{O}$.

Détermination des stades de vie

L'étude des changements ontogéniques implique d'étudier chaque paramètre suivant différents stades de vie. Cependant, chez les requins bouledogue, il n'y a pas de consensus ou de définition des classes de vie, la définition varie entre les études (Fig. 34). Une synthèse préliminaire de la littérature a donc été réalisée afin de les définir pour cette étude. Certaines études se basent sur les classes d'âge (Matich & Heithaus, 2015), d'autres sur des classes de taille (Curtis et al., 2011 ; Daly et al., 2013 ; Edwards et al., 2022 ; Simpfendorfer et al., 2005 ; Werry et al., 2011). Les différents stades retrouvés sont globalement : les nouveaux nés (lorsque des cicatrices ombilicales sont présentes), les jeunes de l'année (cf. YOY, de 0 à 1 an), les juvéniles (définition variable), les sub-adultes (période avant la maturité sexuelle, souvent définie d'après la L50, soit la taille à laquelle 50% des individus sont matures); et les adultes (après la maturité sexuelle) (Fig. 34). Parmi ces études, certaines classifications sont subjectives ou n'ont pas de justifications (Werry et al., 2011), certaines se basent sur des études de croissance de populations différentes en admettant qu'elles ne correspondent pas à leurs observations (Simpfendorfer et al., 2005). Cela met en évidence le manque de consensus dans la définition des stades de vie chez le requin bouledogue.

En se basant sur des analyses préliminaires de composition isotopique à fine échelle, et les connaissances locales et globales sur l'écologie et différents regroupements en stade de vie chez le requin bouledogue (Hoarau et al., 2021 ; Pirog et al., 2010, Simpfendorfer et al., 2001, Werry, 2010, Werry et al., 2011), différents regroupements en stade de vie ont été déterminés (Tab. 7). Les stades de vie ont été principalement déterminés d'après les âges estimés (Hoarau et al., 2021). Les principaux stades retenus sont le stade embryonnaire (avant la naissance), la phase juvénile, la phase

sub-adulte (période correspondant à la transition entre la phase juvénile et la phase adulte, où des changements physiologiques peuvent avoir lieu), et la phase adulte.

Cependant, la maturité sexuelle a été déterminée selon les valeurs de L50 de la population locale (Pirog et al., 2019), où certains individus atteignent la maturité bien plus tardivement que d'autres.

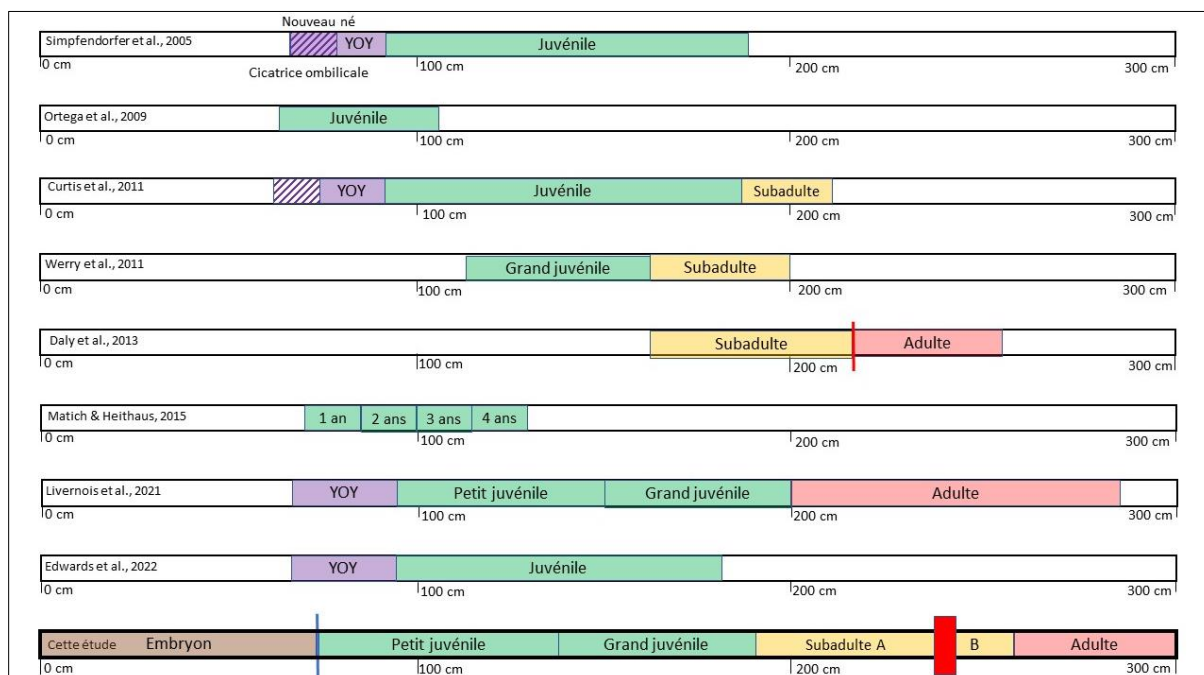


Figure 34 : Représentation des différentes classifications de stade de vie issue de la littérature traitant de l'étude des changements ontogéniques de l'habitat ou de l'alimentation du requin bouledogue.

Tableau 7 : Tableau récapitulatif des stades de vie proposés pour le requin bouledogue. Pour chaque stade de vie, un âge (années), une estimation de la longueur totale (cm) et une estimation de la distance à la vertèbre (mm) sont indiqués.

	Embryon	Juvénile	Subadulte	Adulte
Age (année)	<0	[0 – 5[[5 – 15[>15
Longueur totale (cm)	< 93	93 - 192	192 - 234	>234
Distance au centre de la vertèbre	<3,9	3,9 – 10,5	10,5 – 15,7	>15,7

Analyses statistiques

Pour analyser s'il existe des différences au cours de la vie des individus, les signatures isotopiques (C, N et O) des différents stades de vie ont été testées entre elle. Après vérification de la normalité et l'homogénéité des données, les différences de signatures isotopiques entre les stades, les sexes, et l'interaction des deux, ont été testées (Anova à 2 facteurs et des tests post-hoc). Les métriques de Layman et les niches trophiques ont été calculées pour chaque stade de vie et pour les deux sexes en

utilisant le package SIBER (Jackson, 2011, Layman et al., 2007) sur R (Version 3.5.1, The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Autriche). Des analyses en composantes principales, des analyses de profils individuels en fonction de la taille de la vertèbre et des représentations graphiques en 3-D ont aussi été conduites pour discriminer les groupes (stades de vie, sexe, individus particuliers) de signature trophique différentes.

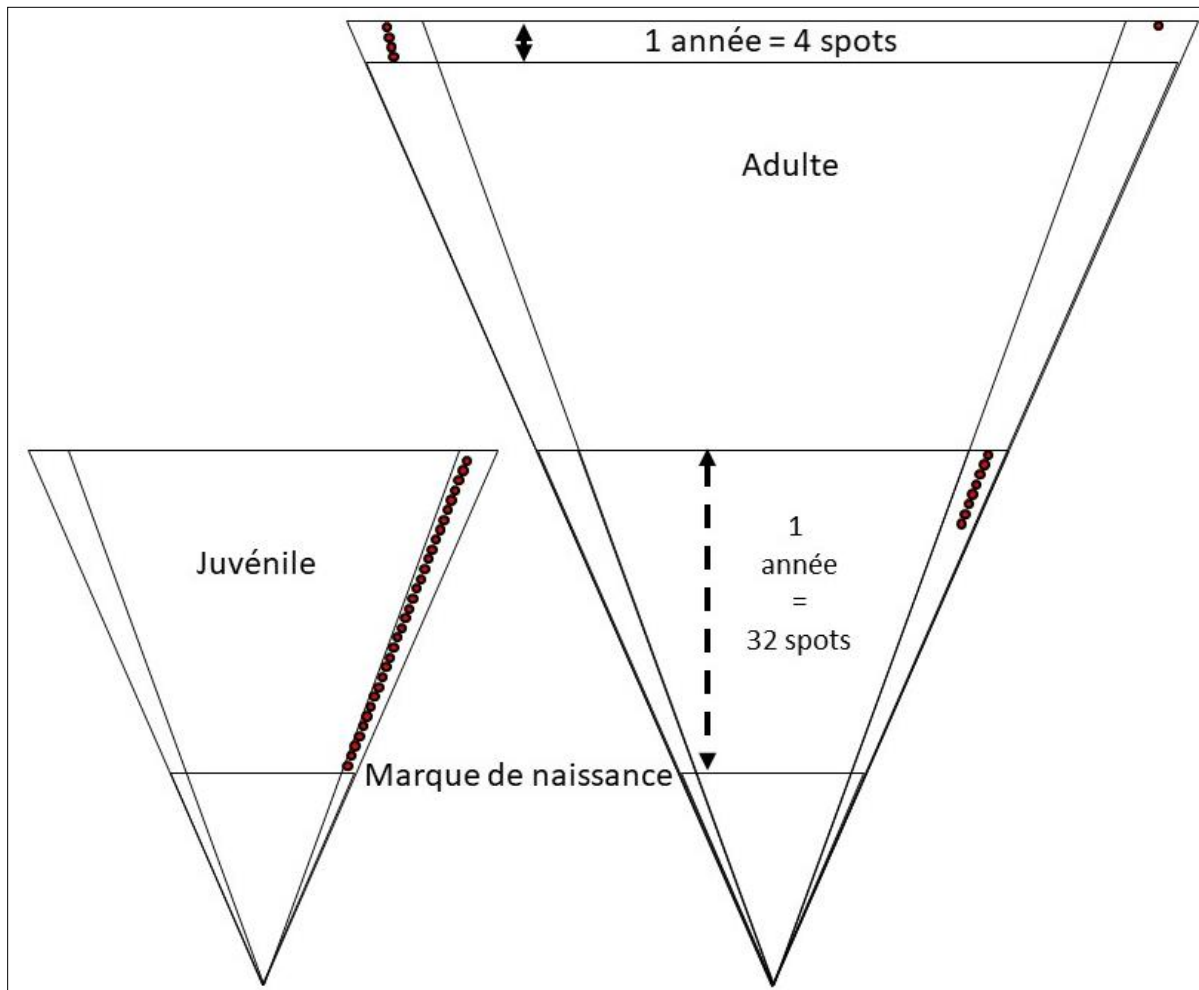


Figure 35 : Comparaison du nombre de spot du LA-ICP-MS pour une année d'un petit juvénile et une année d'un grand adulte sur le schéma simplifié d'une tranche de vertèbre. En moyenne pour les petits juvéniles, une année est représentée par environ 32 spots et une année de fin de vie chez les grands adultes par 4 spots. Ainsi, le dernier spot, en bordure de vertèbre chez les adultes, correspond à environ 3 mois. Cette période correspond environ à 8 spots pour les petits juvéniles.

Pour discriminer les grandes différences de signatures élémentaires entre les individus, des analyses multivariées telles que des analyses en composantes principales, des classifications hiérarchiques et des analyses de similarité ont été effectuées grâce aux package FactoMineR, et SIMPER. Les signatures du bord de la vertèbre pour chaque individu ont été utilisées afin de tester les différences de

signature entre les différents lieux de capture. La croissance de la vertèbre se ralentissant avec le temps, la période correspondant à une distance sur la fin de la vertèbre d'un individu très âgé ne sera pas la même que pour la même distance sur une vertèbre d'un juvénile. Ainsi après mesure de différentes bandes de croissance sur différentes vertèbres, pour une équivalence entre chaque individu, une période d'environ 3 mois a été sélectionnée. Cette période correspond à la période minimale recouverte par un spot de laser, sur les dernières bandes de croissance des grands adultes (Fig. 35). Pour recouvrir cette même période sur les vertèbres des petits juvéniles, 8 points ont été nécessaires par individu (Fig. 35). Ainsi les données correspondant à environ 3 mois de vie ont été comparées pour identifier la signature élémentaire de chaque lieu de capture. Pour chaque individu, la période juvénile (8 spots juste après la marque de naissance) a été comparée de la même manière, afin d'étudier le type d'environnement dans lequel se développent les juvéniles aux premiers stades. Des analyses multivariées ont également été effectuées sur l'ensemble des données, afin de vérifier si de manière générale des différences ont été observées entre les sexes, les stades de vie, ou les individus. Des analyses de profil individuel et des comparaisons de moyennes ont été effectuées pour chaque élément, en fonction de la distance à la vertèbre et du stade de vie. Une première approche a été d'identifier s'il existait des individus dont les profils diffèrent fortement des autres individus, et si c'était le cas, de les traiter séparément. Une description générale de l'évolution des profils élémentaires en fonction de la vertèbre a ainsi pu être effectuée. La comparaison et la dépendance de certains éléments entre eux ont été effectuées, ainsi que s'il existait différents « profils types » dans le comportement de certains éléments.

III. B- 3. Résultats

III. B- 3. a) Variabilité et évolution de la niche trophique

Evolution des profils isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$

L'analyse isotopique des vertèbres de 29 femelles et 24 mâles (Lt = 42 – 330 cm) a permis d'obtenir 399 signatures en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (Tab. 8).

Tableau 8 : Tableau synthétisant pour chaque sexe les effectifs, les moyennes de longueurs totales associées, le nombre d'échantillons réalisés pour les différentes valeurs isotopiques et les différents stades de vie

	Femelle	Mâle
Nombre d'individus	29	24
Longueur totale (cm) moyenne [Min : Max]	241,2 [42 : 330]	228,14 [42 : 310]
Nombre d'échantillons	231	186
Nombre d'échantillons par stade de vie	Embryon : 40 Juvénile : 81 Subadulte : 53 Adulte : 39	Embryon : 32 Juvénile : 77 Subadulte : 59 Adulte : 17
$\delta^{13}\text{C}$ moyenne [Min : Max]	-12,16 [-16,04 : -6,10]	-12,36 [-20,10 : -6,76]
$\delta^{15}\text{N}$ moyenne [Min : Max]	11,55 [9,21 – 13,20]	11,55 [9,71 – 15,30]

Ni la taille (LT en cm) des individus, ni l'estimation de la longueur totale associée à chaque échantillon de vertèbre ne différaient significativement entre les mâles et les femelles (Mann-Whitney-Wilcoxon, $W = 234$, $p = 0,84$ et $w = 21579$, $p = 0.26$, respectivement). Les signatures isotopiques des femelles n'étaient pas significativement différentes des mâles pour $\delta^{15}\text{N}$ (Mann-Whitney-Wilcoxon, $W = 21519$, $p = 0,11$) lorsqu'on considère l'ensemble des données (Fig. 36). En revanche, les femelles avaient des valeurs significativement plus élevées en $\delta^{13}\text{C}$ que les mâles (Mann-Whitney-Wilcoxon, $W = 24111$, $p < 0,001$) (Fig. 36).

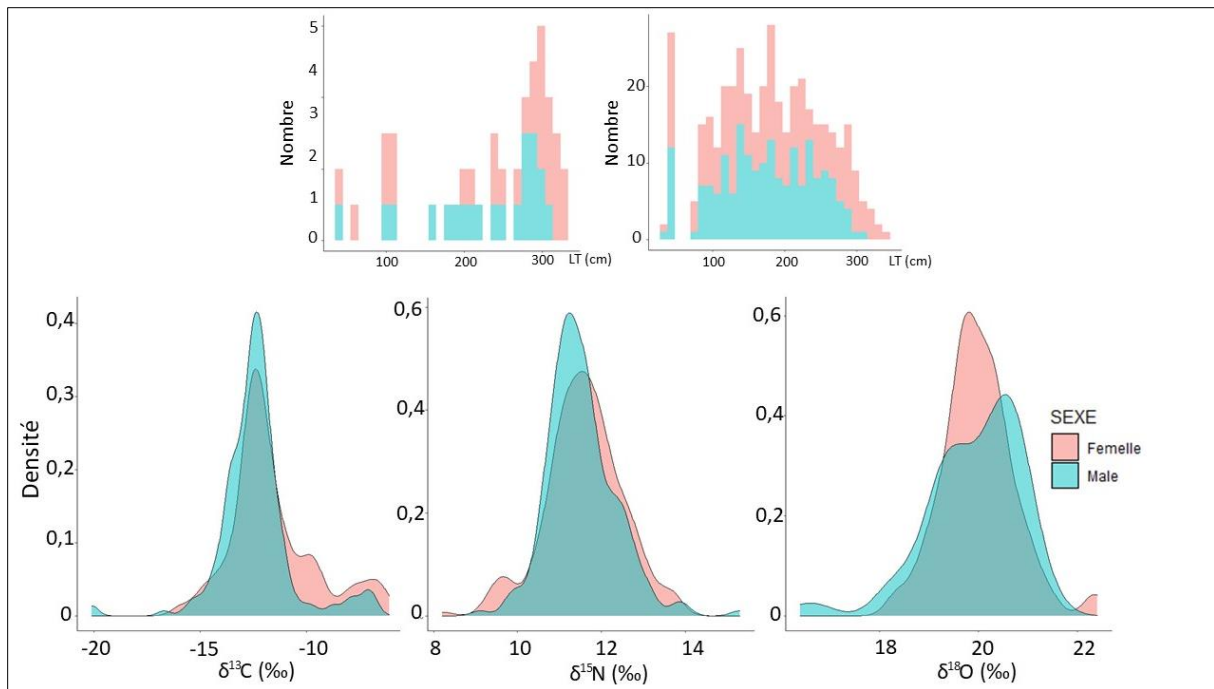


Figure 36 : Distribution des longueurs totales (LT) des individus (en haut à gauche) et des longueurs associées à chaque échantillons (en haut à droite) et des valeurs isotopiques pour le $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{18}\text{O}$ pour les femelles (rouge) et les mâles (bleu).

L'analyse des profils de signatures isotopiques le long de la vertèbre a permis de mettre en évidence des différences individuelles pour les deux isotopes (Fig. 37). Pour $\delta^{13}\text{C}$, bien que les mâles présentait la plus forte variabilité dans les valeurs, les femelles présentait plus de différences individuelles de profils. Les deux sexes avaient une majorité de leurs valeurs aux alentours de la moyenne (environ $-12,25$ ‰), cependant chez les femelles, plusieurs individus ($n = 7$) présentait des valeurs plus fortes, comprises entre -10 et -5 ‰. Pour les mâles ce genre de valeurs fortes étaient plus rares et ne concernaient que 4 individus (BM292B, BM275, iBM280, iBM198, des mâles de $LT = 292, 275, 280$ et 198 cm respectivement) (Fig. 37). Un mâle présentait un profil particulier avec des valeurs extrêmement faibles de $\delta^{13}\text{C} = -20,1$ ‰ (BM281, $LT = 281$ cm) (Fig. 37). Les valeurs plus fortes ou plus faibles ont essentiellement été identifiées aux stades juvéniles et convergeaient chez les adultes.

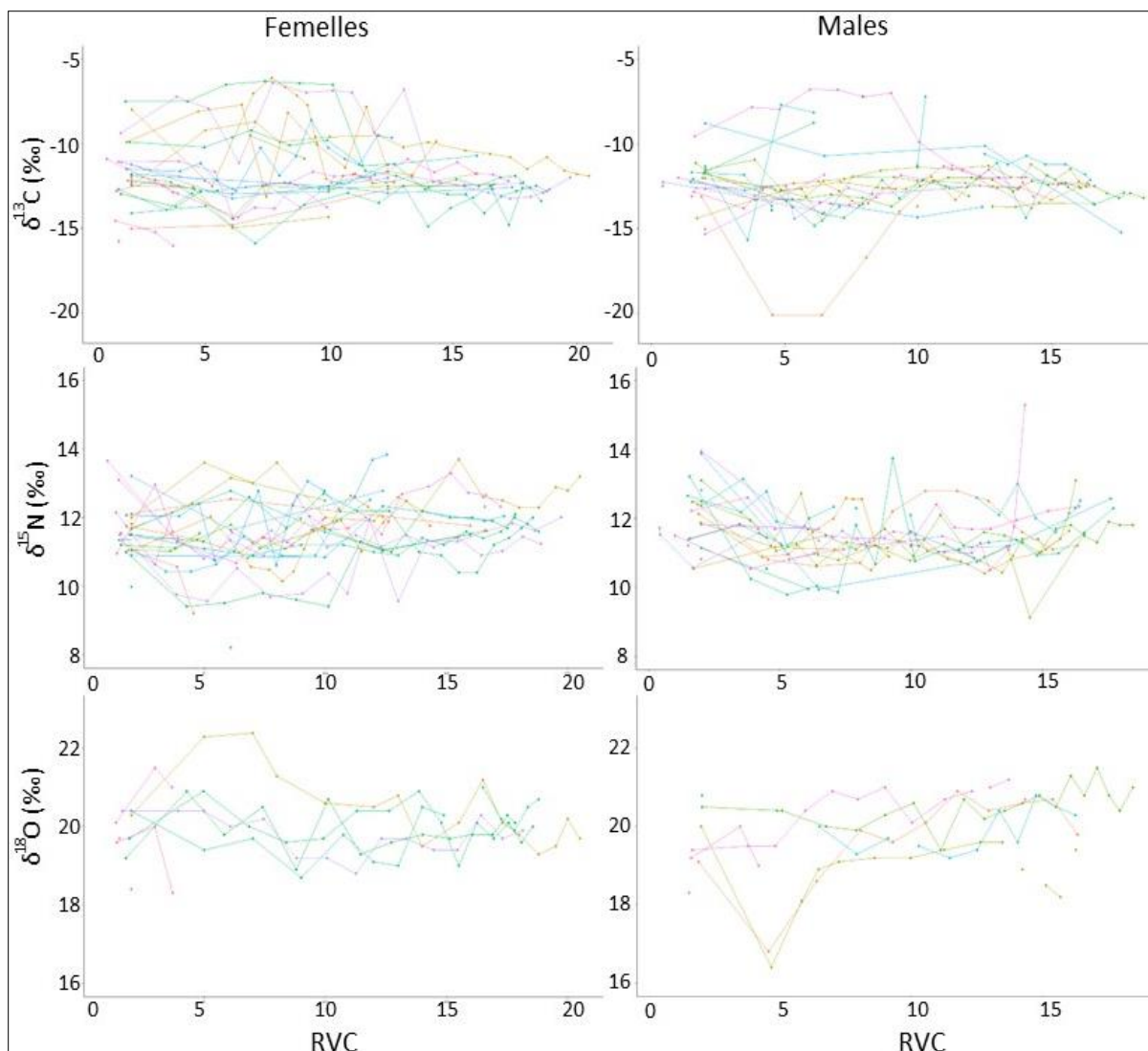


Figure 37 : Profils individuels des signatures isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ (en haut), du $\delta^{15}\text{N}$ (au centre) et du $\delta^{18}\text{O}$ (en bas), pour les femelles (gauche) et la males.

Les valeurs individuelles de $\delta^{15}\text{N}$ semblaient être moins différentes entre les sexes, avec des profils globalement similaires présentant une tendance à la diminution au début de la vertèbre (de la phase embryonnaire à la phase juvénile) puis à une augmentation progressive le long de la vertèbre (Fig. 37). Cependant, un mâle présentait en fin de vie des valeurs particulièrement élevées par rapport aux autres individus (Fig. 38). Il s'agit d'un des individus qui présentaient déjà des fortes valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ à la période juvénile (BM292B).

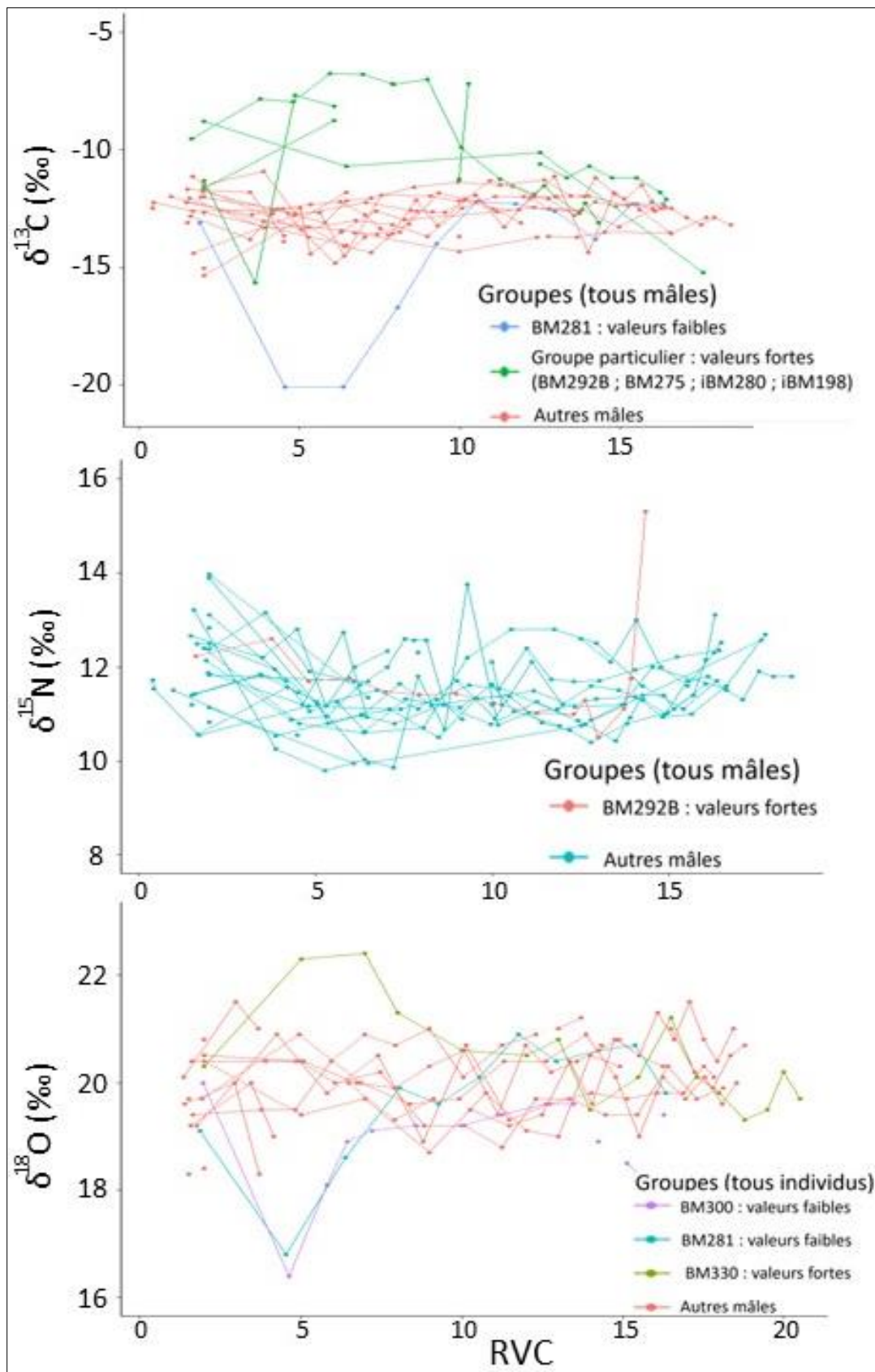


Figure 38 : Profils individuels des signatures isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ (en haut), du $\delta^{15}\text{N}$ (au centre) et du $\delta^{18}\text{O}$ (en bas), mettant en évidence les individus présentant des valeurs particulières. Uniquement les mâles sont représentés pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$, mais l'ensemble des individus sont représentés pour de $\delta^{18}\text{O}$.

L'étude des profils individuels de signatures isotopiques C :N a permis d'identifier cinq individus se différenciant de la majorité des individus au stade juvénile. L'individu BM292B se distinguait en $\delta^{13}\text{C}$ au stade juvénile et en $\delta^{15}\text{N}$ au stade adulte.

Les comparaisons des signatures isotopiques en fonction des stades de vie ont indiqué des différences significatives entre les stades de vie pour le carbone (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$) et l'azote (Kruskal-Wallis, $p < 0.0001$) (Fig. 39, A, C, E). En effet, pour le $\delta^{13}\text{C}$, les signatures adultes sont significativement différentes des valeurs subadultes (Test post-hoc, Mann-Whitney-Wilcoxon avec correction de Bonferroni, $p = 0,001$), qui présentent les valeurs les plus élevées. Pour $\delta^{15}\text{N}$, tous les stades avaient des signatures significativement différentes (Test post-hoc, Mann-Whitney-Wilcoxon avec correction de Bonferroni, $p < 0,005$), les valeurs juvéniles étaient les plus faibles et celles des adultes les plus élevées.

L'étude de l'évolution des signatures isotopiques en fonction des stades de vie et des sexes met en évidence d'autres différences (Fig. 39, B, D, F). Ainsi, il y a un effet significatif du sexe et du stade de vie sur les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (Anova à 2 facteurs par permutation ; stade de vie : $p = 0,042$; sexe : $p = 0,044$), les signatures juvéniles des femelles étant significativement plus élevée que celles des femelles embryon et adulte ($p = 0,007$ et $p < 0,001$, respectivement), et que celles des mâles au stade juvéniles (Fig. 39, B ; $p < 0,05$). Pour le $\delta^{15}\text{N}$, seul le stade de vie influence significativement les valeurs isotopiques (Anova à 2 facteurs par permutation ; stade de vie : $p < 0,0001$). Le même patron que pour les sexes combinés a été retrouvé, avec des différences significatives de signature entre les stades juvénile, embryon et adulte (Fig. 39, D). En effet, les juvéniles ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ inférieures aux embryons, aux subadultes et aux adultes, quel que soit le sexe. Il y a une augmentation progressive significative du $\delta^{15}\text{N}$, et ainsi du niveau trophique, en fonction de la taille de la vertèbre (modèle linéaire, test de Spearman, $p < 0.05$).

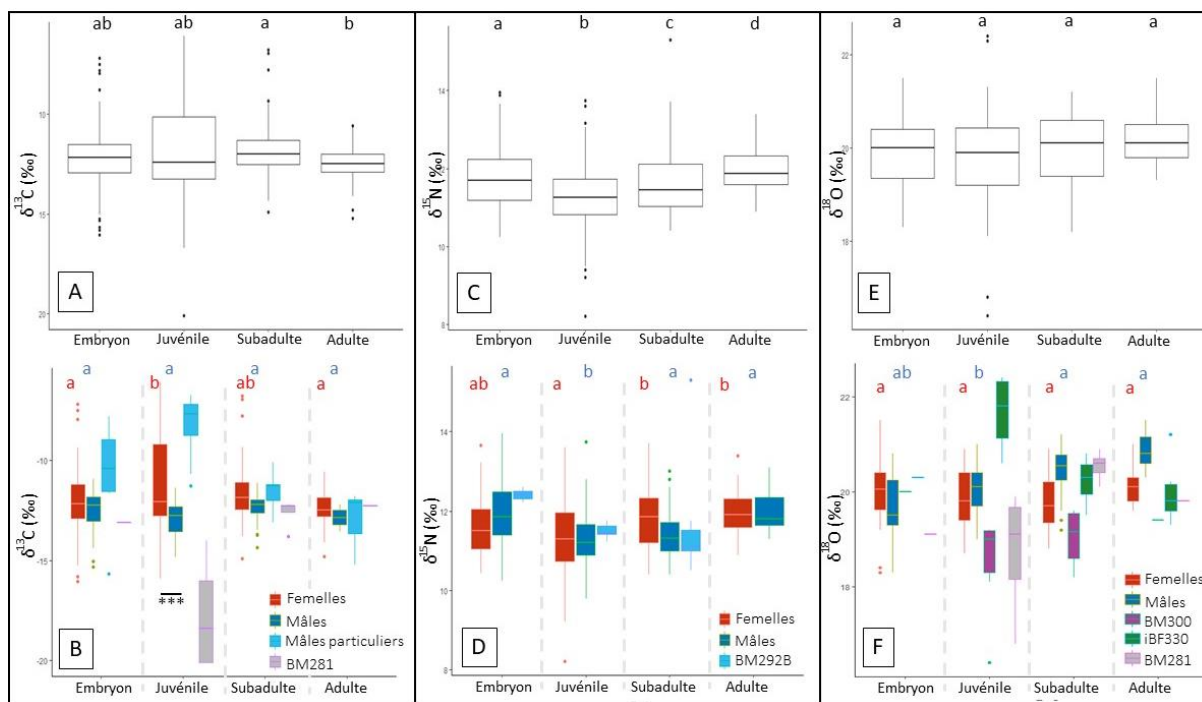


Figure 39 : Représentation des boxplots (boîtes à moustaches) des signatures isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$, à gauche, A et B), de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$, au centre, C et D) et de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$, à droite, E et F) en fonction des stades de vie. Les sexes sont séparés en haut (A, C et E) et combinés en bas (B, D et F). Les barres au centre des boîtes correspondent aux moyennes, et les extrémités des boîtes aux 1^{er} et 3^{ème} quartiles. Pour chaque graphique, les lettres au-dessus des boxplots indiquent si les groupes sont statistiquement différents entre eux. Les groupes qui ne sont pas significativement différent partagent une même lettre. Les lettres noires comparent l'ensemble des individus (sexes combinés) entre eux, les rouges les femelles entre elles et les bleues les mâles entre eux. Les étoiles et barres noires indiquent qu'au sein d'un groupe, il y a une différence significative entre les sexes.

Ces analyses indiquent un changement ontogénétique du régime alimentaire chez le requin bouledogue et mettent en évidence un effet maternel sur les signatures de l'azote. Le $\delta^{15}\text{N}$, indicateur du niveau trophique, est élevé chez les embryons, puis les valeurs les plus faibles sont observées chez les juvéniles. Une augmentation progressive des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ est observée jusqu'aux adultes, qui possèdent les valeurs les plus élevées. Le stade juvénile semble être particulier sur le plan trophique. En plus d'avoir les valeurs les plus faibles en $\delta^{15}\text{N}$, il y a des différences entre les sexes uniquement pour ce stade avec des valeurs significativement plus fortes en $\delta^{13}\text{C}$ chez les femelles. Outre l'ensemble des différences entre les stades de vie, il n'y a jamais de différence significative entre les embryons et les adultes, soutenant l'hypothèse de l'effet maternel.

Evolution des niches trophiques

La comparaison des niches isotopique entre sexe pour chaque stade indique qu'il y a peu de différence entre les sexes pour le stade embryonnaire (Fig. 40) où le chevauchement de 70% (Tab. 9 et 10). Cependant il y a plus de différences au stade

juvénile, les femelles ayant des valeurs plus fortes de $\delta^{13}\text{C}$. La niche des mâles ne recouvre que 44% celle des femelles, qui est la niche la plus large (SEAc = 7,7, Tab. 9). Les mêmes résultats sont visibles chez les subadultes, mais les femelles abordent également des valeurs légèrement plus fortes en $\delta^{15}\text{N}$. Au stade adulte, la niche est moins large, et ce, pour les deux sexes (1,34 ‰² en moyenne contre 4,8, 6,3 et 2,91 ‰² pour les embryons, les juvéniles et les subadultes, respectivement). Les niches les plus larges sont retrouvées au stade juvénile pour les deux sexes (Fig. 40 et 41), notamment en $\delta^{13}\text{C}$. Pour les deux sexes il semble que les niches des stades subadultes soient des transitions entre celles des juvéniles et des adultes (Fig. 40). Globalement, le même patron d'évolution existe chez les deux sexes (Fig. 41). En effet, les embryons possèdent les niches avec de fortes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, et qui sont proches des adultes. Après la phase embryonnaire, les juvéniles possèdent les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ les plus faibles mais les niches la plus larges sur l'axe du $\delta^{13}\text{C}$. Lors de la transition vers la maturité sexuelle, le stade subadulte présente des valeurs moins étendues en $\delta^{13}\text{C}$ et des valeurs croissantes en $\delta^{15}\text{N}$, jusqu'à atteindre le stade adulte où les niches sont les moins larges sur les deux axes et sont les plus élevées concernant l'azote (Fig. 40 et 41).

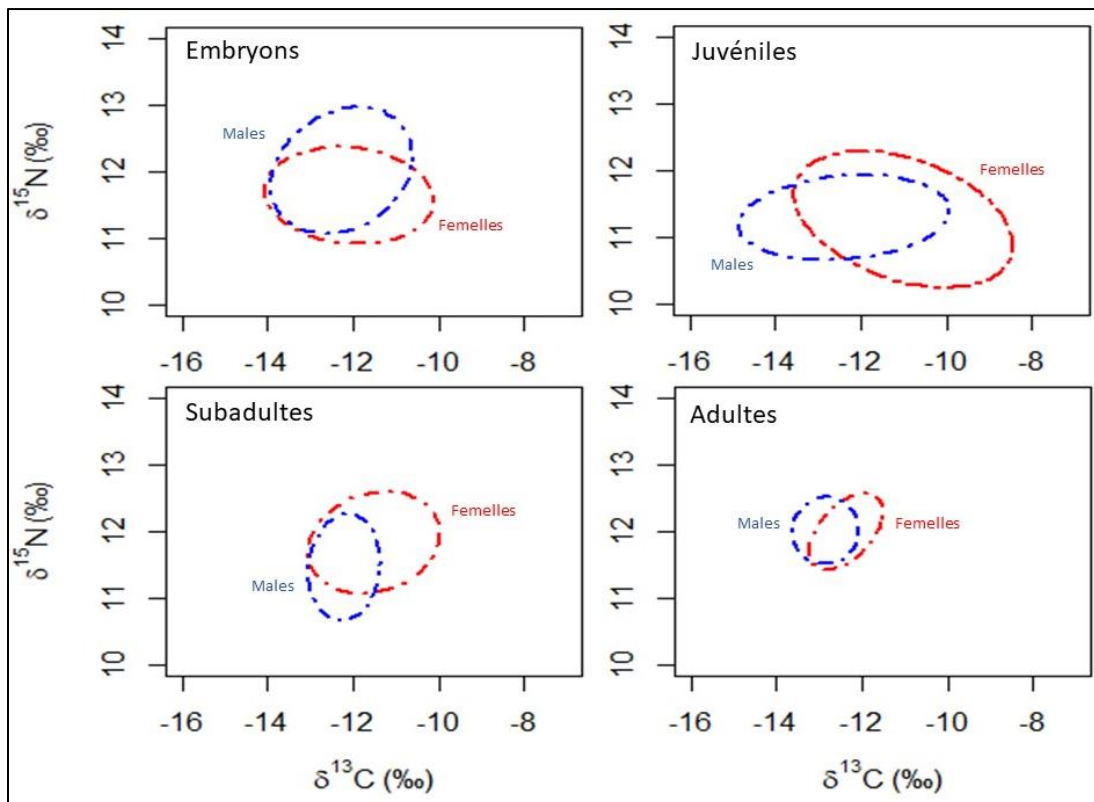


Figure 40 : Comparaison des niche à 70% des isotopes du carbone et de l'azote entre les différents sexe pour chaque stade.

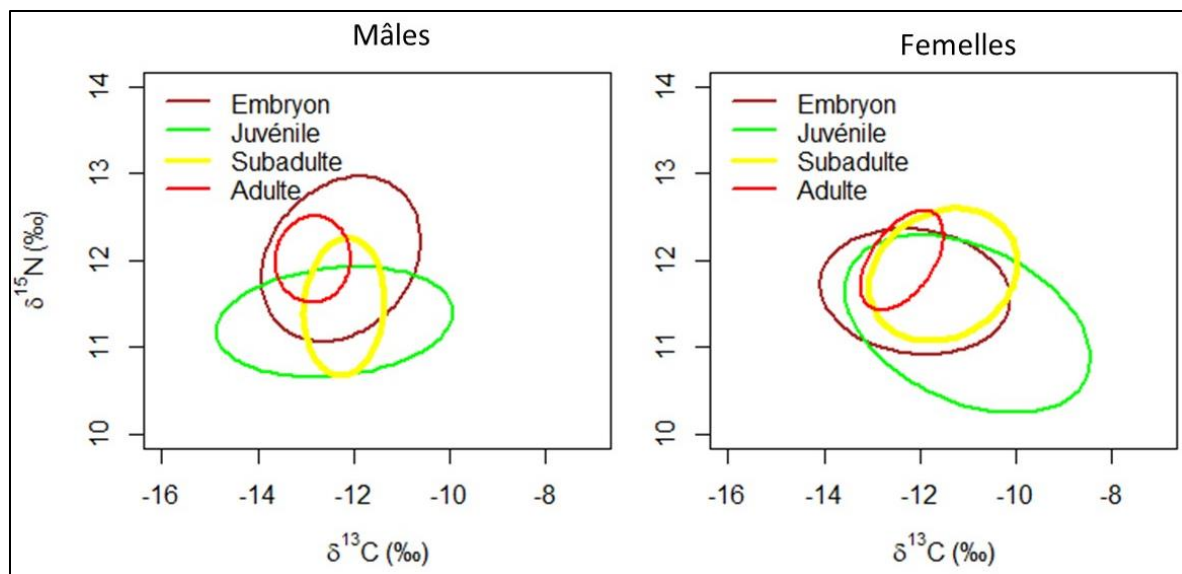


Figure 41 : Comparaison des niche à 70% des isotopes du carbone et de l'azote entre les différents stades pour chaque sexe.

Tableau 9 : Valeurs des métriques de Layman pour les différents stades de vie et les deux sexes (F = femelle, M = mâle) du requin bouledogue. TA = aire totale des niches pour l'ensemble des individus, SEA = aire des ellipses standards à 70%, SEAc = aire des ellipses standards à 70% corrigées selon l'effectif.

	Embryons		Juvéniles		Subadultes		Adultes	
	F	M	F	M	F	M	F	M
TA	17,17	20,10	35,40	27,20	17,28	12,47	5,94	3,37
SEA	4,48	4,80	7,61	4,84	3,63	2,08	1,33	1,30
SEAc	4,59	4,96	7,70	4,9	3,7	2,12	1,37	1,31

Tableau 10 : Chevauchement des niches (SEAc) entre chaque stade de vie (Emb : embryon ; Juv : juvénile ; Sub : subadulte ; Ad : adulte) et sexe (F : femelle ; M : mâle) (en %²).

Chevauchement	Emb F	Emb M	Juv F	Juv M	Sub F	Sub M	Ad F
Emb F							
Emb M	3,34						
Juv F	3,90	2,79					
Juv M	3,12	2,03	3,46				
Sub F	2,91	2,71	2,11	1,96			
Sub M	1,88	1,61	2,99	1,79	1,56		
Ad F	1,18	1,36	1,08	1,78	1,14	0,77	
Ad M	1,13	1,31	0,87	0,45	0,65	0,49	0,81

III. B- 3. b) Utilisation de l'habitat du requin bouledogue à La Réunion

III. B- 3. b) 1. Isotopes de l'oxygène

L'analyse isotopique des vertèbres de 9 femelles et 8 mâles (Lt = 42 – 330 cm) a permis d'obtenir respectivement 83 et 75 signatures en $\delta^{18}\text{O}$ (Tab. 11). Les signatures isotopiques des femelles n'étaient pas significativement différentes des mâles pour $\delta^{18}\text{O}$ (Mann-Whitney-Wilcoxon, $W = 3031$, $p = 0,89$) lorsqu'on considère l'ensemble des données (Fig. 36).

Tableau 11 : Synthèse de l'effectif des échantillons analysés en $\delta^{18}\text{O}$, de la longueur des individus et des valeurs isotopiques

	Femelle	Mâle
Nombre d'individus	9	8
Longueur totale (cm) moyenne (\pm sd) [Min : Max]	220,263 \pm 142,63 [42 : 330]	225,94 \pm 134,21 [42 : 300]
Nombre d'échantillons	83	75
$\delta^{18}\text{O}$ moyenne [Min : Max]	19,90 [18,40 : 22,20]	19,91 [16,40 : 21,50]

Peu d'échantillons de $\delta^{18}\text{O}$ ont été analysés par rapport au $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, cependant il semble tout de même qu'une tendance se soit dégagée avec des valeurs moyennes tout au long de la vie d'environ 19,9 ‰. Une femelle (iBF330) et deux mâles (BM300 et BM281) se sont distingués, cependant, avec de fortes (22,2 %) et de faibles (environ 16,5 %) valeurs, respectivement pour les femelles et les mâles. Comme pour le $\delta^{13}\text{C}$, les différences observées en $\delta^{18}\text{O}$ étaient au stade juvénile. Parmi les mâles qui se sont distingués de la majorité des individus au stade juvénile, l'individu BM281, qui présentait également des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ particulière au stade juvénile.

Après avoir isolé les individus particuliers, les analyses de comparaisons ont indiqué qu'il n'y avait aucune différence significative entre les stades de vie pour le $\delta^{18}\text{O}$ lorsque les sexes sont combinés (Kruskal-Wallis, $p = 0,29$, Fig. 39). Le stade de vie ou le sexe n'ont pas non plus d'effets significatifs sur les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (Anova à 2 facteurs par permutation ; stade de vie : $p = 0,30$; sexe : $p = 0,71$). Cependant, si les individus particuliers sont analysés avec les autres, des différences significatives apparaissent, notamment pour le stade juvénile, où les femelles présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ significativement supérieures à celles des mâles. Cette différence est due aux fortes valeurs de BF330 et les faibles valeurs de BM281 et BM300. Cela met en évidence l'importance d'identifier et d'isoler les individus particuliers lors de l'analyse ou la description générale des différents éléments ou rapports isotopiques entre les stades de vie.

Ainsi, des changements significatifs des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ n'ont été occasionnés que par les individus particuliers, et non pas par le stade de vie, ni le sexe.

III. B- 3. b) 2. Eléments traces

La composition en éléments traces des vertèbres de 27 individus (14 mâles et 13 femelles) a été analysé (Tab. 12, Fig. 42).

Tableau 12 : Synthèse des individus analysés en éléments traces.

	Mâles		Femelles	
	Juveniles	Adultes	Juveniles	Adultes
Nombre d'individus	3	11	4	9
Longueur totale (cm) Moyenne \pm sd [min : max]	118,67 \pm 35,92 [95,00 : 160,00]	289,64 \pm 16,45 [251,00 : 310,00]	126,25 \pm 51,46 [93,00 : 203,00]	308,22 \pm 11,67 [290,00 : 327,00]
Nombre d'échantillons	172	1952	261	1531
Site(s) de capture	Sainte-Suzanne Saint-Louis	Le Port Saint-Paul Saint-Gilles Etang-Salé Saint-Pierre	Sainte-Suzanne La Possession Le port Saint-Paul	Saint-Pierre, Etang-Salé, Saint-Gilles, Saint-Paul

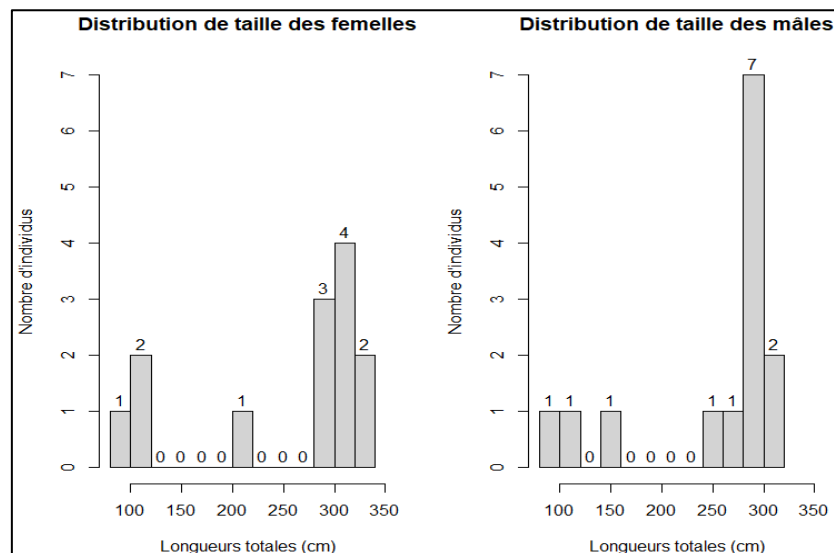


Figure 42 : Distribution de la taille des requins tigre des deux sexes pour lesquels la composition en éléments traces des vertèbres a été analysé. Pour chaque classe de taille, l'effectif est indiqué.

Identification des individus particulier

Comme avec les isotopes, les analyses des profils individuels en éléments traces le long de la vertèbre (Fig. 43) mettent en évidence des individus dont les valeurs, pour certains éléments, sont particulières : BM281 (un mâle de 281 cm), BM93 (un mâle de 93 cm), BM95 (un mâle de 95 cm) et BF105 (une femelle de 105 cm) (Fig. 43). Les différences de valeurs pour ces individus concernent principalement six éléments (Fig. 43 et 44 : Li^7 , Mn^{55} , Zn^{66} , Rb^{85} , Sr^{86} et Ba^{138}), mais elles ne sont pas les mêmes entre les individus. Les différences de valeurs peuvent être considérablement différentes de la majorité des autres individus. C'est notamment le cas pour l'individu BM281 chez qui les teneurs en Ba^{138} sont supérieures à celles communément observées ou de BM93, BM95 et BF105 chez qui les teneurs en Rb^{85} sont supérieures aux autres.

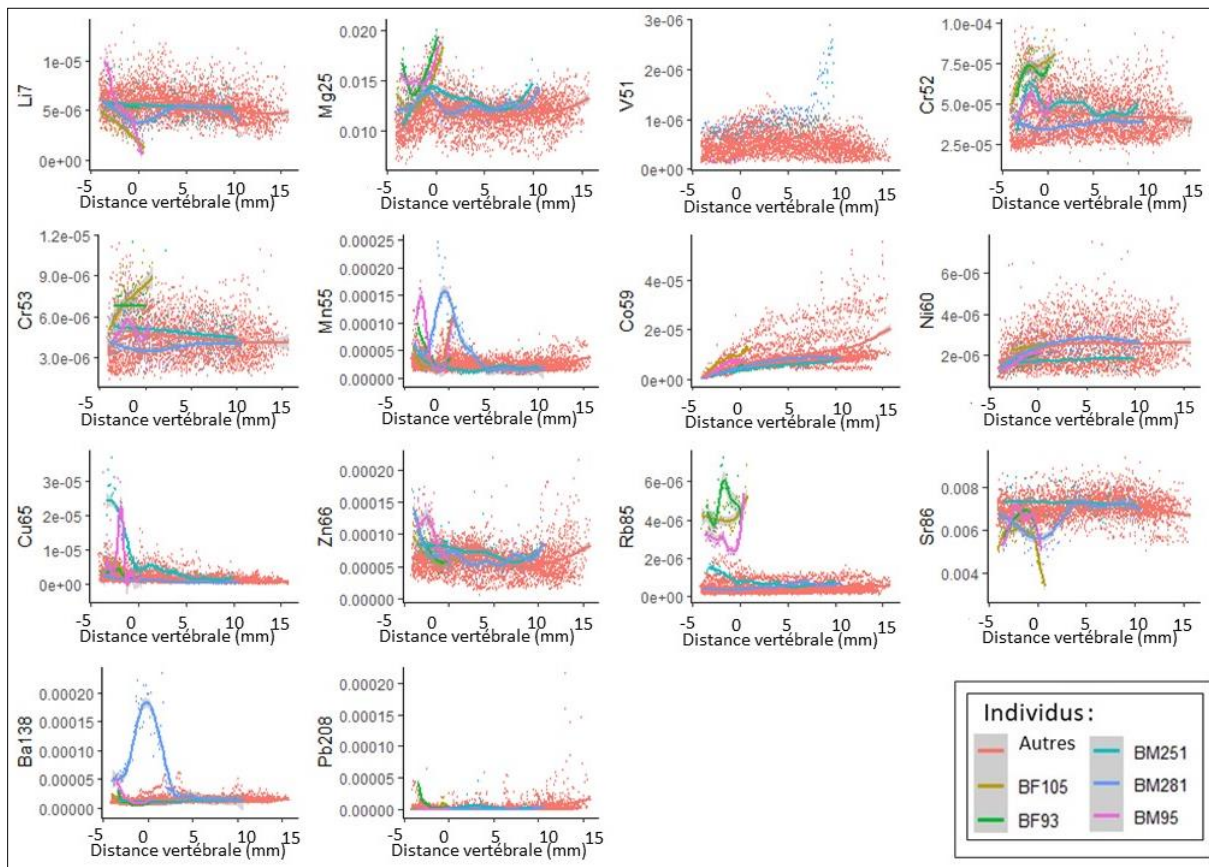


Figure 43 : Profils des individus présentant des valeurs différentes de la majorité des autres individus pour certains élément le long de la vertèbre (en mm). Ici 0 mm représente la marque de naissance, la partie négative correspond à la phase embryonnaire et la partie positive à la phase d'après naissance jusqu'à la capture. Chaque élément analysé est représenté.

Encore une fois, ces différences sont présentes pour la période juvénile et les valeurs convergent ensuite vers les valeurs des autres individus à l'âge adulte. Le BM281 est

caractérisé par des valeurs extrêmement fortes en Ba^{138} (plus de 10 fois supérieure à la moyenne des autres individus) et Mn^{55} , et des valeurs plutôt faibles en Sr^{86} et Li^7 pendant sa période juvénile (Fig. 44). Les deux juvéniles qui ont un comportement similaire (BM95 et BF105), avec de très fortes valeurs en Rb^{85} et Mn^{55} et de faibles valeurs de Li^7 et Sr^{86} (Fig. 44), ont été capturés dans la rivière Sainte-Suzanne. Les signatures élémentaires du BF105 ont un comportement se rapprochant de celles des deux précédents juvéniles (Fig. 44) et a lui été capturé dans le port de plaisance du Port. Le BM251 affiche de fortes valeurs en Cu^{65} et V^{51} mais uniquement au tout début de la vertèbre (centre) et à sa toute fin (bord), respectivement (Fig. 43). Pour tous les autres éléments, cet individu semble présenter un profil similaire à celui de tous les autres, ainsi il n'est pas considéré comme individu particulier (Fig. 43).

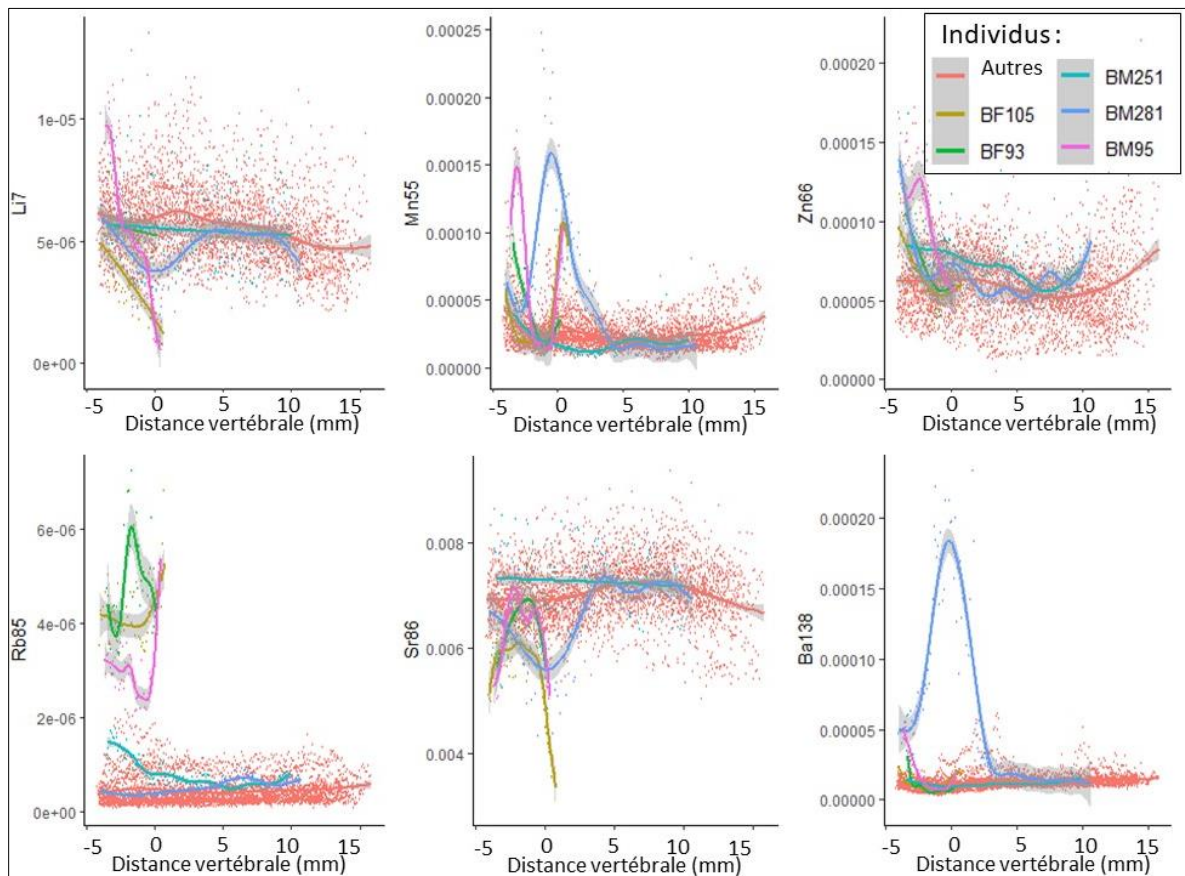


Figure 44 : Profils des individus particuliers pour les 6 éléments pour lesquelles il y a le plus de différences par rapport aux autres éléments le long de la vertèbre (en mm).

Signatures multi-élémentaires des habitats traces de La Réunion

L'analyse de bandes spécifiques (les dernières ou les premières) sur la vertèbre ont permis de comparer les valeurs des éléments chimiques entre les individus et ainsi tester si ces derniers présentent des différences qui pourraient indiquer qu'ils ont évolué, les derniers mois avant leur capture ou lors de leurs premiers mois de vie, dans des habitats similaires ou pas. Une première analyse multidimensionnelle montre que les signatures élémentaires permettent de séparer différents lieux de capture des individus autour de La Réunion (Fig. 45). Quatre éléments contribuaient extrêmement peu ou avaient beaucoup de valeurs manquantes pour ces points et ont été retirés de cette analyse multidimensionnelle (V^{51} , Cr^{52} , Cr^{53} et le Ni^{60}). Les deux premières dimensions de l'ACP expliquent 63,4 % de la variabilité totale du nuage de points et permettent de discriminer différents groupes. Ainsi, un groupe (ellipse rouge) correspondant aux deux juvéniles pêchés dans la rivière Sainte-Suzanne s'oppose aux autres groupes sur le premier axe. Le cercle des corrélations montre que les éléments chimiques (Fig. 46) les plus fortement associés à l'axe 1 sont par ordre d'importance le Rb^{85} , le Mn^{55} , le Mg^{25} , le Sr^{86} et le Li^7 . Ce premier axe semble séparer les individus pêchés en rivière, qui sont associés positivement au Rb^{85} , le Mn^{55} , le Mg^{25} de ceux pêchés en mer, qui sont associés au Sr^{86} et au Li^7 . Excepté le juvénile capturé en bassin portuaire, les autres groupes sont relativement homogènes sur la première dimension et ils se dispersent sur le second axe (Fig. 45). En effet le groupe le plus bas (ellipse verte) représente le juvénile pêché dans le bassin de construction du chantier d'une route sur la mer (NRL), le second groupe le plus bas (ellipse turquoise) représente les deux juvéniles capturés à Saint-Louis, dans une baie proche de l'embouchure d'une rivière et d'un étang littoral, l'Étang du Gol (Fig. 45). Le groupe avec les valeurs les plus hautes sur l'axe 2 (ellipse violette), correspond au groupe « St-Gilles ». Il s'agit d'un regroupement des individus pêchés à Saint-Gilles, Boucan-Canot, l'Hermitage et Trois-Bassins, soit des zones plus océaniques situées en arrière des zones récifales de la côte Ouest de l'île (Figure 33). Les signatures de Saint-Pierre, et d'Étang-Salé, qui n'ont pas d'ellipses (car moins de 3 points) sont toutes situées au sein de l'ellipse de St-Gilles. Le groupe Baie de Saint-Paul est caractérisé par une ellipse (vert clair) très large sur le second axe, englobant les valeurs de tous les autres groupes (Fig. 45). Les individus pêchés dans ce groupe présentent donc des signatures de fin de vie ressemblant à celles d'individus capturés à Saint-Gilles pour

certaines données et à celles d'individus capturés à Saint-Louis pour d'autres. Il est intéressant de voir que les données les plus basses sur l'axe 2 pour le groupe de Saint-Paul, et ressemblant le plus aux juvéniles capturés à Saint-Louis, correspondent également aux données d'un juvénile.

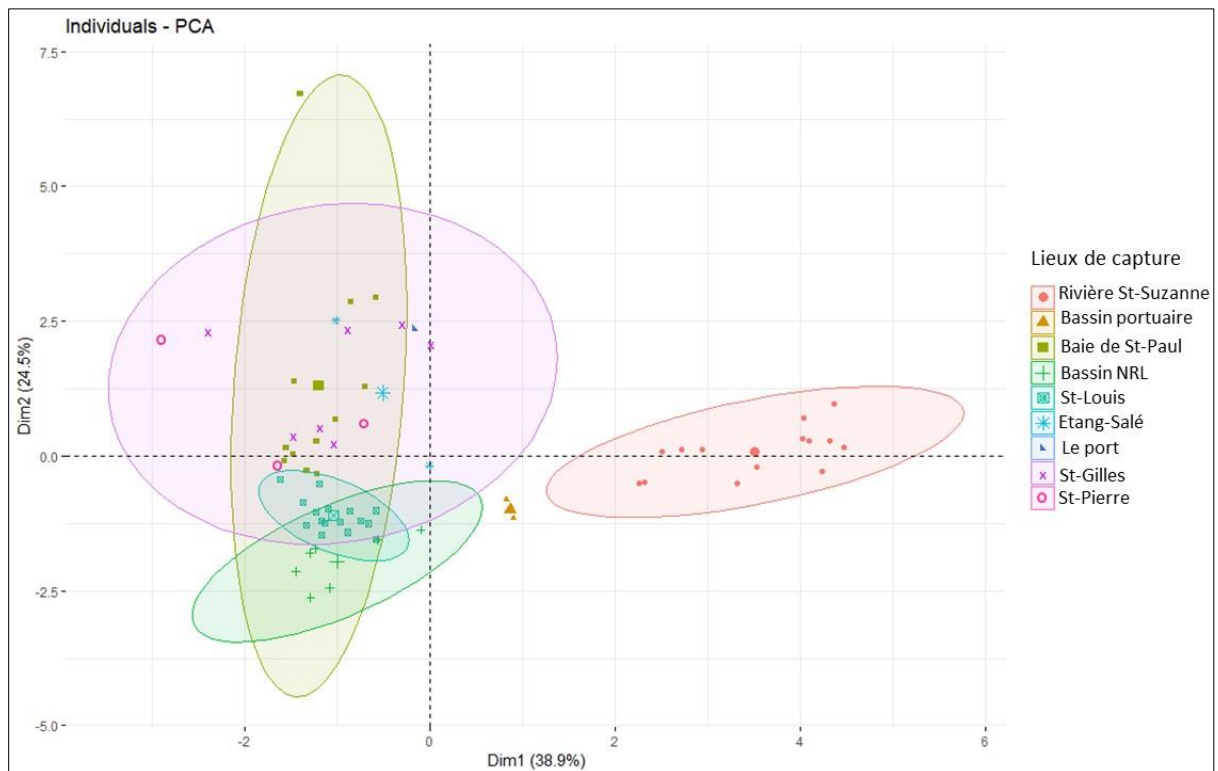


Figure 45 : Deux premières dimensions de l'analyse en composantes principales sur l'ensemble des éléments pour les derniers spots de la vertèbre. Les différentes couleurs représentent les différents lieux de captures des individus. Des ellipses pour chaque zone sont représentées lorsqu'il y a plus de trois points.

La classification hiérarchique sur les données de l'ACP permet regrouper les individus en trois ensembles ou « clusters » (Fig. 46). Les juvéniles capturés en rivière constituent le premier cluster (en vert). Le cluster 2 (en rouge) rassemble l'ensemble des juvéniles, capturés soit dans le bassin portuaire, dans le bassin de chantier ou dans la baie de Saint-Louis et le juvénile capturé en Baie de Saint-Paul. Deux adultes, capturés respectivement à Saint-Pierre et à l'Etang-Salé, sont également regroupés dans ce cluster. Tous les autres adultes sont regroupés dans le cluster 3. Ainsi, il semble que les trois clusters représentent les signatures des masses d'eaux de rivières (cluster 3), les masses d'eaux côtières influencées par les apports d'eaux douces ou les apports terrigènes (cluster 2), puis les masses d'eaux plus océaniques (cluster 1) (Fig. 46). Les zones de Saint-Pierre et de l'Etang-Salé sont directement

accollées à la zone de Saint-Louis (Fig. 1). La signature des individus de rivière est principalement expliquée par de fortes valeurs en Rb⁸⁵, en Mn⁵⁵ et en Mg²⁵, alors qu'il s'agit plutôt de fortes valeurs en Sr⁸⁶ et du Li⁷ pour les individus capturés dans l'océan.

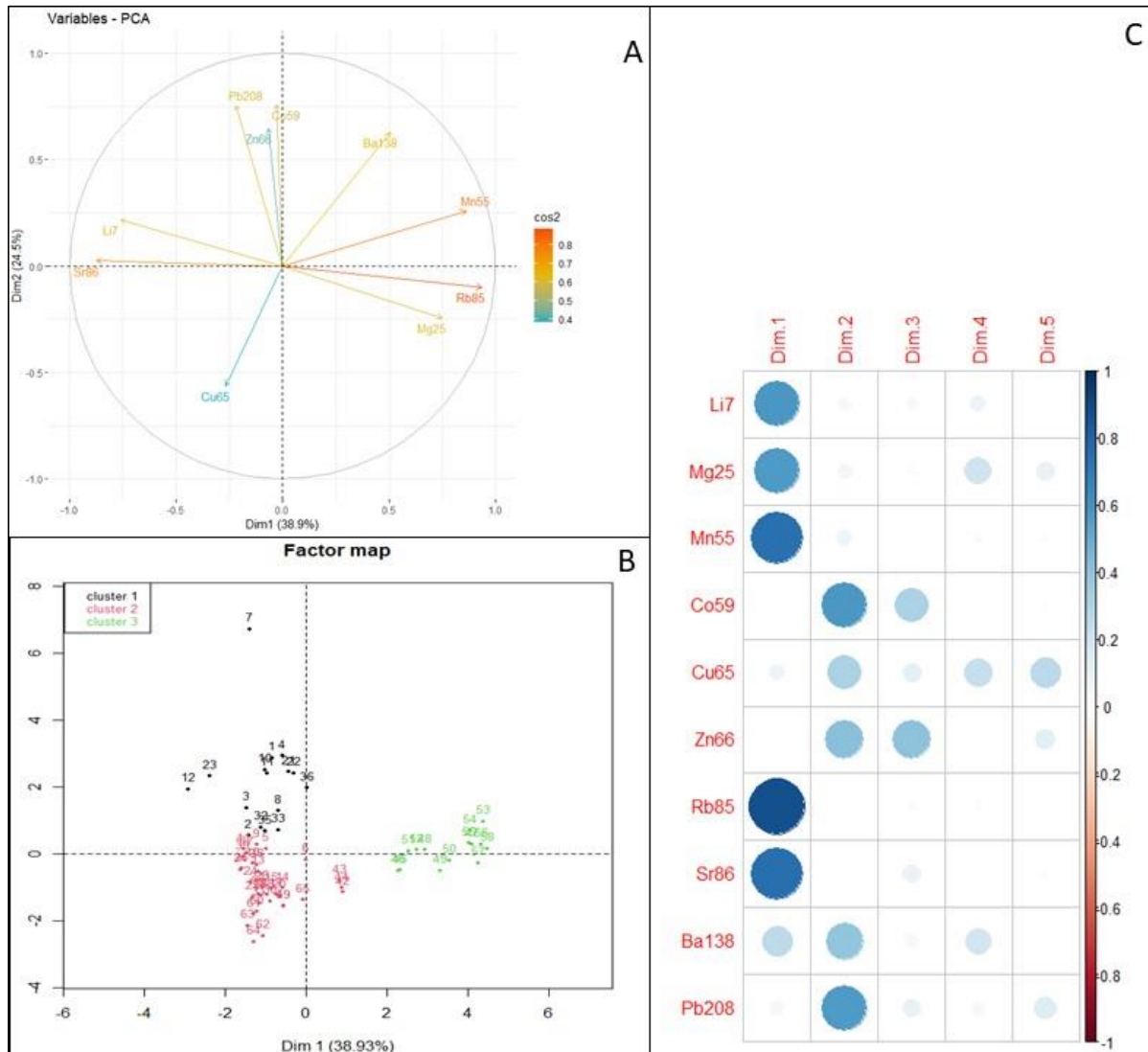


Figure 46 : Compléments de l'Analyse des Correspondances Principales. A : Cercle des corrélations indiquant la projection des variables sur les deux premières dimensions. B : Classification hiérarchique sur la sortie de l'ACP. C : Participation de chaque variable (ici les éléments) aux différentes dimensions.

Il y a une différence significative entre les lieux de pêche, qui sont caractérisés par des éléments en concentrations différentes (MANOVA, $p < 0,0001$). L'ensemble des éléments a des teneurs significativement différentes entre les lieux de capture ($p < 0,05$), excepté pour le Pb²⁰⁸ qui ne diffère pas significativement entre les lieux de captures ($p = 0,063$). L'analyse de similarité (SIMPER) quantifie le pourcentage de contribution de chaque élément à la signature multi-élémentaire globale qui diffère

suivant le lieu de capture (Fig. 47). La signature multi-élémentaire des individus capturés en rivière est ainsi caractérisée par une forte contribution du Rb⁸⁵ et du Mn⁵⁵, et une faible contribution du Sr⁸⁶ et du Li⁷ par rapport aux autres clusters. La contribution forte du Rb⁸⁵ est aussi et uniquement retrouvée pour la signature du bassin portuaire. Certaines autres différences existent, comme la signature du bassin du chantier de construction littoral qui est caractérisée par une forte contribution en Cu⁶⁵ et celle des eaux au large de la ville du Port par la plus forte contribution en Zn⁶⁶. Les contributions les plus importantes du Pb²⁰⁸ sont relevés en Baie de Saint-Paul et à Etang-Salé qui sont des environnements de sable basaltique, et elle est très faible pour les sites anthropisés que sont le port et le chantier littoral. L'ANOSIM confirme que les différences entre les lieux de pêche sont dues aux signatures élémentaires et non aléatoires ($p < 0,05$).

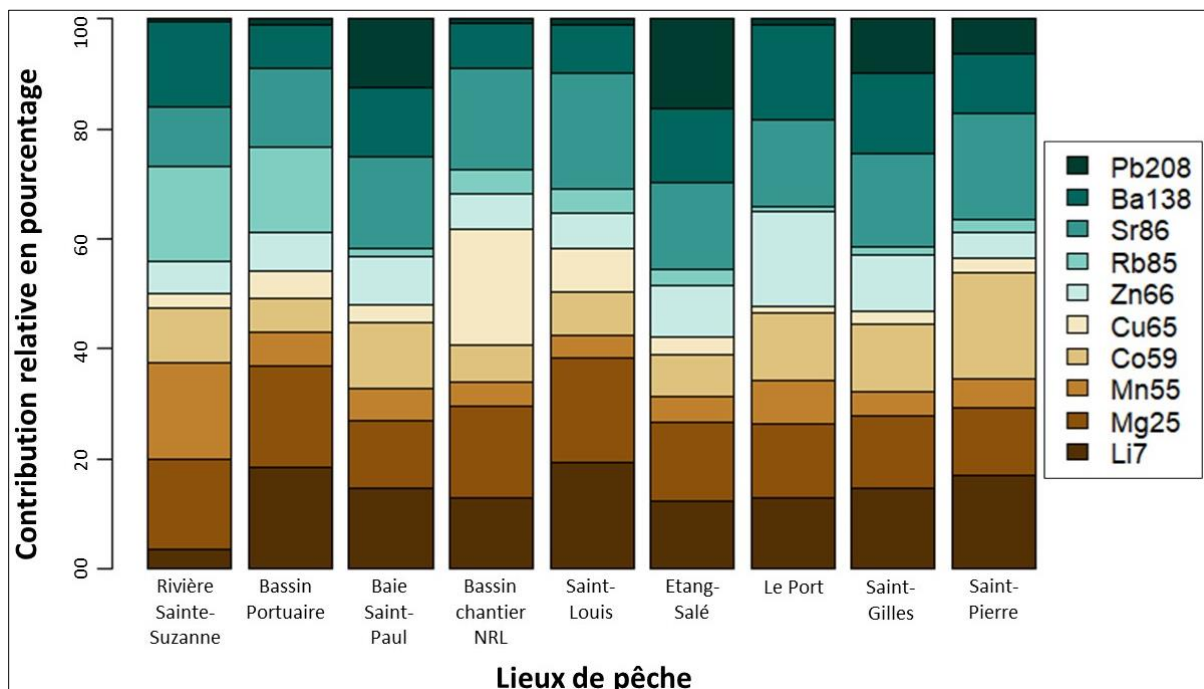


Figure 47 : Pourcentage de similarité (SIMPER) montrant la contribution de chaque élément à la signature multi-élémentaire de chaque lieu de pêche.

Les mêmes analyses sur la partie de la vertèbre correspondant au tout début de la phase juvénile des individus (juste après la marque de naissance) indiquent que quatre clusters de signature multi-élémentaire différente (Fig. 48 et 49). Les trois premiers axes de l'ACP permettent d'expliquer 66 % de la variabilité des données. De plus, un effet Guttman (nuage de points en forme de croissant) oppose les extrêmes sur le

premier axe de l'ACP et les individus « moyens », proche de l'origine des axes, aux extrêmes sur son axe 2. Pour les juvéniles capturés, les points analysés sont les mêmes que pour l'analyse précédente (fin de vertèbre, Fig. 48 : points entourés d'un cercle noir) et sont associés à un lieu de capture, mais ce n'est pas le cas pour les individus capturés adulte. Les signatures des juvéniles capturés en rivière se distinguent nettement de celles du cluster des signatures juvéniles des individus capturés à l'âge adulte en milieu océanique sur l'axe 1. Sont associés à ce cluster de vie juvénile en rivière, les signatures du juvénile capturé dans le bassin portuaire (groupe "rivière + bassin port", ellipse rouge) et d'un autre individu (BM281 : un mâle capturé mesurant 281 cm, Fig. 48 : ellipse verte). Enfin proche de l'origine des axes, en position centrale dans le premier plan factoriel se trouve un cluster composé d'individus capturés aux stades adulte et juvénile (ellipse violette). Ce cluster est notamment composé des signatures de juvéniles capturés près des embouchures des différents étangs. Le dernier cluster n'est constitué que de 4 individus adultes soit deux femelles (BF322, BF296) et deux mâles (BM292, BM290b), de 322, 296, 292 et 290 cm Lt, respectivement.

Les variables les plus discriminantes sont sensiblement les mêmes que pour la première analyse des lieux de pêche (Fig. 45, 46). Il existe toujours une opposition entre Rb⁸⁵, Mn⁵⁵ et Mg²⁵ (à droite) aux Li⁷ et Sr⁸⁶ (à gauche) le long du premier axe de l'ACP. La deuxième dimension est également expliquée par le Pb²⁰⁸, le Co⁵⁹ et le Zn⁶⁶, mais la position de ce dernier a changé. Le cluster des signatures juvéniles en rivière est toujours caractérisé par de fortes valeurs de Mn⁵⁵, Mg²⁵ et Rb⁸⁵ et séparé du groupe des signatures des périodes juvéniles des adultes par de plus fortes valeurs en Sr⁸⁶ et Li⁷. Enfin, ces deux groupes sont séparés globalement par l'axe 2, où le groupe « Adulte et juvéniles » est caractérisé par de plus fortes valeurs en Zn⁶⁶, tandis que le « groupe adulte » est caractérisé par de plus fortes valeurs en Co⁵⁹.

Les clusters des signatures élémentaires sont significativement différents lorsque l'on considère l'ensemble des éléments (MANOVA, $p < 0,0001$). Les valeurs de l'ensemble des éléments sont significativement différentes entre les eux, à l'exception du Cu⁶⁵. Il semble que le groupe « Adultes et juvéniles » ait des teneurs en éléments traces caractéristiques de masses d'eau côtières, avec des apports d'eaux douces (cf les juvéniles de Saint-Louis, de la baie de Saint-Paul, et du bassin de chantier qui appartiennent à ce groupe). Le « groupe adultes » est ainsi caractérisé par la signature

élémentaire de masses d'eau océaniques. L'individu particulier, BM281, est principalement caractérisé par de très fortes valeurs en Ba^{138} , il se différencie des autres ellipses notamment lorsqu'on considère l'axe 3 (Fig. 49, D).

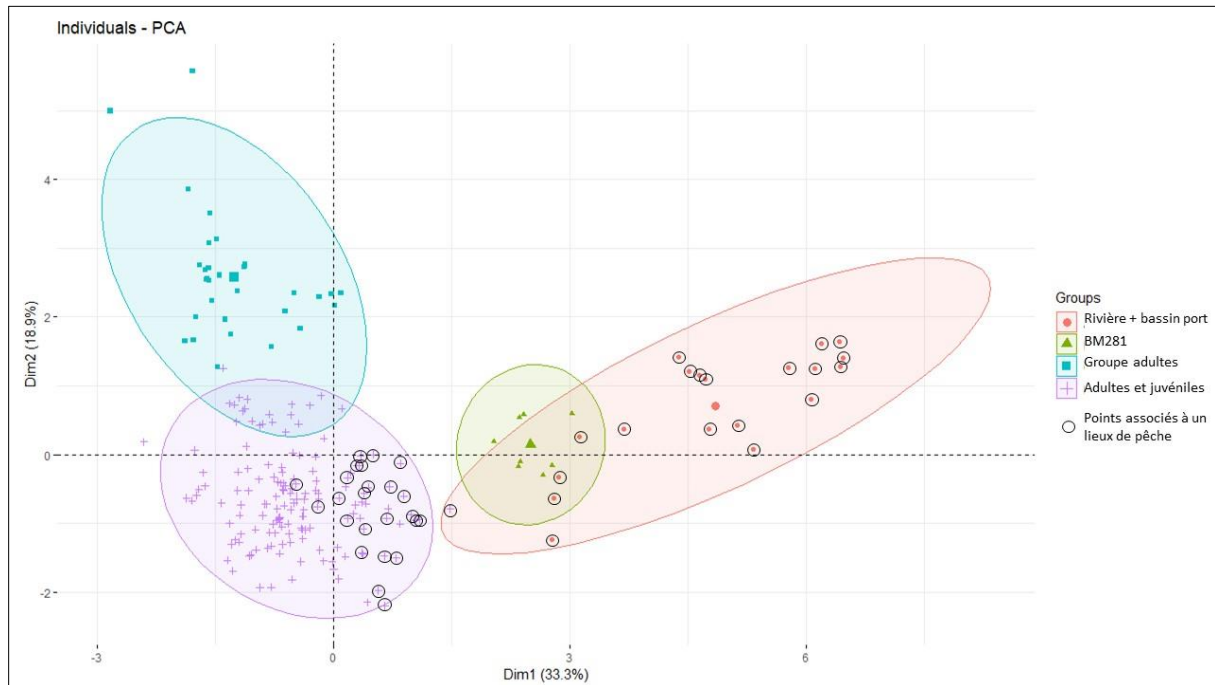


Figure 48 : Analyse en composantes principales de la signature élémentaire de la partie de la vertèbre correspondant à la période juvénile pour l'ensemble des individus.

La contribution de chaque élément à la signature des clusters diffère (SIMPER, Fig. 50). La signature du cluster A (individus de rivières et du bassin portuaire) est caractérisée par une forte contribution Rb^{85} et Mg^{25} et une faible contribution du Li^7 et Sr^{86} par rapport aux autres clusters (Fig. 50). Le cluster B, représentant un individu particulier, le BM281 est caractérisé par une forte contribution du Ba^{138} et du Mn^{55} . Le cluster C (uniquement des individus capturés adultes) présente les plus fortes contributions en Co^{59} et Pb^{208} . Le Li^7 , le Cu^{65} et le Sr^{86} contribuent plutôt fortement aux signatures des clusters C et D (représenté par des individus capturés au stade juvénile et dont on connaît le lieu de capture et d'individus adultes). L'ANOSIM confirme que les différences entre les lieux de pêche sont dues aux signatures élémentaires et non aléatoires ($p < 0,05$).

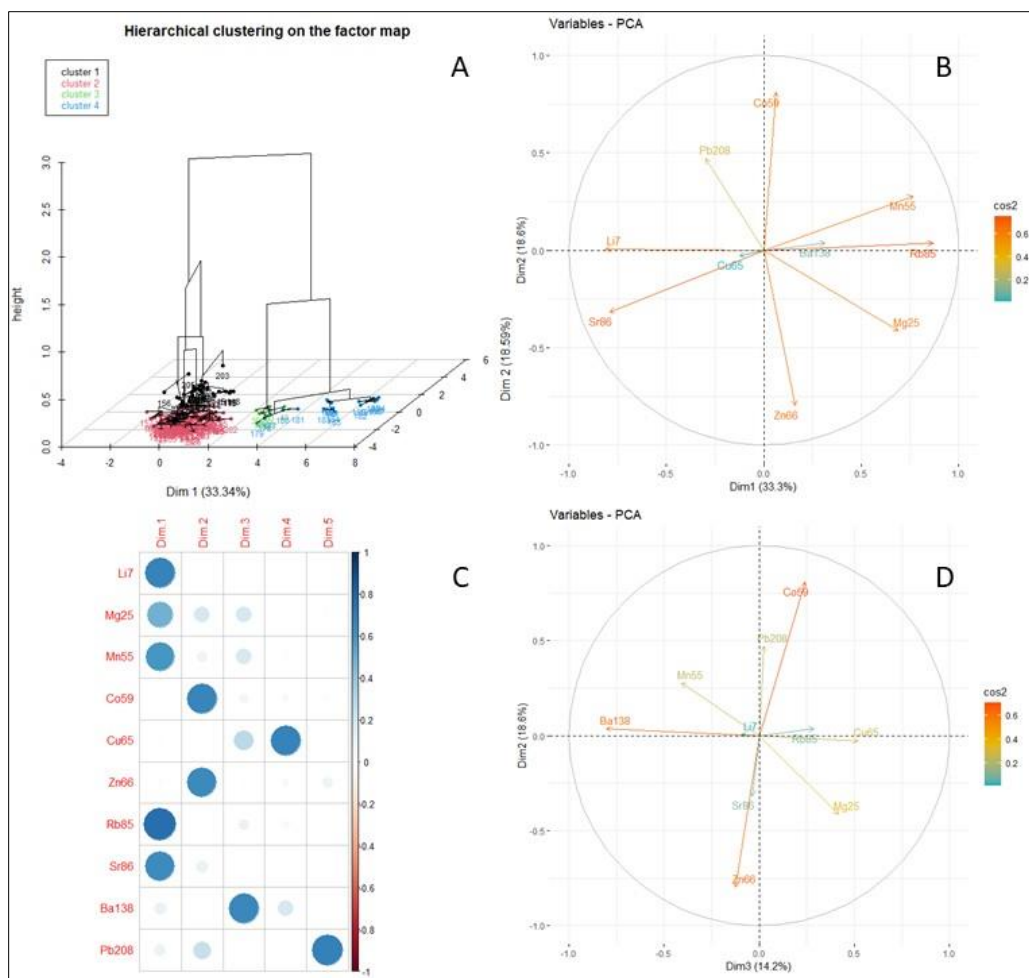


Figure 49 : Compléments de l'Analyse des Correspondances Principales sur les signatures isotopiques des périodes juvéniles.

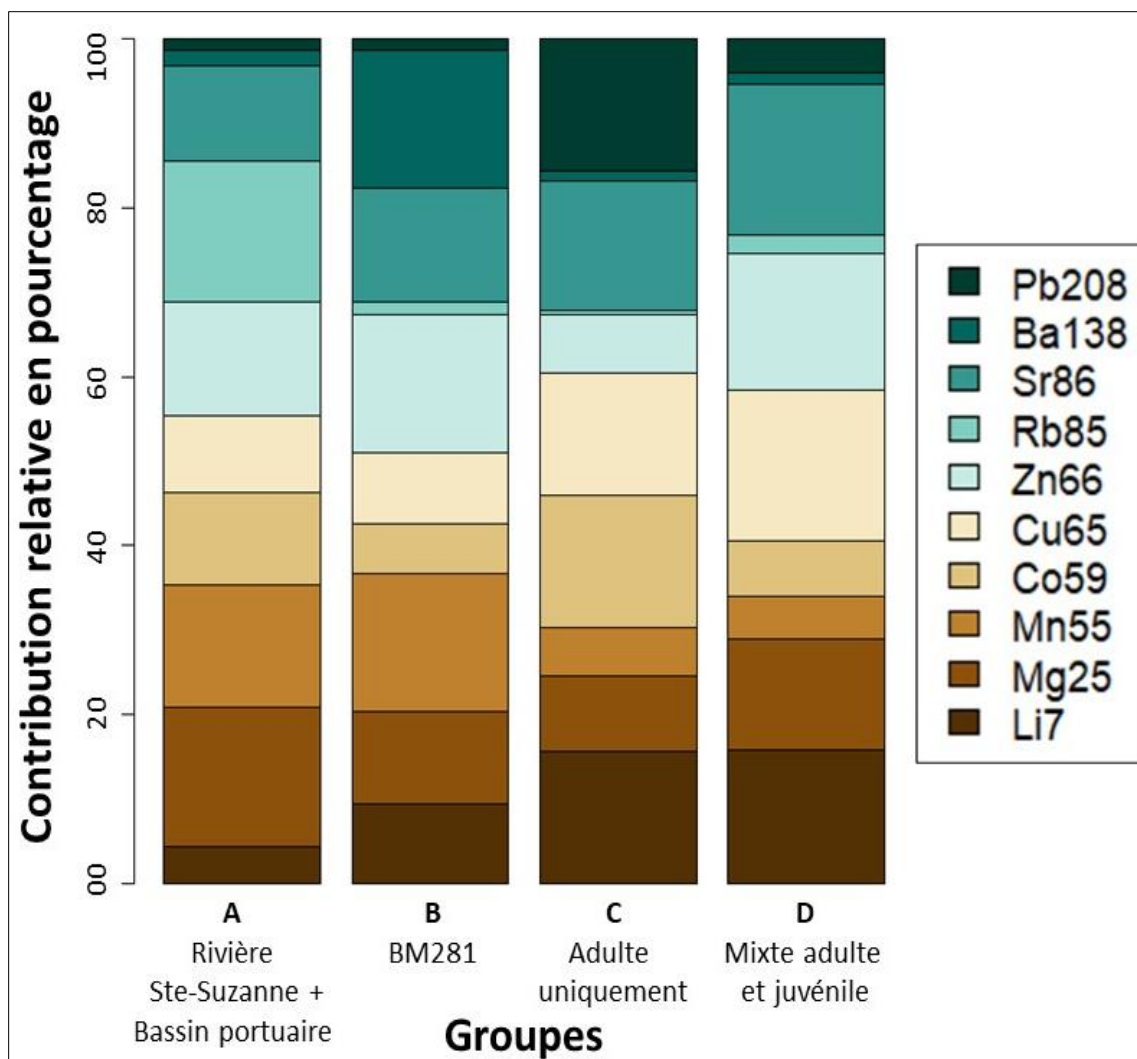


Figure 50 : Pourcentage de similarité (SIMPER) montrant la contribution de chaque élément à la signature multi-élémentaire de chaque groupe.

Les analyses multivariées sur l'ensemble des données, pour tous les individus, en comparant les sexes, les stades de vie, les individus ou leurs interactions, n'ont pas permis de déterminer d'autres grandes tendances en termes de signatures multi-élémentaires. Cependant, la variabilité des signatures est plus forte entre les stades de vie qu'entre les sexes et certains individus ont des signatures très différentes (Fig. 51). Il semble également que ce soit le stade juvénile qui comporte le plus de variabilité inter-individuelle et c'est notamment le cas, pour les individus particuliers (BM281, BF105, BM95, et BF93).

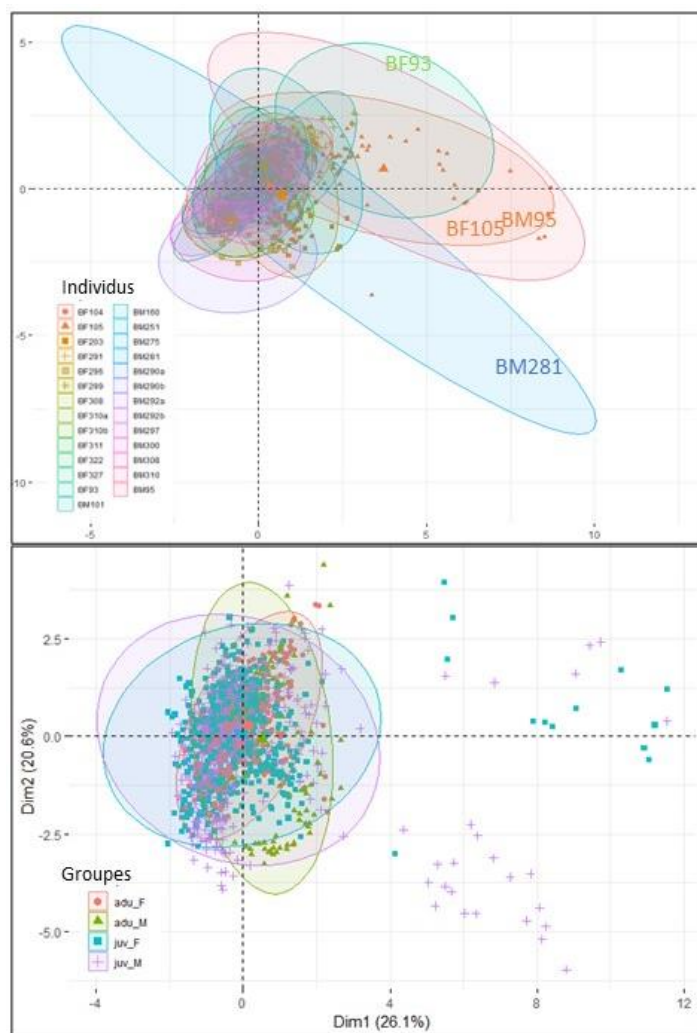


Figure 51 : ACP sur l'ensemble des données, comparant les différents individus (en haut), les sexes et les stades de vie (en bas).

Couplage des éléments traces et des isotopes stables

Les analyses multidimensionnelles couplant les isotopes stables de l'oxygène et du carbone et les éléments traces, n'ont pas apportées de nouvelles informations. Elles permettent cependant de confirmer da différences des individus capturés en rivières et les individus « particuliers » par rapport aux autres (Fig. 52).

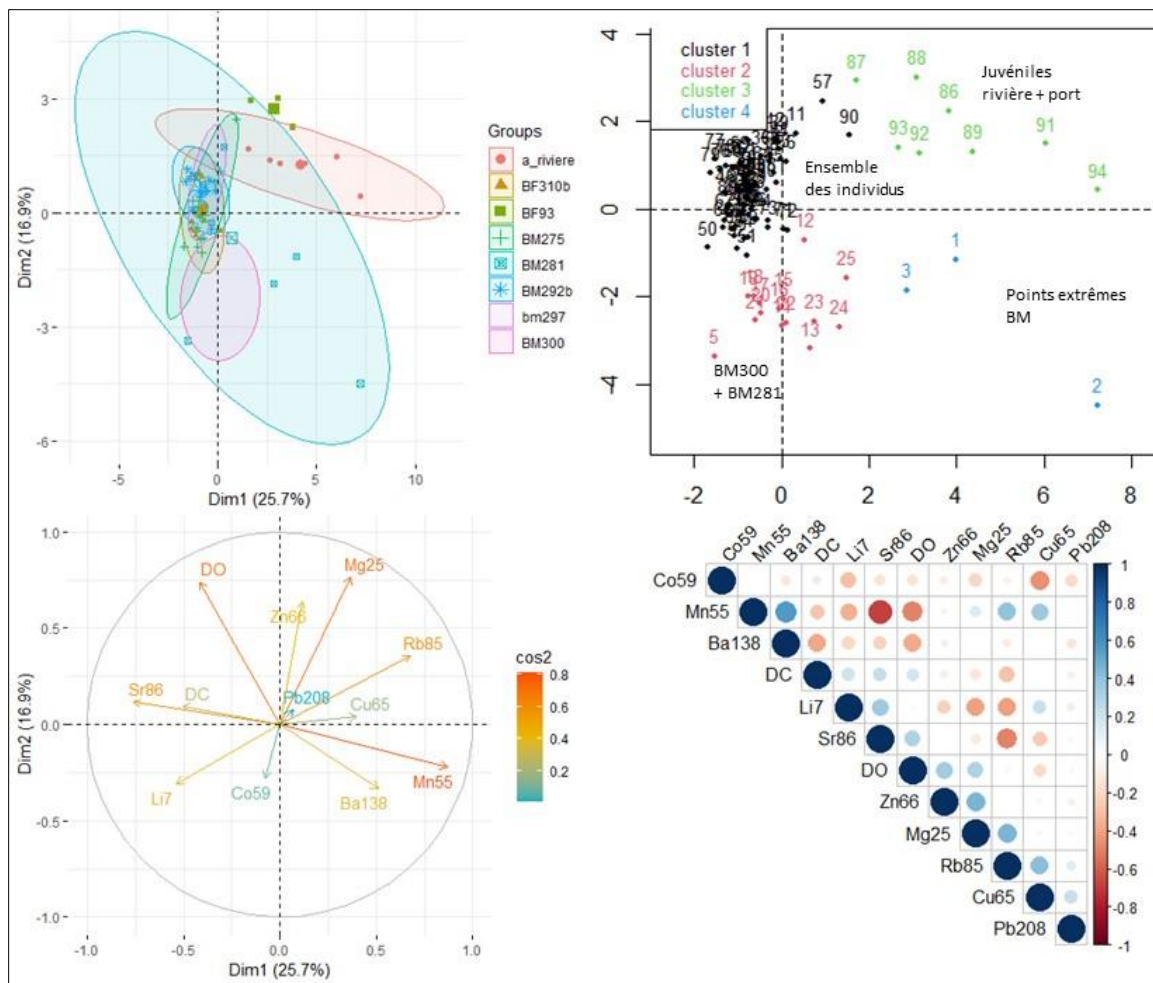


Figure 52 : ACP couplant les différents éléments traces et les signatures des ratios isotopiques du carbone, de l'azote et de l'oxygène (DC, DN et DO, respectivement sur les graphiques) sur toutes les données de tous les stades de vie, classification hiérarchique sur la sortie de l'ACP, contribution de chaque variable à l'ACP et graphique de corrélation des différentes variables.

Profils en éléments traces le long des vertèbres

Les individus particuliers en éléments traces n'ont pas été inclus dans les analyses de l'évolution des éléments le long de la vertèbre.

Tous les éléments n'ont pas la même évolution des signatures le long des vertèbres (Fig. 53). La naissance est identifiable à travers une évolution franche de certains éléments tels que le Mg^{25} , le Mn^{55} , le Rb^{85} et le Ba^{138} . En effet, une forte évolution des Mg^{25} , le Mn^{55} , le Rb^{85} est observée pendant la période embryonnaire, atteint un pic à la marque de naissance et une diminution juste après (Fig. 53). Le schéma inverse est observé pour le Ba^{138} (Fig. 53). De plus, le Mg^{25} , le Mn^{55} et le Rb^{85} présentent un schéma relativement similaire avec une diminution du profil après la naissance, suivie d'une légère augmentation jusqu'à la fin de vie (Fig. 53). Le Sr^{86} affiche une oscillation

montante puis descendante après la naissance et le Ba^{138} une double oscillation montante puis descendante (Fig. 53). Le Li^7 affiche une diminution progressive. Des différences entre les sexes sont observées pour le Li^7 , le Sr^{86} et le Rb^{85} (Fig. 53). Ces différences sont principalement visibles à partir de la maturité (environ 5 à 7 mm après la marque de naissance le long de la vertèbre). Concernant le Rb^{85} , l'analyse du profil selon les sexes semble indiquer des différences entre les mâles et les femelles (Fig. 53). En effet, le profil des mâles semble être linéaire tandis que des oscillations apparaissent chez les femelles. Cependant, individuellement les mâles présentent aussi des oscillations, mais différents individus présentant des oscillations du profil en différentes phases, ces oscillations ne sont plus visibles en considérant l'ensemble des mâles, et ainsi affiche une courbe linéaire. Le V^{51} , le Cr^{52} , le Cu^{65} et le Zn^{66} présentent assez peu de variabilité le long de la vertèbre. Le Pb^{208} présente un comportement particulier, avec peu d'évolution globale ou de patron d'évolution le long de la vertèbre, mais qui est caractérisé par de très fortes augmentations ponctuelles, dont la fréquence et la position sur la vertèbre varie d'un individu à l'autre (Fig. 54).

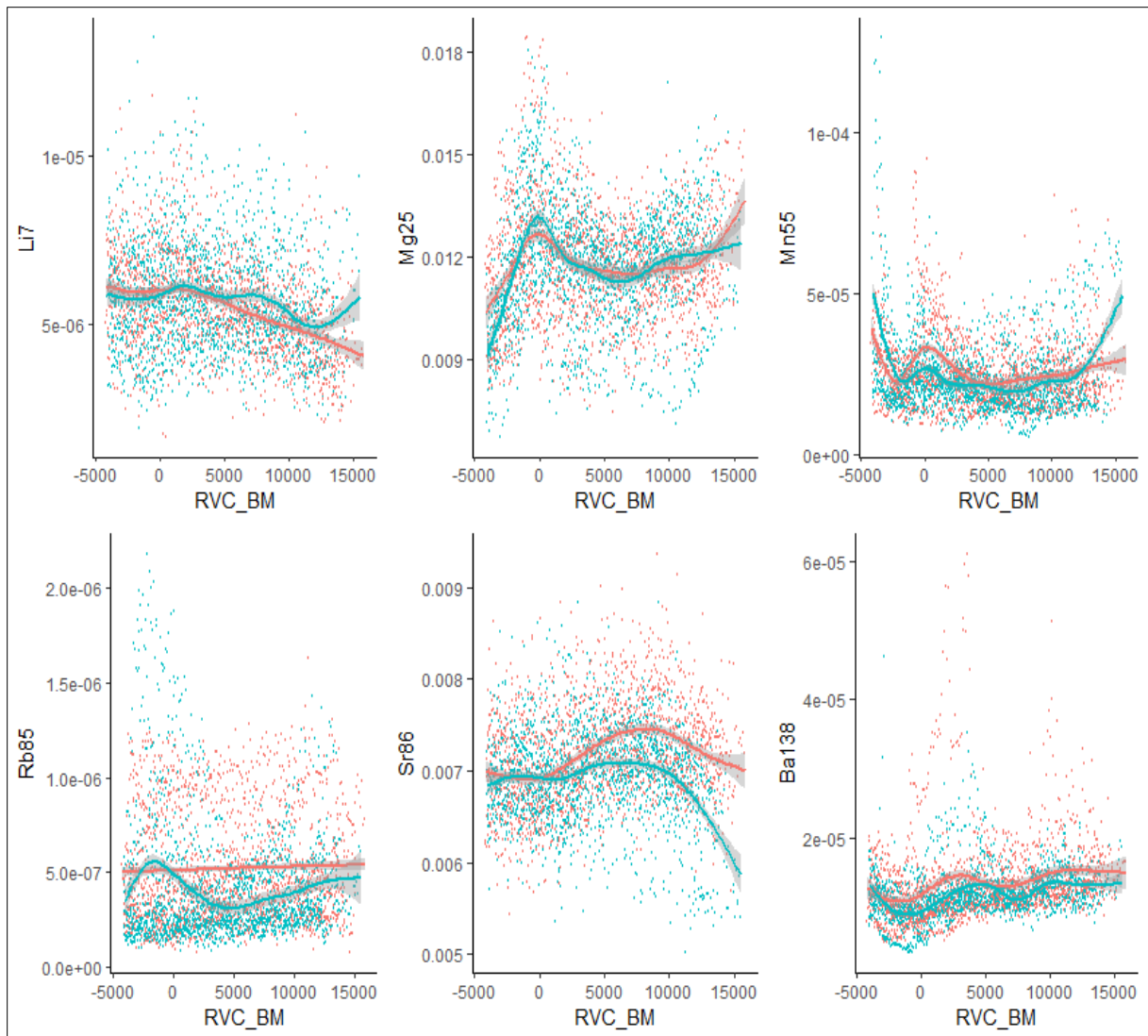


Figure 53 : Profils des régression GAM de différents éléments pour chaque sexe le long des vertèbres (RVC_BM : distance le long de la vertèbre à partir de la marque de naissance). Bleu : mâles et rouge : femelles.

Il semble que différents types de profils existent pour le ratio $\text{Sr}^{86}:\text{Ba}^{138}$ (Fig.55). En effet, les analyses individuelles distinguent trois groupes ayant des profils différents. Le groupe possédant le plus d'individus (A, $n = 13$) est caractérisé par une double oscillation montante puis descendante et avec des valeurs maximales au niveau de la marque de naissance (Fig. 55). Le groupe B ($n = 6$), est caractérisé par une légère augmentation ou un plateau pendant la phase embryonnaire (avant la marque de naissance), puis une diminution progressive au long de la vie jusqu'au stade adulte, où d'autres variations peuvent avoir lieu (Fig. 55). Le dernier groupe (C, $n = 2$) affiche un plateau ou une légère augmentation pendant la phase embryonnaire, une chute forte et brève du profil au niveau de la marque de naissance avant d'augmenter à

nouveau et d'atteindre un plateau jusqu'au stade adulte où d'autres variations peuvent avoir lieu (Fig. 55).

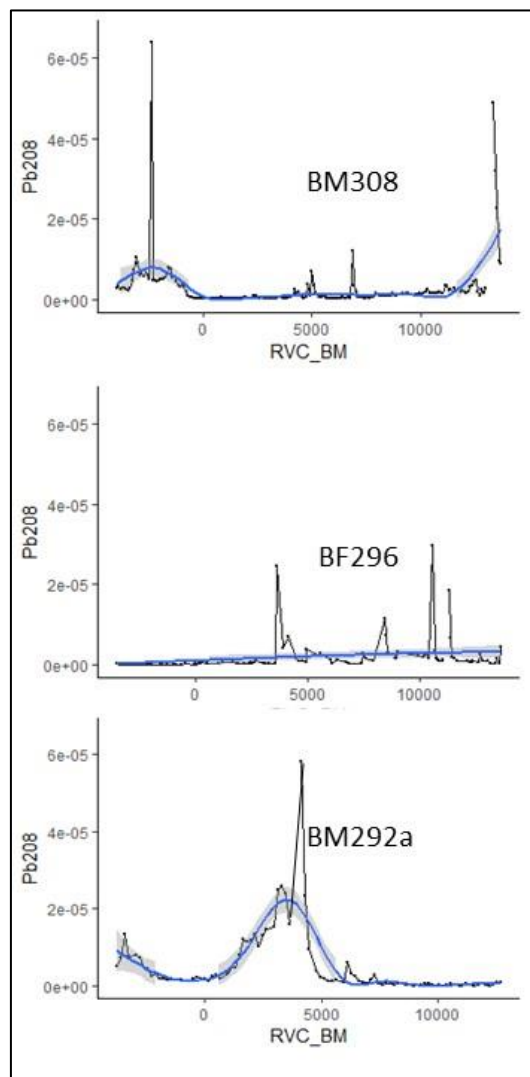


Figure 54 : Exemple de trois profils de Pb208.

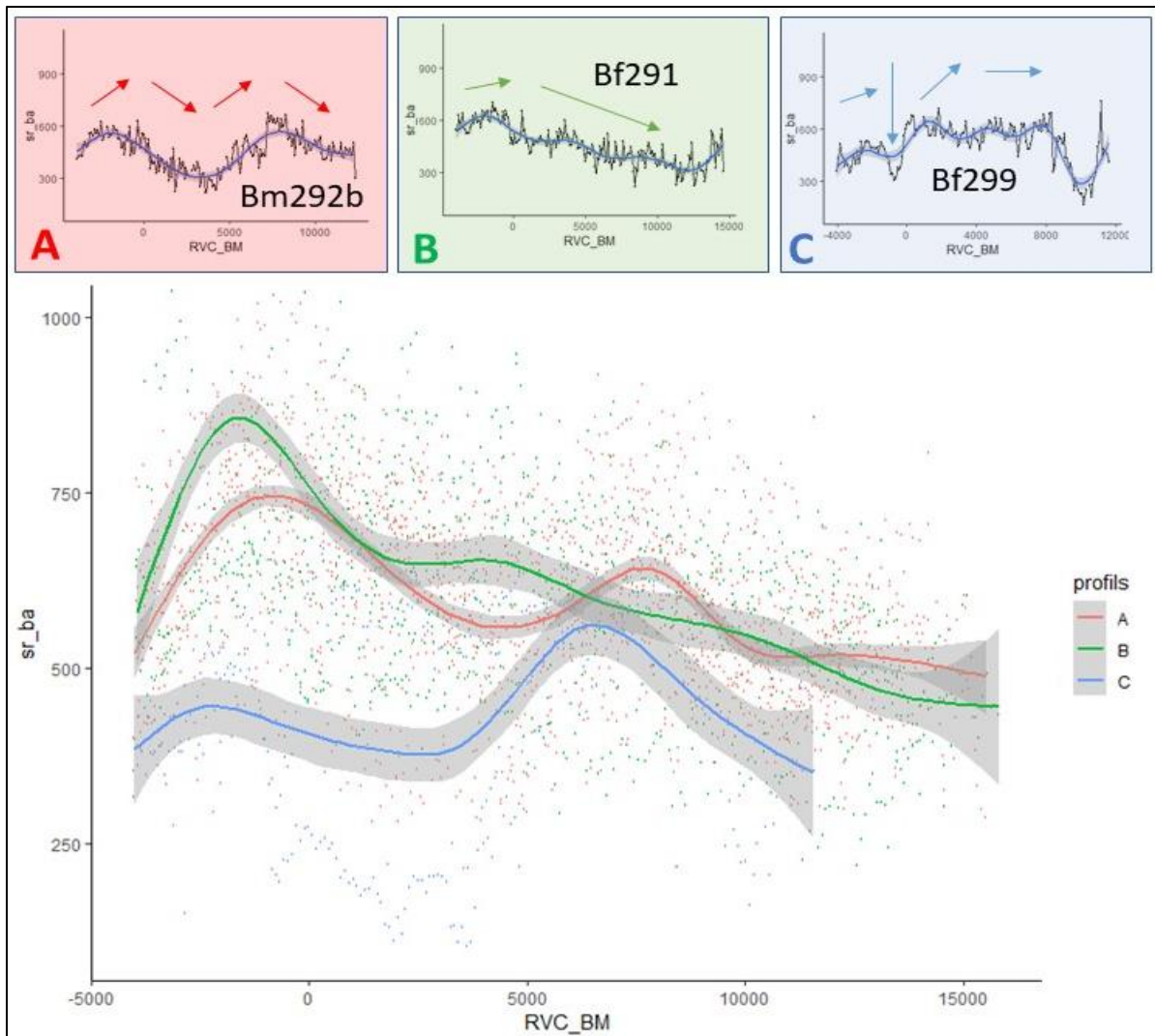


Figure 55 : Représentation des groupes rassemblant les individus semblables à ceux du groupe A, à ceux du groupe B et du groupe C, dont un individu d'exemple est représenté au-dessus. Bm292b pour l'exemple du groupe A, le Bf291 pour le B et le Bf299 pour le C.

Les pics de Pb^{208} peuvent être concomitants à une chute du ratio $Sr^{86}:Ba^{138}$, comme dans l'exemple du mâle BM251 et de la femelle BF296 (Fig. 56). Le nombre d'événements concomitants (entre un pic et une diminution des valeurs le long des deux profils) ne diffère pas significativement entre les mâles et les femelles (Mann-Whitney-Wilcoxon, $p = 0,83$). Cependant, lorsqu'on considère le pourcentage d'événements concomitants, soit le nombre de pics concomitants par rapport au nombre total de pics de Pb^{208} pour chaque individu, les femelles ont significativement plus de pics de Pb^{208} associés avec des chutes de $Sr^{86}:Ba^{138}$ que les mâles (Mann-Whitney-Wilcoxon, $p = 0,04$).

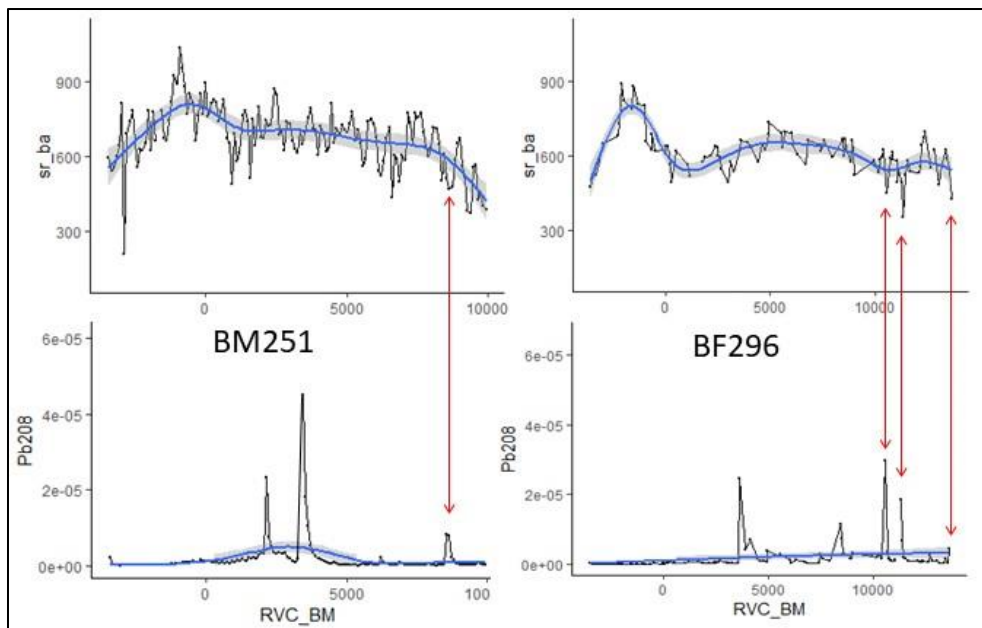


Figure 56 : Exemple de la comparaison des pics de Pb208 et des chutes de Sr86 :Ba138 pour un mâle (BM251) et une femelle (BF296). Les flèches rouges indiquent le moment où un pic de Pb208 correspond exactement à une chute de Sr86 :Ba138.

III. B- 4. Discussion

Cette étude a mis en évidence que l'écologie trophique et l'utilisation de l'habitat des requins bouledogue évoluent au cours de la vie et entre les individus. Le caractère résidant et l'importance des eaux douces a été estimé à travers une méthode nouvelle et exploratoire qui est l'analyse biogéochimique des vertèbres.

La composition élémentaire des vertèbres comme marqueur de l'environnement de vie des requin bouledogue

Les signatures élémentaires des points situés en bordure de vertèbre sont représentatives des masses d'eau utilisées par les requins en fin de vie (Coiraton et Amezcua, 2021). Dans notre cas, elles ont permis de discriminer les différents lieux de capture autour de La Réunion (Fig. 45, 46 et 47), en particulier ceux situés en eaux douces et ceux situés en pleine mer, notamment à travers l'opposition des valeurs de Rb⁸⁵, Mg²⁵, Mn⁵⁵ à celles de Sr⁸⁶ et Li⁷. Bien que la relation entre les teneurs de ces éléments dans les vertèbres et l'environnement ou la physiologie des différentes espèces ne soit pas totalement maîtrisée (McMillan et al., 2016), certaines études se sont déjà intéressées aux teneurs en ces éléments dans les vertèbres d'élastombranchés (raie et requins) ou dans les otolithes de poissons téléostéens (Tab. 13).

Tableau 13 : Synthèse des principales connaissances des relations entre les variables environnementales et les éléments traces

<p>Le Strontium</p>	<p>Le Sr⁸⁶ est l'un des éléments les plus utilisés pour l'analyse élémentaire des pièces calcifiées des poissons, en particulier parce qu'il n'est pas physiologiquement régulé (Coiraton et al., 2020 ; McMillan et al., 2017 ; Pistevos et al., 2019 ; Raoult et al., 2016 ; Smith et al., 2016). Il est généralement utilisé comme indicateur de salinité (Hick et al., 2010 ; Tillett et al., 2011), car sa concentration dans les pièces calcifiées est représentative de celle de l'environnement, et sa concentration, plutôt forte et constante dans l'océan, et diminue lorsque les masses d'eau sont diluées par des entrées d'eaux douces (Allen et al., 2009 ; Tillett et al., 2011). La concentration en Sr⁸⁶ dans les otolithes de certaines espèces de poissons téléostéens est positivement corrélée à la salinité (Allen et al., 2009 ; Hick et al., 2010). Ici, les valeurs de Sr⁸⁶ sont corrélées à celles du Li⁷ (Fig. 46) et ces deux éléments semblent avoir un comportement similaire entre les différents groupes (ACPs des lieux de captures et des stades de vie juvéniles) et tout au long de la vertèbre (Fig. 23). Cette similitude entre Sr⁸⁶ et Li⁷ a déjà été observée dans les otolithes des poissons amphidromes, où tous les deux sont indicateurs des variations de la salinité (Hicks et al. 2010).</p>
<p>Le Lithium</p>	<p>Outre sa relation positive avec la salinité (Hicks et al., 2010), le Li⁷ présenterait une relation négative avec la température de l'eau, comme cela a été observé dans les otolithes de Sole (<i>Solea solea</i> ; Tanner et al., 2013). Cependant, dans les vertèbres d'élastranchés, ces relations avec la salinité et la température n'ont pas été démontrées. Il apparaît que dans les vertèbres de <i>U. halleri</i> (raie), et de <i>H. portusjacksoni</i> (requin), il n'y a pas d'effet de la température sur les concentrations de Li⁷ (Pistevos et al., 2019 ; Smith et al., 2013). Cependant, une légère relation positive a été montrée entre le pH et les concentrations de Li⁷ dans les vertèbres de requin (Pistevos et al., 2019).</p>
<p>Le Manganèse</p>	<p>L'influence du Mn⁵⁵ n'est pas complètement connue et maîtrisée. Il semblerait que sa concentration dans les vertèbres d'<i>U. halleri</i> (raie) et <i>H. portusjacksoni</i> (requin) soit positivement corrélée à la température (Pistevos et al., 2019 ; Smith et al., 2013), cependant dans d'autres pièces calcifiées sa concentration n'est pas forcément influencée par la température (Barth-Martin et al., 2006 ; Lloyd et al., 2008), ou peut y être corrélée négativement (Fowler et al., 1995). Toujours dans les otolithes de poissons, Hick et al., (2010) ont montré une relation négative entre la salinité et le Mn⁵⁵ et Limburg et al., (2015) ont proposé cet élément comme indicateur des migrations en zone profonde hypoxique. Le manganèse étant un micronutriment essentiel chez les vertébrés, différents processus physiologiques sont susceptibles d'intervenir avant son incorporation dans les pièces calcifiées avec des modifications par rapport à sa concentration dans le milieu naturel (Smith et al., 2013). L'alimentation semble par exemple être une source importante de Mn⁵⁵ dans les différents tissus des élastranchés (Mathews & Fisher, 2009).</p>
<p>Le Magnésium</p>	<p>Le Mg²⁵ est, avec le Ba¹³⁸, un des éléments les représentatifs dans les concentrations des vertèbres d'élastranchés (McMillan et al., 2016). Smith et al., (2013) ont montré une relation négative entre le Mg²⁵ des vertèbres de requin et la température. Cependant cette relation n'est pas retrouvée dans l'otolithe de certaines espèces de poissons (Bath-Martin & Thorrold, 2005) où elle est même contraire à la relation trouvée chez d'autres espèces de poissons (Barnes & Gillanders, 2013). Une faible relation positive entre le Mn²⁵ des vertèbres de requin et le pH a également été démontrée (Pistevos et al., 2019).</p>
<p>Le Rubidium</p>	<p>Le Rb⁸⁵ est un élément qui n'a pas été étudié de manière spécifique, bien qu'utilisé dans les analyses multi-élémentaires des vertèbres de requin dans plusieurs études (Coiraton et al., 2020 ; Coiraton & Amezcua, 2020 ; McMillan et al., 2017 ; Smith et al., 2013 ; Smith et al., 2016). Chez les poissons, ce n'est pas non plus un élément couramment utilisé, mais il a été démontré une forte relation négative entre sa concentration dans les otolithes et la salinité (Hicks et al., 2010).</p>

Bien que la compréhension de la réponse des teneurs de ces différents éléments dans la vertèbre selon l'environnement et les processus physiologiques soit incomplète, certaines informations permettent de comprendre la variabilité des signatures élémentaires observées chez le requin bouledogue à La Réunion. Cela permet de confirmer la séparation des sites de capture locaux (Fig. 45), notamment suivant la salinité (eau douce < eau de mer) la température (eau douce < eau de mer) de leurs masses d'eau. En effet, les individus capturés en rivière sont caractérisés par des éléments qui ont une plus forte concentration quand la salinité diminue et les individus pêchés en mer sont caractérisés par des éléments corrélés positivement avec la salinité. Il en est de même pour les relations entre les concentrations des éléments et la température. Ceci, et le fait que chaque regroupement de lieux soit représenté par des ellipses bien distinctes, confirment que l'analyse multi-élémentaire des vertèbres permet de discriminer les principales masses d'eau autour de l'île. Parmi les différents sites étudiés, deux groupent se distinguent : le cluster 2 (Fig. 46) est composé principalement de signatures juvéniles capturés près d'embouchures de rivières, d'étangs ou très proche de la côte. Ces zones sont fortement influencées par des arrivées d'eaux douces, et caractérisé par des substrats meubles, sablo-vaseux (Pinault et al., 2013), contrairement aux zones où ont été capturés les individus du cluster 1 (principalement à Saint Gilles et Saint-Paul). La zone de Saint-Gilles correspond à des masses d'eau océaniques, situées à l'arrière de récifs coralliens, qui sont connues pour leurs zones à forte salinité (pas ou peu d'apports d'eau douce). La zone de Saint-Paul est particulière car il s'agit à la fois d'une baie sablo-vaseuse qui possède une embouchure d'un étang littoral en fond de baie, mais il s'agit également du début de la zone récifale dans la partie sud et d'une zone d'eau océanique quand on s'éloigne de la côte. Cette zone peut être considérée comme une zone mixte entre un habitat récifal, un habitat influencé par de l'eau douce ou saumâtre et des eaux océaniques. Ceci est confirmé par la gamme étendue de signatures observées pour cette zone, qui englobe à la fois les signatures des individus capturés à Saint-Gilles et celles de Saint-Louis (où il y a un étang et une rivière) et dans le bassin du chantier littoral. De plus, le seul individu pêché à Saint-Paul attribué au cluster 2 (Fig. 45, 46) est un juvénile, comme la majorité des individus de ce cluster associé à des zones de masses d'eaux saumâtres et d'apports terrigènes. Les éléments expliquant la variabilité de l'axe 2 (Fig. 45 et 46) sont principalement le Pb²⁰⁸ et le Co⁵⁹. Ces éléments ne sont généralement pas associés à des variations de salinité ou de

température dans les vertèbres de requin ou les otolithes, mais principalement comme sources de pollutions (McMillan et al., 2017). Cependant leur contribution à la première ACP est relativement limitée et ne permet pas d'expliquer cette différence.

Le requin bouledogue utilise-t-il des nurseries en eau douce à La Réunion ?

Le requin bouledogue est connu pour pénétrer les eaux douces pour la mise bas et le développement des juvéniles pendant les premières années de leur vie (Curtis et al., 2011 ; Werry et al., 2011). Compte tenu de l'environnement de l'île de La Réunion, avec peu de rivières pérennes et peu d'embouchures suffisamment larges et profondes pour que des requins y pénètrent, ceci devrait se voir à travers la signature élémentaire des vertèbres les premiers mois du stade de vie juvénile des requins. L'analyse des signatures élémentaires des stades juvéniles de chaque individu indique que tous les individus n'ont pas utilisé les mêmes habitats ou mêmes environnements d'environ 3 mois (Fig. 35) juste après leur naissance (Fig. 48, 49 et 50). Le fait que les individus capturés dans la rivière Sainte-Suzanne ne soient regroupés qu'avec un seul autre individu, capturés plus tard dans un bassin portuaire, suggère que l'utilisation de rivières chez les juvéniles de requin bouledogue soit un phénomène rare dans la population locale. Cela est cohérent avec la morphologie de l'île et de ces rivières dont les embouchures sont relativement restreintes et parfois même isolées de l'océan par un cordon dunaire de galet ou de sable. Cependant, étant donné le comportement d'utilisation de rivière reportés ailleurs dans le monde pour l'espèce (Curtis et al., 2011, Werry et al., 2011), il aurait été possible que, même si ponctuels, les événements où les cordons dunaires rompent pour permettre une connexion des rivières à l'océan soient importants pour l'espèce et agissent comme signal où les juvéniles utilisent et remontent les rivières. Il semble que ce ne soit pas le cas et que cette utilisation de rivière par les juvéniles soit anecdotique. Cela reste à confirmer car nous n'avons ici la signature que d'une rivière, et pour une seule année, alors que des changements de signatures élémentaires entre rivières et entre saisons ou années pour un même lieu peuvent exister (Feitosa et al., 2020). Cependant, l'ACP sur les lieux de capture montre que leurs signatures élémentaires sont relativement distinctes. Ainsi, même si des différences existent sûrement entre les rivières, il est probable que si d'autres individus avaient séjourné en rivière durant les trois premiers mois de leur vie, cela aurait été détecté. Le fait que la signature du juvénile du bassin portuaire soit incluse avec celle des rivières, peut être expliqué par différents facteurs. Tout d'abord, ces

deux lieux de capture ne sont pas en pleine mer, mais dans des zones relativement peu influencées par les eaux océaniques. En effet, le bassin portuaire dans lequel a été pêché le juvénile fait partie d'un des deux plus grands ports de La Réunion, et est assez éloigné de l'entrée du port. Aussi, situé sur la côte nord/ouest, ce port est situé sous une des villes avec la plus grande activité industrielle et il est fort probable que différents émissaires d'eaux douces ou usées existent dans cette zone (mais leurs nombres et positions nous sont inconnus) et qu'il y ait des apports d'eau douce, de particules et de la pollution. Il est cependant intéressant que l'individu capturé dans un bassin littoral fermé sur un chantier de construction en mer ne soit pas inclus dans ce cluster avec nos individus de rivière et du port. En effet, les conditions très littorales et côtières et la possible pollution du chantier aurait pu créer des conditions proches de celles du port, cependant il semble que ce ne soit pas le cas. L'absence d'un apport régulier en eau douce dans le bassin du chantier pourrait être la principale différence. De plus, il est vraisemblable que ce bassin était encore sous influence océanique par les vagues qui permettaient des entrées d'eaux de mer. Werry et al., (2011) a testé expérimentalement chez le requin bouledogue juvénile que la signature élémentaire d'un nouvel environnement était distinguable dans les vertèbres au bout de 2 à 3 semaines. Enfin, il est possible que l'individu n'ait pas séjourné depuis suffisamment longtemps dans ce bassin pour que la signature de ce dernier ait le temps d'être intégrée.

Il semble que la majorité des individus ait utilisé des environnements dont les signatures élémentaires sont semblables à celles des juvéniles capturés à Saint-Louis et à Saint-Paul, deux zones possédant des caractéristiques communes qui sont la présence d'une baie sablo-vaseuse et d'une embouchure d'étang et de rivière, soit des eaux saumâtres (Fig. 48, 49A, 50), connues pour être des zones particulièrement favorables pour les juvéniles de l'espèce (Werry et al., 2011). En effet, les juvéniles requins bouledogue affectionnent particulièrement les eaux saumâtres d'embouchures ou d'estuaires (Curtis et al., 2011 ; Heithaus et al., 2009 ; Heupel and Simpfendorfer., 2011 ; Ortega et al., 2009 ; Simpfendorfer et al., 2005 ; Werry et al., 2011). En Floride ou en Australie, les nouveaux nés utilisent ainsi préférentiellement des eaux peu salées, en amont de rivière, puis descendent progressivement vers les embouchures et la côte à mesure que leur taille augmente (Curtis et al., 2011 ; Heupel & Simpfendorfer., 2011 ; Werry et al., 2011). Ces environnements constituent des zones

de nurseries importantes pour l'espèce (Curtis et al., 2011 ; Heupel & Simpfendorfer, 2011 ; Werry et al., 2011). Au fil des années, ceci lui permettrait d'améliorer la survie naturelle jusqu'à 77% pour les 18 premiers mois de vie (Heupel & Simpfendorfer, 2011), ce qui est élevé par rapport à d'autres espèces (Heupel & Simpfendorfer, 2011). Comme à La Réunion le contexte géomorphologique ne permet pas, ou que très rarement, aux juvéniles de remonter les rivières, ces derniers pourraient être cantonnés aux embouchures, où les masses d'eaux ont les caractéristiques les plus proches de celles en rivières ou en étangs.

Werry et al. (2011) suggèrent que pour optimiser les chances de survie juvéniles et réduire la prédation des nouveaux nés, ce serait les femelles gestantes qui remonteraient les rivières pour y mettre bas plutôt que les juvéniles qui remonteraient après la naissance. Ce choix stratégique éviterait aux nouveaux nés de se retrouver dans un habitat utilisé par les juvéniles plus grands et les sub-adultes, dans un contexte où le cannibalisme existe chez cette espèce (Vorenbeg, 1962 ; Werry et al., 2011). L'incursion des femelles dans les rivières est extrêmement peu probable dans le contexte géomorphologique de La Réunion. En se basant sur l'analyse multivariée, il semble que 74% de nos individus utilisent les zones dont les masses d'eaux ressemblent aux embouchures d'étangs. Cependant, en se basant sur la définition des nurseries de requin (Beck et al., 2001 ; Heupel et al., 2007), ces informations ne suffisent pas à définir ces zones comme véritables nurseries. En effet, une nursery se définit comme une zone où (i) l'abondance en juvénile est plus forte qu'ailleurs, (ii) le site est utilisé plusieurs années de suite, (iii) les juvéniles montrent une fidélité au site, (iv) la croissance des juvéniles y est plus rapide, (v) la survie naturelle est plus importante et (vi) les juvéniles peuvent disperser vers les habitats adultes (Beck et al., 2001 ; Heupel et al., 2007). Les deux premières conditions semblent être respectées d'après nos analyses, car sur l'ensemble des individus testés, la majorité utilise cette zone, et cela pour différentes cohortes. Le troisième point semble être respecté, car l'ACP des périodes juvéniles a indiqué que les ellipses de chaque individu était relativement stable, correspondant à une période de 3 mois où leur habitat a été relativement stable également. Cependant, des excursions inférieures à 2 semaines dans d'autres zones ne seraient pas forcément visibles dans les signatures élémentaires, ainsi, des analyses de suivis individuels des mouvements seraient nécessaires pour confirmer ou pas la fidélité au site. Des études spécifiques sont

également nécessaires pour estimer la différence de croissance entre les différents habitats utilisés par les juvéniles et pour estimer la mortalité de ces stades. Cependant, ces zones côtières ne sont pas physiquement isolées d'autres habitats, et d'autres stades sub-adultes et adultes de cette espèce les utilisent (Soria et al., 2019) ou encore d'autres espèces de grands requins y sont régulièrement observées ou pêchées, tels que le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) et le requin marteau halicorne (*Sphyrna lewini*) (Loiseau et al., 2016 ; Soria et al., 2019 ; prélèvements projet caprequin : <https://www.info-requin.re/prelevements-r67.html>). Dans la baie de Saint-Paul, par exemple, une étude utilisant des caméras non appâtées a montré la présence à la fois d'adultes et de juvéniles de requin bouledogue (Loiseau et al., 2016). Or les nurseries sont généralement des zones où les juvéniles sont protégés des autres grands prédateurs, ce qui n'est pas forcément le cas ici. Cependant, bien que la consommation d'élastomobranches et particulièrement de requins ait été observé localement et globalement par ces espèces de requins (Trystram et al., 2017), aucune identification spécifique de requin bouledogue n'a été reporté localement pour le moment en tant que proies. Le cinquième point semble être confirmé, car aucune limite physique ne sépare l'habitat des embouchures des autres habitats potentiellement utilisés par les adultes et une partie des individus ayant passé le stade juvénile dans ces zones a été capturée à l'âge adulte dans d'autres habitats, laissant supposer que la dispersion est effective. L'ensemble de ces points indique que les embouchures d'étangs à La Réunion constitueraient des habitats préférentiels pour les juvéniles, cependant ils ne permettent pas de confirmer que cet habitat remplit tous les rôles d'une nursery (Beck et al., 2001 ; Heupel et al., 2007). D'autres investigations sont nécessaires pour cela. La présence d'un environnement dessalé pourrait néanmoins être favorable pour le développement des jeunes d'une part en limitant la présence de prédateurs d'autres espèces n'ayant pas de capacités osmorégulatrices suffisantes pour évoluer en eaux saumâtres, et d'autre part en étant plus productif que le milieu océanique alentour (Gaston et al., 2006). Le fait que des signatures d'habitats situés uniquement sur la côte l'Ouest de l'île soient analysées constitue un potentiel biais, et ne permet pas de conclure de façon définitive pour l'ensemble de l'île. En effet, la côte Est n'est pas représentée, à part par les deux individus de rivière, mais ces derniers n'apportent pas d'information sur les signatures élémentaires des masses d'eau en mer. Aussi la côte est de l'île est celle qui subit le plus de précipitations et possède les plus grandes rivières. Ces dernières sont plus importantes que celles situées sur le

reste de l'île et leurs embouchures plus larges. Certaines ont même des embouchures aménagées par des pêcheurs locaux d'alevins amphidromes (bichiques), afin de garder des canaux de communication de l'eau entre la mer et la rivière (Introduction générale, Fig 7). Il serait donc pertinent de s'intéresser plus précisément à ces zones particulières susceptibles d'être utilisées par des juvéniles ou nouveaux nés du requin bouledogue. Il serait également intéressant d'étudier les grands bassins portuaires, car ceux-ci peuvent également être utilisés et leurs signatures élémentaires varient entre celles des rivières et celles des embouchures selon les regroupements (cf ACP Fig. 45 et 46 et Fig. 48 et 49). Un point commun entre les individus de rivière et du bassin portuaire et ceux correspondant aux zones d'embouchures, par rapport au groupe composé uniquement d'adultes, pourrait être la concentration relative en Zn^{66} (Fig 49, B et 50). Le Zinc est un métal lourd, relativement commun, dont les concentrations dans l'environnement marin sont reliées aux niveaux de silice (Biller & Bruland, 2013 ; Raoult et al., 2018) et qui s'accumule dans les organismes marins (Hogstrand et al., 1996). Il a été montré qu'à La Réunion, en tant qu'île volcanique riche en silice, les concentrations de Zinc sont plus élevées que sur les continents et dépassent par exemple certains seuils européens (Colin & Doelsh, 2008). La forte présence de Zn^{66} dans les signatures au stade juvénile pourrait ainsi s'expliquer par leur fréquentation de masses d'eau plus côtières, influencées par la signature de l'île. A Saint-Paul et Saint-Louis, qui semblent être des sites privilégiés de présence de juvéniles, le sable des baies est d'origine basaltique, ce qui est cohérent avec des teneurs élevées en Zn^{66} , car ce type de sable est aussi riche en silice.

Cependant, tous les juvéniles de requin bouledogue à La Réunion n'utilisent pas les zones côtières associées aux embouchures (Fig. 45 : groupe adultes). En effet, il semble que 4 individus capturés au stade adulte aient utilisé des masses d'eau différentes des autres lorsqu'ils étaient juvéniles. Ces masses d'eau étant caractérisées par de fortes valeurs en Sr^{86} et Li^7 et de faibles valeurs en Mn et Mg (Fig. 50). Il est probable que ces zones soient sous influences océaniques, en opposition aux signatures des autres groupes. Un autre individu, le BM281, affiche une signature élémentaire complètement différente des autres, notamment avec de fortes teneurs en Mn^{55} , Ba^{138} et de faibles teneurs en Sr^{86} , $\delta^{13}C$ et en $\delta^{18}O$ au stade juvénile. Cette variabilité chez les stades juvéniles est également observée dans les signatures isotopiques du carbone et de l'oxygène, où c'est chez ce stade, que les plus fortes

variations de valeurs existent (Fig. 44 et 51). Les analyses isotopiques ont également mis en avant que certains individus étaient différents de la majorité des autres. Cependant les analyses isotopiques ne confirment pas vraiment la dépendance à la côte et aux eaux douces pour les juvéniles (Fig. 39). Mais la comparaison directe entre ces mesures n'est pas directement possible, car si les signatures élémentaires représentent uniquement une période d'environ 3 mois après la naissance, la période juvénile analysée est d'environ 5 ans pour les signatures isotopiques. Or, des changements d'habitats et de comportement ont certainement lieu durant toutes ces années. Il semble donc que même si les embouchures constituent des habitats préférentiels, certains individus en choisissent d'autres. Cela pourrait être une stratégie pour réduire la concurrence intraspécifique, en étendant le type d'habitat utilisé, ou une conséquence d'une faible dispersion les premiers mois de vie, dans le cas où les mises bas se feraient dans un autre habitat. Des changements de régime hydrique des rivières entre les années pourraient aussi modifier les conditions de vie des zones côtières autour de l'île et ainsi modifier les caractéristiques environnementales des habitats des juvéniles entre les individus d'âge différent. Enfin, il n'est pas impossible que certains individus puissent être nés dans un autre endroit que La Réunion et aient migré par la suite pour rejoindre l'île.

BM281 : un immigré à La Réunion ?

L'individu BM281 présente une forte particularité par rapport aux autres individus pendant sa période juvénile à la fois concernant la signature en éléments traces et les signatures isotopiques (Fig. 38 et 44). Ainsi, pour ce stade de vie, cet individu possède des valeurs en Ba¹³⁸ vingt fois supérieures aux autres et des valeurs bien plus faibles en $\delta^{13}\text{C}$ et en $\delta^{18}\text{O}$. Le Baryum est un élément généralement utilisé comme indicateur d'upwelling (McMillan et al., 2017, Mohan et al., 2018 ; Woodson et al., 2013) et de température, bien que pour la température il semble que la relation peut varier selon les espèces (Smith et al., 2013). Les upwellings transportent des nutriments riches et des eaux froides profondes vers la surface (Kamp & Chapman, 2016). Les régions d'upwellings affichent une augmentation de la concentration de Ba¹³⁸ dans les eaux de surface, qui peut être intégré dans les structures bio-minéralisées comme les otolithes ou les vertèbres (Mohan et al., 2018 ; Woodson et al., 2013). Le fait que des valeurs

en Ba^{138} aussi fortes ne soient jamais observées chez aucun autre individu péché autour de l'île à aucun des moments de leur vie, suggère que les masses d'eaux qui ont contribué à cette signature sont différentes des masses d'eaux présentes autour de La Réunion. Ainsi, il est fortement probable que cet individu, de sa naissance à sa période juvénile, n'était pas présent autour de La Réunion et qu'il y soit arrivé plus tard. Les migrations transocéaniques ont déjà été observées chez le requin bouledogue (Lea et al., 2015). Bien qu'aucune référence de signatures élémentaires ne soit disponible dans la région à notre connaissance, il est probable que cet individu vienne soit d'une autre île des Mascareignes (Maurice ou Rodrigue), soit de Madagascar, ou encore d'une zone influencée par des upwellings. Des monts-sous-marins existent dans le bassin océanique, et peuvent être influencés par des upwellings, en théorie (Rogers, 2018 ; Silva et al., 2021). Les faibles valeurs en $\delta^{13}C$ de la vie juvénile de cet individu, peuvent indiquer que pendant cette période il évoluait dans un habitat relativement océanique et peu influencé par la côte d'autant que son $\delta^{18}O$ suggère que les masses d'eaux étaient très salées. En effet, dans les otolithes et d'autres pièces calcifiées le $\delta^{18}O$ augmente avec la salinité (Tanner et al., 2013). Cependant, le $\delta^{18}O$ n'a encore jamais été utilisé dans les vertèbres avant et différents processus physiologiques peuvent interagir avec son fonctionnement et son intégration qui pourrait être différent de celui de l'otolithe.

Une fois passé la phase juvénile, toutes les valeurs des éléments et isotopes convergent vers des valeurs similaires aux autres individus pour le BM281, suggérant une arrivée et une évolution dans les eaux de La Réunion jusqu'au moment de sa pêche.

D'autres individus présentent, pour la même période juvénile, des valeurs différentes en $\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$ des valeurs moyennes observées. Ainsi, l'individu BM300 présente un profil en $\delta^{18}O$ similaire à l'individu BM281, mais des différences de profils en $\delta^{13}C$ et en éléments traces. Un autre individu, le BF330, présente au contraire des fortes valeurs en $\delta^{18}O$ au stade juvénile. Cela met en évidence que la variabilité d'habitat et de stratégies alimentaires entre les individus est principalement présente au stade juvénile chez le requin bouledogue à La Réunion. Les données suggèrent néanmoins que la proportion d'individus avec des profils atypiques est faible et que la majorité des individus auraient évolué dans des habitats similaires durant toute leur vie.

Des individus résidents à La Réunion ?

Les différences de profil mises en évidence entre individus au stade juvénile et à la fin de leur vie (moment de la capture) indiquent qu'il est possible de détecter assez bien les changements d'habitats chez le requin bouledogue en analysant la composition élémentaire et isotopique des vertèbres. Ainsi, aux vues des profils individuels en éléments traces et en isotopes stables, au cours de la vie, il est probable que l'ensemble des individus (excepté le BM281) aient un comportement homogène de résidence à La Réunion et sans grande migration ou grand changement d'habitat. Le comportement de résidence du requin bouledogue a déjà été montré à La Réunion (Soria et al. 2015). L'espèce est capable de grandes migrations, surtout le long des continents ou dans des milieux peu profonds (Daly et al., 2014 ; Lea et al., 2015 ; Espinoza et al., 2016), mais est connue aussi pour être philopatric (Karl et al., 2011 ; Lea et al., 2015). Les profils élémentaires des vertèbres des individus pêchés à La Réunion semblent indiquer que la majorité des requins bouledogue n'ait pas effectué, de longues migrations. Le temps d'intégration et de changement de signature élémentaire dans la vertèbre de requin semble d'être de quelques semaines (Werry et al., 2011). Ainsi des excursions rapides dans des habitats différents (inférieurs à 3 semaines par exemple), ne seraient peut-être pas détectables. Des migrations océaniques de longue durée seraient théoriquement identifiables à travers des augmentations d'éléments tels que le Sr^{86} (Coiraton & Amezcua, 2020). Il est également possible que des migrations pourraient exister vers des zones dont les masses d'eau ont des compositions proches de celles de La Réunion et ne seraient pas détectables. Il serait en théorie possible que ce soit le cas pour les îles de la région comme l'île Maurice, qui est également une île volcanique et se situe uniquement à 200 km de La Réunion. Cependant le fait qu'à La Réunion, qui est une île relativement petite, différents habitats soient déjà discriminés, il est probable que la signature d'une autre île le soit aussi. De plus, Maurice étant une île plus ancienne, elle possède moins de relief, de bassins versants et possède un lagon beaucoup plus développé entourant toute l'île (Turner & Klaus., 2005), ainsi la signature de ses masses d'eau serait différente de celle de La Réunion. Des analyses, et comparaisons, de signatures élémentaires d'individus provenant des autres îles de la région Sud-Ouest Océan Indien serait intéressant pour mieux comprendre les différences entre îles.

Globalement, il semble que l'ensemble des individus ait passé l'ensemble de leur vie dans les eaux de La Réunion, à l'exception d'un seul, le BM281, qui y serait arrivé quand il était au stade juvénile, après une migration longue distance en milieu océanique.

Changement ontogénique de la sélection de l'habitat et de l'écologie trophique

Les analyses élémentaires mettent en évidence certaines différences entre les stades de vie et les sexes, bien que leur compréhension en termes de sélection d'habitats ne soit pas aisée. Par exemple, les fortes valeurs de Mg^{25} , Mn^{55} , Ba^{138} et Rb^{85} à la naissance et pendant les premières années de vie suggèrent que les individus de l'espèce passent la première période de leur vie dans des masses d'eau côtières sous influences des eaux douces à La Réunion. Au stade subadulte, des différences apparaissent dans la vie des individus suivant le sexe pour certains éléments (Li^7 ; Rb^{85} ; Sr^{86}), suggérant des habitat globalement plus océaniques, ou du moins, des masses d'eau moins côtières et moins influencées par des apports terrigènes (Coiraton & Amezcua, 2020). Cependant il semble qu'au cours de la vie, différents types de stratégies migratoires existent (Fig. 55). Le comportement de retour cyclique en eau douce (ou près de la côte) des femelles mis en évidence pour le requin bouledogue en Australie et le requin marteau halicorne au Mexique, en se basant notamment sur le Sr^{86} , le Ba^{138} et le Pb^{208} (Coiraton & Amezcua, 2020 ; Coiraton et al., 2020 ; Tillett et al., 2011), n'est pas clairement observé dans notre étude. Ces études suggèrent qu'au stade adulte, des retours en eau douce cyclique, tous les deux ans environ pour le requin bouledogue à lieu en eaux douces et près des côtes pour la reproduction ou la mise bas et que cela est visible sur le profil des femelles mais pas des mâles (Tillett et al., 2011). Nos résultats suggèrent qu'à La Réunion, il pourrait y avoir plus de retour en eaux côtières chez femelles que chez les mâles, mais la différence n'est pas très marquée entre les deux sexes (Fig. 56). Le contexte de l'île, différent de celui des continents avec les fortes signatures terrigènes des grands fleuves et plus d'activités industrielles (Pb^{208}), pourrait expliquer l'absence de signal clair de retour en eau douce ou proche des côtes. Une précédente étude avait par exemple montré que les requins bouledogue de la réunion avait de faibles teneurs en polluants et métaux lourds dans leurs chairs, par rapport à d'autres localité suggérant que les eaux de l'île sont assez peu polluées (Chysnel et al., 2021). Ainsi, à La Réunion, il n'y aurait que très peu de véritable incursion en rivière mais plutôt des

rapprochements des zones côtières et des embouchures qui constitueraient l'habitat de mise bas local pour l'espèce. Ainsi, les différences de $\text{Sr}^{86}:\text{Ba}^{138}$, ratio généralement utilisé pour retracer la salinité, pourraient être moins importantes que dans un contexte de véritable incursion en rivière. Aussi, le fait que les adultes mâles et femelles fréquentent les zones côtières explique la faible différence liée au sexe observée. Cependant, le fait que chez les adultes mâles, le signal de rapprochement à la côte ou aux embouchures apparaisse pourrait suggérer que les individus des deux sexes se retrouvent dans le même habitat au stade adulte, qui constituerait également l'habitat de reproduction. Des agrégations hivernales de requins bouledogue proche des côtes pendant l'accouplement avaient également déjà été suggéré dans d'autres étude Soria et al. (2015).

Un changement ontogénique de la niche trophique du requin bouledogue a été mis en évidence par l'analyse des isotopes stables et des différences de stratégie alimentaire semblent exister entre les sexes. En effet, une augmentation progressive du $\delta^{15}\text{N}$ a été observé pendant la croissance et ceci pour chaque sexe (Fig. 37, 38 et 41). Cela suggère que le niveau trophique du requin bouledogue augmente avec sa longueur totale (et donc son âge), comme cela a déjà été démontré pour d'autres espèces comme le grand requin blanc (Estrada et al., 2006), ou pour le requin bouledogue ailleurs (Daly et al., 2013 ; TinHan & Wells, 2021 ; Werry et al., 2011). Cela contraste avec la précédente étude de l'écologie trophique de l'espèce à La Réunion, pour laquelle aucune différence de $\delta^{15}\text{N}$ n'avait été détectée entre les juvéniles et les adultes à partir de l'analyse d'échantillons de muscle et de sang (Trystram et al., 2017). Cependant cette précédente étude comportait un faible effectif et représentait faiblement les différentes classes de taille (Trystram et al., 2017). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des embryons étant proches de celles des adultes, soit supérieures à celles des autres stades, confirment également un l'effet maternel, comme aussi décrit par l'analyse des vertèbres de grands requins blancs (Estrada et al., 2006). Des différences dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ existent aussi entre les stades de vie. En effet, les juvéniles présentent des différences de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ avec les embryons et les adultes chez les femelles. Ce phénomène n'est pas significatif pour les mâles, mais une différence existe entre les sexes pour ce stade, avec des femelles qui avaient des valeurs significativement plus élevées en $\delta^{13}\text{C}$ par rapport aux mâles juvéniles (Fig. 37 et 38) suggérant une dépendance plus élevée aux ressources côtières pendant leur stade juvénile. L'effet

de la taille de l'animal sur le $\delta^{13}\text{C}$ avait déjà été montré par Trystram et al., (2017) pour le requin bouledogue à La Réunion. Encore une fois, une différence significative entre sexes n'existe que chez les juvéniles, confirmant la particularité de ce stade dans la population locale. La différence entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont intéressantes car l'étude de l'âge de dans cette étude avait montré que les juvéniles femelles (spécifiquement entre TL = 150 et 200 cm) n'avait jamais été capturées alors que c'est le cas pour les mâles, suggérant une possible utilisation différente de l'habitat ou un comportement particulier entre les sexes pour ce stade (Hoarau et al., 2021), ce qui semble en partie être confirmé ici. Il semble que les femelles juvéniles, avec des valeurs plus fortes en $\delta^{13}\text{C}$, dépendent de ressources plus côtières que les mâles. Le stade juvénile est aussi celui qui a les niches les plus larges pour le $\delta^{13}\text{C}$, et cela pour les deux sexes, suggérant que les juvénile de l'espèce utilisent une large gamme de ressources à ce stade à La Réunion. En Australie, la comparaison du $\delta^{15}\text{N}$ chez les juvéniles montre qu'au-delà de 1,2 m, les proies disponibles sont plus nombreuses et un élargissement de la niche trophique est observé (Werry et al., 2011). A La Réunion, les largeurs de niches trophiques sont les plus larges pour les juvéniles puis diminuent progressivement jusqu'aux adultes où elles sont les moins étendues (Fig. 40 et 41). Le comportement inverse a été observé entre les subadultes et les adultes de l'espèce au Mozambique où il est expliqué par une augmentation de la mobilité avec la taille (Daly et al., 2013). Cette différence suggère des comportements différents entre les populations de l'espèce engendrées par un contexte environnemental et une disponibilité en proies différents. Cependant, dans notre étude, bien que les largeurs de niches soient corrigées par l'effectif, moins d'échantillons représentent les adultes que les autres stades de vie et l'étude de Daly et al. (2013) ne comporte que 18 individus dont uniquement 7 adultes. L'analyse d'un plus grand nombre d'échantillons serait nécessaire pour préciser la réalité ou non de cette différence. Plusieurs études suggèrent un comportement de spécialisation de l'alimentation chez le requin bouledogue adulte (Matich et al., 2011 ; Trystram et al., 2017), ce qui pourrait expliquer que la largeur de la niche diminue à ce stade. Cependant des variations individuelles existent dans la spécialisation, avec des individus spécialisés sur des proies drastiquement différentes (Kim et al., 2012 ; Trystram et al., 2017). Cela pourrait expliquer notamment les fortes valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ de l'individu BM292 à la fin de sa vie (Fig. 38), car ce type de grands individus peut se spécialiser sur des proies de haut niveau trophique (ex : grand poisson téléostéens prédateurs ou d'autres

élastomobranches). L'analyse des niches et des profils isotopiques met en évidence des différences entre stades et entre sexes parfois, cependant beaucoup de similitudes existent aussi entre eux. L'analyse du recouvrement des niches montre qu'aucun stade ni sexe n'est complètement séparé des autres. En effet, le pourcentage de chevauchement de niches est compris entre 10 et 84 % respectivement pour la niche des juvéniles (mâles et femelles) et celle des adultes mâles, et le pour la niche des embryons femelles et celle des juvéniles femelles, respectivement. Cela indique que les requins bouledogue ont des habitats et des stratégies d'alimentation similaires tout au long de leur vie à La Réunion.

III. B- 5. Conclusion

Cette partie de la thèse avait pour objectif de vérifier si la composition bio-géochimique des vertèbres permettait de comprendre certains aspects de la sélection de l'habitat et de l'évolution de l'écologie trophique chez le requin bouledogue pêché à La Réunion. Tout d'abord elle a montré que la méthode était effective et efficace et permettait de discriminer les différents habitats grâce à l'analyse des signatures élémentaires, tout en confirmant l'utilité de certains éléments comme le Li⁷, le Mg⁵⁵, le Mn²⁵, le Sr⁸⁶ et le Ba¹³⁸ et en démontrant l'importance d'autres éléments comme le Rb⁸⁵. Elle a permis de mettre en évidence que les rivières étaient un environnement rarement utilisé par les juvéniles à La Réunion et que ces derniers utilisaient principalement les eaux côtières, de préférence sous influence d'eau douce, comme les embouchures des étangs et des rivières. Les analyses ont mis en évidence l'importance d'identifier les individus particuliers pour mieux comprendre l'écologie de l'espèce et de la variation interindividuelle. La détection d'un individu au profil atypique au stade juvénile suggère qu'il serait né loin de La Réunion et ne serait arrivé que plusieurs années après sa naissance. La confirmation de l'effet maternel, de l'augmentation du niveau trophique au cours de la vie et la plus grande dépendance des juvéniles vis-à-vis des habitats et des ressources côtières a été faite pour la population locale. Enfin, il a été montré que les individus capturés à La Réunion sont plutôt résidants et ont sûrement passé toute leur vie dans les eaux proches de La Réunion. L'analyse biogéochimique est très concluante mais de futures analyses et

études sont nécessaires pour avoir une meilleure compréhension à la fois de la méthode et de l'écologie du requin bouledogue à plus fine échelle.

Limites et perspectives :

Bien que les signatures élémentaires des vertèbres permettent de discriminer différents habitats de l'île de La Réunion, la compréhension des enregistrements pour chaque élément et leurs interactions n'est pas encore maîtrisée. En effet, très peu d'études ont été réalisées en milieu contrôlé afin de comprendre le comportement des éléments en fonction de l'environnement et de la physiologie (Pistevos et al., 2019 ; Smith et al., 2013). De plus, il semble que certains éléments réagissent différemment selon les espèces (McMillan et al., 2017 ; Pistevos et al., 2013). Ainsi, une étude de validation en milieu contrôlé ou une étude de la vertèbre associée à un suivi télémétrique des mouvements de l'animal est nécessaire pour mieux comprendre leur utilisation de l'environnement et comment cela s'enregistre dans les vertèbres. Cela pourrait notamment être le cas avec des captures du programme de pêche de prévention. Aussi, l'analyse d'individus provenant d'autres habitats ou zones à La Réunion ou extérieur à l'île, permettrait de mieux comprendre les signatures élémentaires et de mieux assigner les individus aux habitats utilisés.

Les isotopes stables semblent également être un bon outil pour identifier des changements dans l'habitat ou l'alimentation des individus. Le $\delta^{18}\text{O}$ a été analysé ici pour la première fois. Il a permis de mettre en évidence des individus particuliers qui n'étaient pas détectés avec uniquement les éléments traces (ex : BM300). L'association des deux méthodes permet donc de compléter et d'améliorer la compréhension de la structuration des comportements dans la population. Cependant, le couplage des deux méthodologies (ACP, niches 3D) n'a pas permis de mettre en évidence de nouvelles différences ou de mieux discriminer les individus. En effet, les analyses couplant isotopes et éléments traces apportent les mêmes informations que les analyses séparées. Pour le carbone et l'azote, l'ensemble du *corpus calcareum* a été analysé. Or il existe certaines préparations permettant d'extraire le collagène (Hedges & Stern, 1984), mais les différentes études semblent montrer des résultats différents, posant des questions quant à la pertinence de l'extraction et justifiant le choix de ne pas l'avoir réalisé ici. Il est cependant nécessaire d'approfondir cet aspect méthodologique dans le futur.

Cette étude met en avant l'importance d'identifier les individus particuliers pour mieux comprendre le comportement général de la population. Par exemple, considérant le profil en $\delta^{18}\text{O}$, si on considère l'ensemble de la population sans considérer les particularités, certaines conclusions et comportements (différences ou non entre stades et sexes) peuvent changer.

Cette étude, exploratoire, a permis de mettre en évidence plusieurs aspects de l'écologie du requin bouledogue à La Réunion. Cependant, plusieurs investigations peuvent encore être faites afin de mieux comprendre les comportements à plus fines échelles spatiales et temporelles.

III. C. Synthèse de l'apport de l'analyse des vertèbres à la connaissance de l'écologie du requin bouledogue à La Réunion

A travers l'analyse des vertèbres des requins bouledogue capturés à La Réunion, cette étude a permis d'apporter de nouvelle connaissance sur l'écologie du requin bouledogue, notamment sur certains aspects des traits d'histoire de vie, et l'évolution de l'écologie trophique et de l'utilisation de l'Habitat (Fig. 57).

L'étude de l'âge et de la croissance à confirmer que le requin bouledogue à La Réunion affiche une croissance lente, atteignent de grandes longueurs et âges maximales et une maturité tardive (Fig. 57). Ce sont les caractéristiques d'une « stratégie k », rendant la population particulièrement vulnérable à la pêche, comme celle effectuée par le programme de pêche de prévention. L'étude à également mis en évidence que la population de La Réunion était composée d'individus affichant des longueurs totales et des longueurs à la naissance particulièrement grandes par rapport aux autres études, mais plus proches de celles d'Australie et d'Afrique du sud, suggérant que ces populations communiquent génétiquement entre elles. Une différence d'habitat est également suggérée entre les mâles et les femelles au stade juvéniles, en se basant sur l'absence de femelle de 150 – 200 cm.

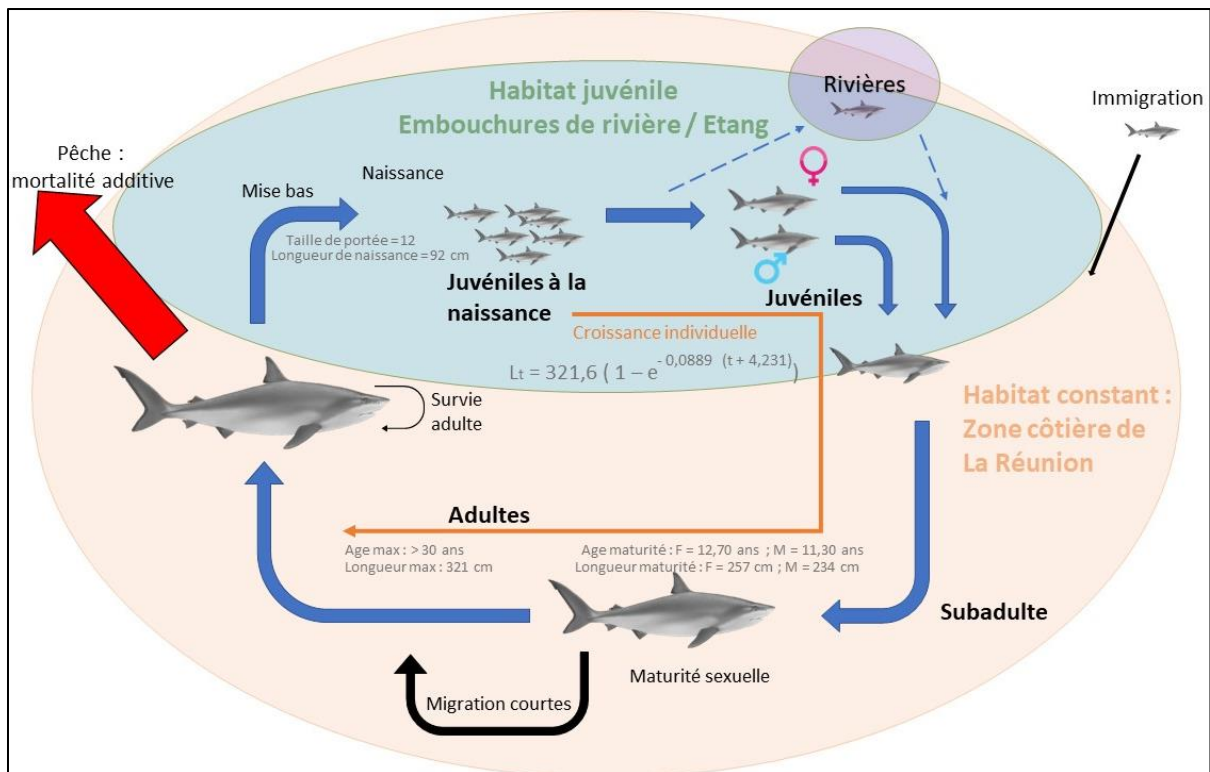


Figure 57 : Synthèse des connaissances sur les traits d'histoire de vie et l'utilisation de l'habitat apportées par l'analyse des vertèbres.

Les analyses biogéochimiques ont permis de mettre en évidence un changement ontogénique dans l'utilisation de l'habitat et de l'écologie alimentaire ainsi que des comportements individuels. Les analyses en éléments traces et en $\delta^{13}\text{C}$ confirment que des différences entre sexes dans l'utilisation de l'habitat existent au stade juvénile et que ce stade est celui où le plus de variabilité existent entre les sexes et les individus. Après confirmation de l'effet maternel sur les concentrations en $\delta^{15}\text{N}$, l'augmentation du niveau trophique du requin bouledogue au cours de la vie a été mise en évidence. A La Réunion, les juvéniles semblent dépendre principalement des habitats influencés par des eaux douces, tels que les embouchures de rivières ou d'étangs. A l'exception d'un individu, probablement arrivé à La Réunion lorsqu'il était juvénile, l'ensemble des individus semble avoir toujours été dans les eaux de La Réunion et afficher un comportement résident. Des différences de profils existent entre les individus quant à leurs utilisations des habitats locaux.

CHAPITRE IV.

APPORT DE L'ÉTUDE DE LA VERTÈBRE SUR L'ÉCOLOGIE DU REQUIN TIGRE (*GALEOCERDO CUVIER*)

IV. A. Age, croissance et paramètres des traits d'histoire de vie associés des requins tigre pêchés à La Réunion

La croissance du requin tigre a été analysé et son étude fait l'objet d'une publication en cours de soumission dans le journal : « Marine and Freshwater Research »

Résumé de l'article :

Les grands requins sont menacés à l'échelle mondiale, notamment par la pêche ciblée ou accidentelle. Les bonnes connaissances des paramètres de traits d'histoire de vie tels que l'âge des individus ou la croissance individuelle de la population est nécessaire pour prédire la dynamique de cette dernière et comment elle va réagir aux différentes pressions. Pour une même espèce, les paramètres peuvent varier entre les populations ou les localités. L'âge et la croissance des requins tigre a été réalisé pour la première fois à La Réunion à travers l'analyse des bandes de croissances des vertèbres et des modèles de croissance bayésien. La lecture des bandes de croissance à été comparé à la croissance estimée de requins tigre capturés à plusieurs reprises. Le modèle de croissance de vonBertalanffy est celui qui produit la meilleure estimation de la croissance et apportent une longueur maximale théorique de : $L_{inf} = 426,16 \pm 17,41$ cm et une taille à la naissance de : $L_0 = 111,50 \pm 13,55$. La croissance des femelles est significativement plus élevée que celle des mâles. Globalement, les paramètres de croissance sont cohérents avec les autres études dans le monde, avec cependant des estimations de longueur à la naissance supérieures. Cette étude confirme que les approches bayésiennes des modèles de croissance sont adaptées aux études de requin où les individus de très petites et très grandes tailles sont peu représentés dans l'effectif et confirme que le requin tigre affiche les caractéristiques de la stratégie « K ». Les croissances estimées à partir des individus recapturés sont supérieur à celles estimé d'après les lectures d'âge à partir des coupes de vertèbres.

III. A- 1. Article Hoarau et al., (In prep) :

Age and Growth of tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) caught in the shark control program around Reunion Island, Western Indian Ocean

Hoarau Florian ; Jaquemet Sebastien, Guilhaumon Francois, Labonne Maylis, Jannel Lou-Anne, Thibault Margot, Darnaude Audrey.

Introduction:

Populations of Chondrichthyes are declining globally and one-third of the species is threatened with extinction. Overfishing is the main threat and for some species is compounded by habitat loss, climate change and pollution (Dulvy et al., 2021; Pacoureau et al., 2021). Depending on their reproductive strategies, species are more or less vulnerable to exploitation, but overall, they are disproportionately threatened in tropical and subtropical coastal waters (Dulvy et al. 2017, Dulvy et al. 2021). An accurate evaluation of life history traits such as age and growth is fundamental in fisheries management because most species are K-selected species (Brown and Roff, 2019). Error in stock assessment and overexploitation can result from inaccurate age estimates (Campana, 2001). Moreover, for the same species, significant differences of growth or demographic parameters may exist between populations, depending on environmental conditions and intrinsic factors. These differences mean that a species may react differently to pressures depending on the characteristic of the populations and highlight the need to conduct age and growth studies for each population.

The tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) is a tropical and temperate apex predator (Ferreira et al., 2017; Randall 1992). Age and growth studies have already been carried out on the species in the Gulf of Mexico (Branstetter et al., 1987), in South Africa (Wintner and Dudley, 2000), in the North West Atlantic (Kneebone et al. 2008; Natanson et al., 1999), in Hawaii (Meyer et al., 2014) and more recently along the eastern and western coasts of Australia (Holmes et al., 2015; Emmons et al., 2021). Overall, tiger sharks can reach 4 m in total length (TL) and occasionally exceed 5 m (Fourmanoir, 1961; Randall, 1992), reaching maturity around 300 cm TL, at an average age of 10 years (Branstetter et al., 1987; Wintner and Dudley, 2000; Kneebone et al., 2008; Holmes et al., 2015). In the Western Indian Ocean, Pirog et al. (2020) proposed sizes at maturity (L_{50}) of 278.5 cm for males and 336 cm for females around the Reunion Island. Tiger sharks reproduce by ovoviviparity and can give birth to a litter of 10 to 82 pups after a gestation period of about 13 to 16 months, for a length at birth ranging between 45 cm and 90 cm TL (Simpfendorfer 2009, Meyer et al. 2014). In Reunion Island, Jaquemet et al. (2012) documented a litter of 43 pups in a 3.84 m TL female.

Around Reunion Island commercial shark fishing has been banned since 1999 due to a risk of food poisoning related to the presence of ciguatoxins (Quod et al., 2000). However, a spate of shark bites on humans since 2011 resulted in the implementation of a local shark control program in 2012 to intercept sharks in coastal waters on the west coast of the island, where most water-based activities develop. To our knowledge, no studies were conducted locally to estimate demographic parameters of tiger shark, which makes impossible to predict the effect of preventive fishing on the dynamics of the population. Based on microsatellite analysis, Pirog et al. (2019) suggested that tiger sharks worldwide constitute a single global population with a high connectivity between the Western Indian Ocean and the Western Pacific Ocean. The pelagic behavior of this species assures the gene flow between different oceanic

basins. However, recent studies, based on nucleotide polymorphism analyses, showed a strong genetic differentiation between Western Atlantic and Indo-Pacific tiger sharks (Bernard et al., 2021). These differences between areas underline the needs for more local studies to better understand the impact of local fisheries in the dynamic of tiger shark populations.

The most widely used method for age estimation in sharks is to count the growth band pairs of shark vertebrae (Cailliet and Goldman, 2004; Panfili et al., 2002). Age data obtained are then joined with size data to establish growth models. The vonBertalanffy growth model (VBG) is the most widely used for growth studies in Teleosts and Chondrichthyes, but other models exist such as Gompertz (GOM) or Logistic (LOG) (Panfili et al., 2002). While growth models use frequentist inferences (where models are fitted using nonlinear least square) traditionally, new Bayesian approaches (using Markov chain Monte Carlo, MCMC) have been recently developed and seem to provide better estimates of growth parameters, especially when effective does not evenly cover the entire size distribution, as it is often the case for sharks' studies (Smart and Grammer, 2021). Unlike band pairs counts where growth is inferred rather than measured, mark-recapture methods empirically measure animal growth during the period of time between the first and second captures (Wirsing et al. 2006, Meyer et al. 2014). Yet this can be challenging to obtain sufficient mark-recapture covering the size range of the species to generate accurate growth curves.

Since 2012 along the west coast of Reunion Island, tiger sharks are regularly caught as part of the shark control program. Individuals are systematically dissected to increase the scientific knowledge on the biology and ecology of the species as part of the strategy to reduce the shark risk. Based on both counting of vertebral growth band pairs and some mark-recapture of individuals, the present study reports the age-length relationship and investigates the growth of the tiger shark around the Reunion Island. A Bayesian approach was then used to obtain demographic parameters, to compare different models and to select that fitted the best the data. Size and growth data from mark-recapture tiger sharks were used to validate age and growth estimations from vertebrae examination.

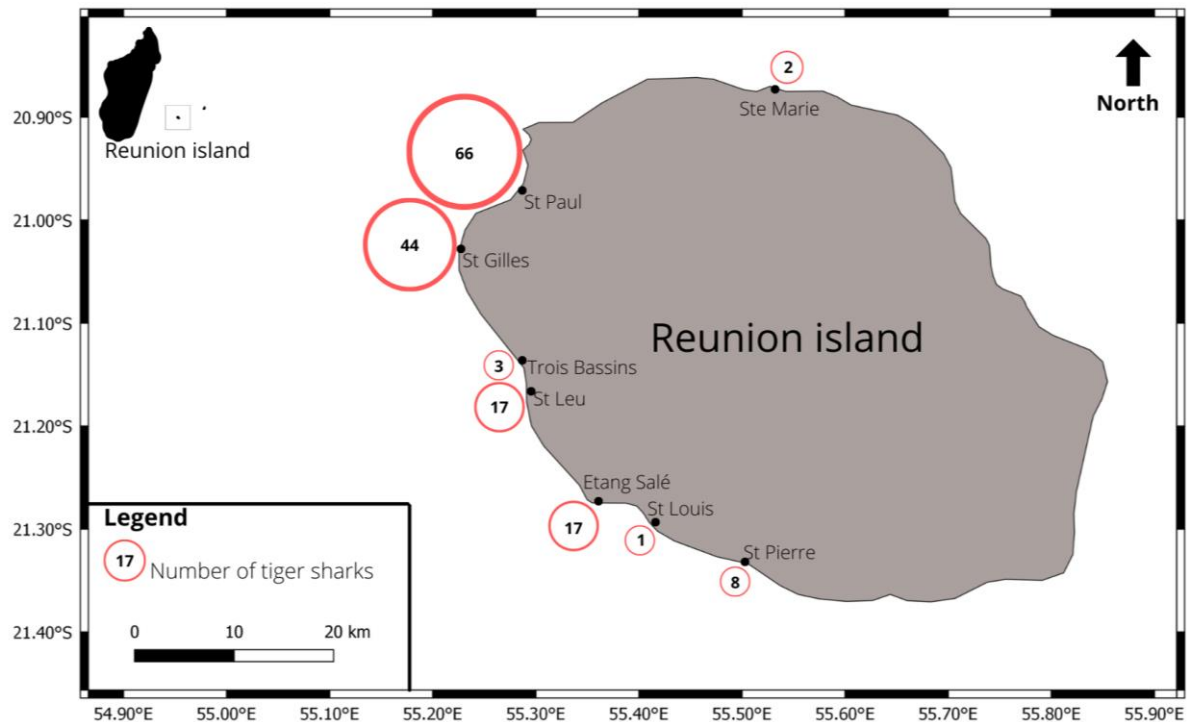
Material and methods:

Study site and sampling

Located in the western Indian Ocean, Reunion Island is a volcanic island of 2500 km². The island has a fringing coral reef on the west coast. The Reunion Island, which is part of the Mascarenes archipelago (with Mauritius and Rodrigues islands), is isolated of 900 km from Madagascar, 3000 km from the nearest mainland in the west (South East Africa) and 7000 km from Australia in the east.

From December 2012 to January 2022, 440 individuals of tiger sharks were caught along the west coast of the island using SMART drumline (Guyomard et al., 2019) as part of the shark control program. Biological information including sex, mass, maturity stage and different length measurements were recorded on all sharks and a section of the vertebral column was excised from below the anterior margin of the first dorsal fin for 163 of these individuals (93 females and 70 males).

Figure 1: Fishing sites, and numbers of catches of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) captured around the Reunion Island between 2012 and 2022 and analyzed in this study.



Ethical statement

All sharks were caught by professional fishermen as part of the local shark control program implemented since 2012 by the French government around Reunion Island. The Reunion Island University values these catches by collecting data and samples to improve knowledge of the local ecology and biology of the species. As the catch of the sharks is not primarily related to the gathering of scientific knowledge and samples are only taken from dead animals, no ethical agreement is needed to conduct this research.

Size to size relationship

For each specimen, the total length (TL) was measured in a straight line from the snout tip to the tip of the upper caudal lobe, the fork length (FL) was measured from the snout tip to the fork in the tail and the precaudal length (PCL) was measured from the snout tip to precaudal notch. To facilitate comparison of length measurements with other studies, relationships between TL-FL, TL-PCL and FL-PCL were established using linear regression and tested by Pearson correlation tests.

Vertebrae processing

For each shark, individual vertebrae were separated, stored frozen until processed and one was randomly selected for age estimation. The centrum of each vertebra was cleaned by removing the neural arch and adherent soft tissues mechanically, following common protocols (Cailliet and Goldman, 2004). A section of approximately 600 μm width was then cut in the middle of each vertebra along a sagittal plane (Cailliet and Goldman, 2004) using a low-speed diamond saw (Isomet; Buehler). Each resulting vertebral section was then photographed twice under both reflected and transmitted lights using binoculars (Olympus SZX12). The resulting pictures were used for age estimation and growth rate

measurements, using imageJ software. The radius of each vertebra centrum (Rvc) was measured from the centrum focus to the distal margin of the corpus calcareum (Goldman, 2005). The birthmark (BM), which is commonly chosen to represent age 0 in sharks (Goldman, 2005), is identifiable as a marked change in the angle of the corpus calcareum and is also measured from the centrum focus.

Age determination and vertebral growth

For each individual, age was estimated by counting the number of vertebral band pairs (formed by a pair of one opaque plus one translucent growth bands) after the BM, without any *a priori* knowledge of sex or size. Three separate readers independently made two nonconsecutive counts of growth band pairs for each fish. The index of average percent error (APE; Beamish and Fournier, 1981) and the coefficient of variation (CV, Chang, 1982) was used to estimate count reproducibility between readers. When the difference in age estimates between the two readers was less than 5 %, the age attributed by reader A, who had more experience, was chosen. Otherwise, both readers reanalyzed the section until a consensus was found. Age estimates were evaluated for consistency within and between readers using age-bias plots (Campana et al., 1995). Chi-square tests of symmetry were used to determine whether differences between counts were due to systematic bias or random error (Evans and Hoening, 1998).

The relationship between Rvc and the shark’s total length (TL) was established using the Pearson correlation test. Sex-related differences for this relationship and for BM radius were investigated using an analysis of covariance (ANCOVA) and a Student test, respectively. Average size at birth for tiger sharks was estimated as the TL values corresponding to the mean BM width observed on the vertebrae when using the fitted Rvc - TL regression.

Statistical analyses and growth modeling

As neither the normality nor the homoscedasticity of the data was confirmed, sex-related differences in age and length were tested using non-parametric Wilcoxon tests. Bayesian model-fitting approaches were applied using Markov chain Monte Carlo (MCMC) with the “BayesGrowth” R package (Smart, 2020). Multiple candidate growth models were fit, which include the von Bertalanffy (VBG), the Gompertz (GOM) and the Logistic (LOG) growth models (Tab 1). Estimated parameters like asymptotic length (Linf) and birth length (L0) are directly comparable between models, whereas estimated growth-completion coefficients (k and g) are not comparable.

Table 1 Growth models compared to predict size-at-age in tiger sharks
 L_t : estimated fork length at a given Age t; L_{inf} : estimated asymptotic length; k or g : the growth-completion coefficient ; and L_0 , length-at-age zero

Growth model	function
von Bertalanffy	$L_t = Linf - (Linf - L_0)e^{-kt}$
Gompertz	$L_t = L_0 * e^{(\log(\frac{Linf}{L_0}))(1-e^{-gt})}$
Logistic	$L_t = \frac{(Linf * L_0 * e^{gt})}{Linf + L_0(e^{gt} - 1)}$

Bayesian approach models require priors and standard deviation (SD) of parameters (Smart and Grammer, 2021). To estimate Bayesian growth function with the “BayesGrowth” R package (Smart, 2020), only priors for L_0 and L_{inf} are required. In the first step, a frequentist von Bertalanffy model was fitted to obtain adequate priors of L_{inf} (and SD) using “TheAquaticLifeHistory” R package (Smart, 2019). Priors of L_0 were obtained from the “Rvc-TL linear relationship” and the frequentist model fitting where the value of L_0 coincides with each other. The best candidate model was chosen for all individuals (both sexes combined). In a second step, a comparison of sex was conducted on Bayesian fitting models using comparison of parameters distribution extracted from the iteration modeling with a Kolmogorov-Smirnov test. If significant differences were found between sexes, Bayesian models were fitted for each sex with same priors and resulting parameters (posteriors) were used as new priors in final candidates’ models for males and for females.

Multiple candidate model approaches generally use the Akaike’s Information Criterion (AIC) to compare and select the best fitting model (Akaike, 1973). This multi-model approach reduces the chance of fitting a model that is not well suited to the data (Smart et al., 2016).

Leave-one-out-cross-validation (LOOCV) is the most contemporary and robust method presently available to evaluate the accuracy of a model using a Bayesian approach (Vehtari et al., 2017; Smart and Grammer, 2021). Leave-one-out-information-criterion (LOOIC) can also be calculated and has the same application as AIC in a frequentist setting. LOOIC weights (LOOICw) for each candidate model can also be calculated and have identical interpretation as AICw for model selection (Smart and Grammer, 2021). The model with lowest LOOIC and highest LOOICw can be considered as that fitting best the data. Ages at maturity were determined following the L_{50} criteria defined in Pirog et al. (2020) for tiger sharks in the Reunion Island. Longevity was defined as the age at which 95% of the L_{inf} is reached (Taylor, 1975).

Marked and recaptured sharks

Five females tiger sharks have been marked with external spaghetti tag, size-measured, released and recaptured between September 2013 and January 2022 (Tab 2). Three of them were kept on board after their recapture and their vertebrae were included in age analyzes (RTF1, RTF2, RTF3). One of them has been captured and released twice and captured and kept on board the third time (RTF3). Data of length has been recorded at each capture.

Mean growth rate were estimated for these sharks (total observed length growth divided by time during capture). When the vertebra was available, age was estimated and each band pair was measured to calculate annual individual growth. Ages when sharks were marked were estimated using the TL when marked with the Rvc-TL relationship. Individual growth and age determination after marked sharks were compared with age and growth estimation for the present study. For two individuals without the vertebrae, an age was assigned for the length of first capture from a prediction of the model. The mean growth after second capture was then compared with the model curve. Validation such as Relative Marginal Increment (RMI) was not possible in this present study. As several studies have already validated the method for this species (Branstetter et al., 1987; Wintner and Dudley, 2000; Kneebone et al., 2008), we postulated that band pairs correspond to years and reinforced it with the mark-recapture data.

Table 2: Summary of information for marked-recaptured tiger sharks. Date (DD/MM/YYYY), TL: total length (cm), FL : fork length (cm), Rvc : radius of vertebra centrum. Estimated modelized age was obtained from the Bayesian vonBertalanffy growth model for females, counted age was obtained by visual band pairs reading on the vertebra.

Individus	Date of captures	TL (cm)	FL (cm)	sex	Estimated Rvc (mm)	Measured Rvc (mm)	Estimated modelised age	Counted age
RTF1	08/09/2013	270	na	F	15.41	na	8.25	5.5
	24/11/2021	380	315		22.88	22.9	22.25	14
RTF2	06/05/2014	215	150	F	11.45	na	4.75	4+
	12/05/2017	342	280		20.60	20.9	15.25	7+
RTF3	05/06/2015	154	119	F	6.6	na	1.75	0.5
	23/07/2015	167	130		7.4	na	2.25	0.6
	11/01/2022	344	284		20.8	21	16	7.5
RTF4	04/06/2015	137	na	F	5.83	na	1	na
	01/12/2016	180	na		8.92	na	3	na
RTF5	13/08/2015	240	na	F	13.25	na	6.25	na
	29/11/2016	260	na		14.69	na	7.75	na

Results:

Precision in age estimates

The average percent of error (APE) and coefficient of variation (CV) indicated a good reproducibility of age estimation between readers with values of APE and CV less than 5 and 10 %, respectively, for comparison between reader A and reader B and between reader A and reader C (Table 3). For 92 % and 85 % of the reads between reader A and readers B and C respectively, there was less than 2 years difference of the counted age. Chi-square tests of symmetry showed that the small differences in age estimates between readers were only due to random errors (Bowker X_2 , $p > 0.05$).

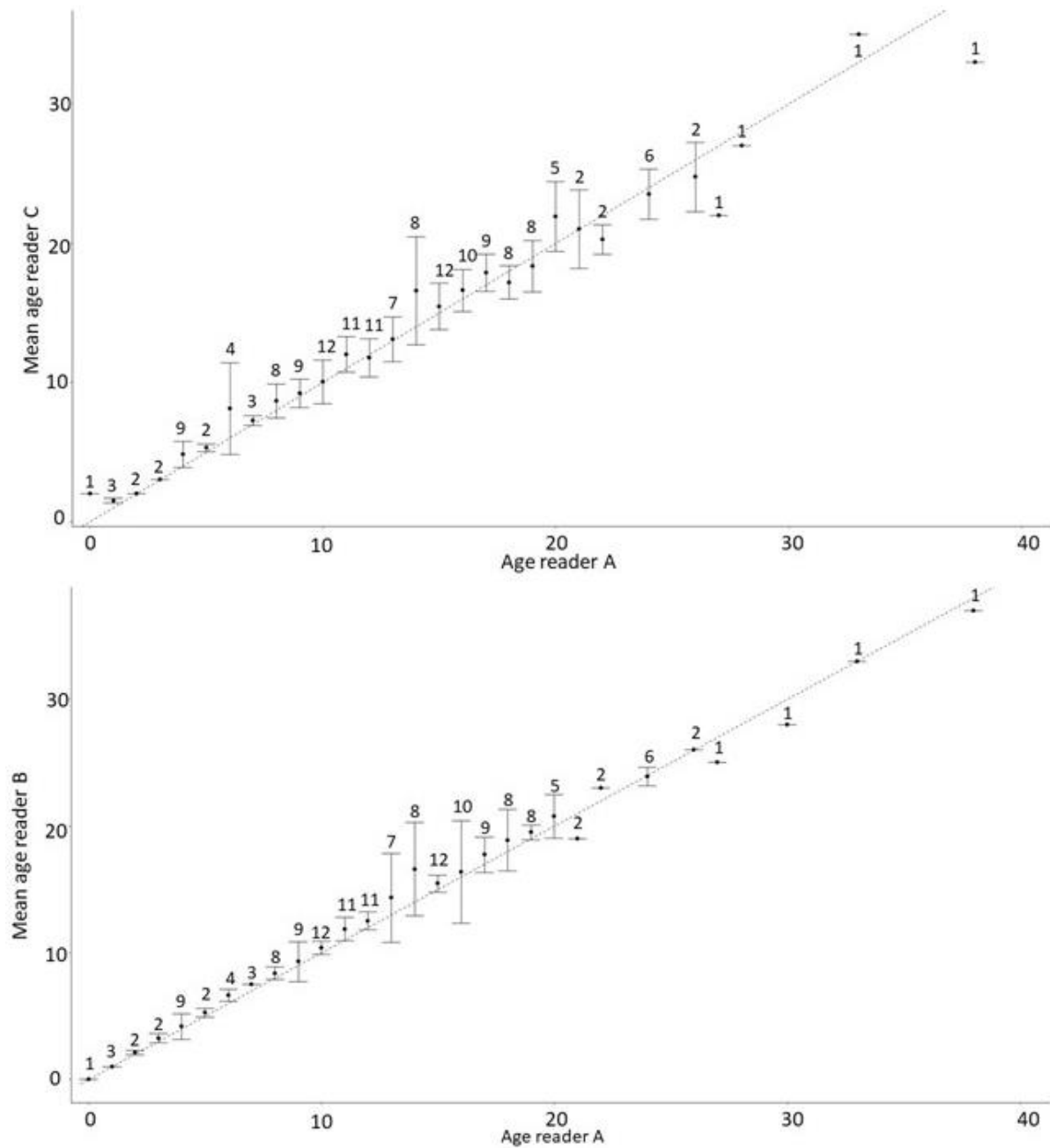
Table 3: Average percent of error (APE) and coefficient of variation (CV) in the age estimates by vertebral reading for three independent readers. The reader A is chosen as the reference for the two other readers.

	APE	CV	n
A vs B	3.88	5.26	160
A vs C	4.93	6.81	160

Size-at-age distribution around Reunion Island

The mean total length (TL) of tiger sharks used in this work was $306.71 \text{ cm} \pm 66.01$ (mean \pm sd). Males (TL = 130 - 415 cm) were non significantly (Wilcoxon test, $n = 163$, $w = 3201$, $p = 0.77$) larger than females (TL = 138 - 429 cm), with mean lengths of 309.19 ± 61.51 and 304.87 ± 69.45 cm, respectively (Fig 3). The average age in the capture was 13.27 ± 6.36 years (Fig 3), with males (1 - 35.5 years old, 13.76 ± 6.11 years) no significantly older (Wilcoxon test, $n = 173$, $w = 2941$, $p = 0.25$) than females (1 - 34 years old, 12.91 ± 6.54 years). Size and age frequency distributions were non-normal for both sexes due to a lack of small and very large sizes in the captures (Fig 3). Indeed, for both sexes combined, only fourteen (8 % of the total effective) individuals were smaller than 200 cm TL and X% were larger than 400cm TL (Fig 3).

Figure 2: Reader-linked biases in age estimation from vertebral growth band counts in the 163 studied tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*). Numbers along the 1:1 equivalence line (dotted line) indicate sample size for each age. Error bars in each case represent the 95% confidence intervals for the mean age assigned by reader B (bottom graph) or C (top graph) to age assigned by reader A



A significant and robust linear relationship was found between the radius of the vertebrae (R_{vc}) and the total length (TL) of individuals (Pearson test, $n = 156$, $R^2 = 0.88$, $p < 0.001$; Fig 4) with no sex-related difference in parameters (ANCOVA, $P = 0.59$). Based on the width of the BM, ranging from 3.20 to 5.10 mm (mean = 4.06 ± 0.38 mm) with no significant difference between sexes (Student test, $n = 156$, $t = 0.034$, $p = 0.974$), the estimated range of body sizes at birth in our sample was estimated to be 100.59 - 126.94 cm, around an average size of 112.5 ± 6.15 cm (Fig 4).

Figure 3: Age (A) and length (B) distribution and age for length relation (C) for females (red) and males (blue) for the studied tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*).

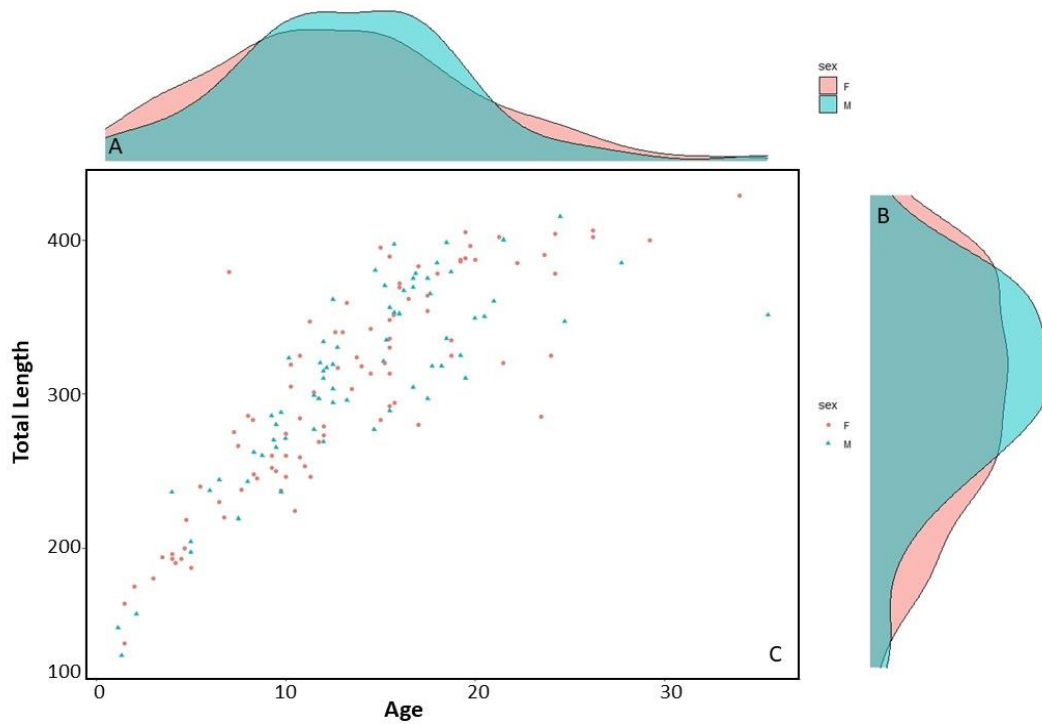
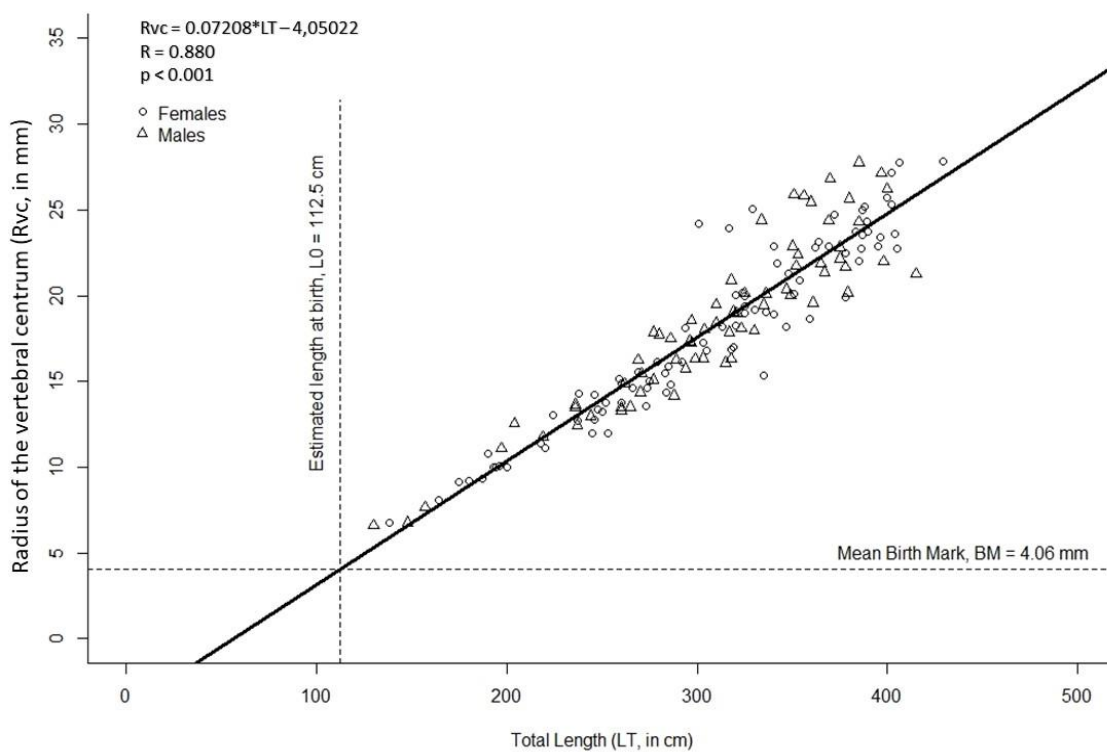


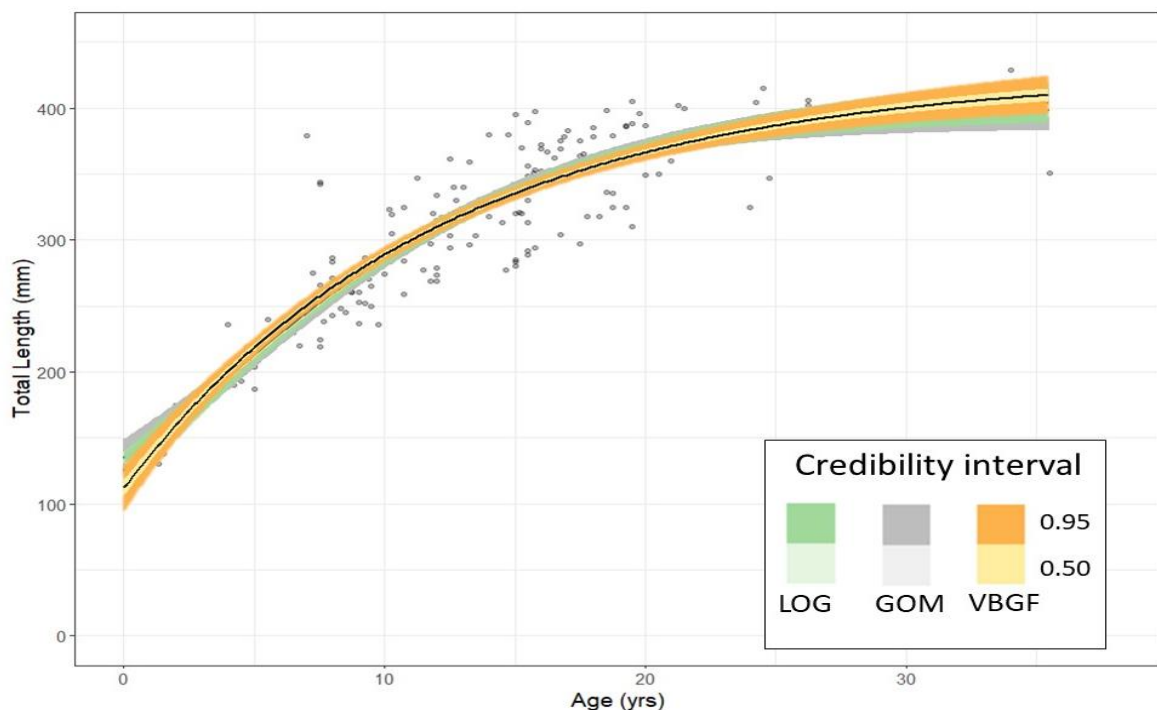
Figure 4: Relationship between the radius of the vertebral centrum (Rvc) and the total length (LT) for 156 individuals of tiger shark (*Galeocerdo cuvier*). The horizontal dashed line represents the mean radius of the vertebral centrum (Rvc) for the birthmark and the vertical dashed line represents the mean size at birth (LT).



Local growth equations

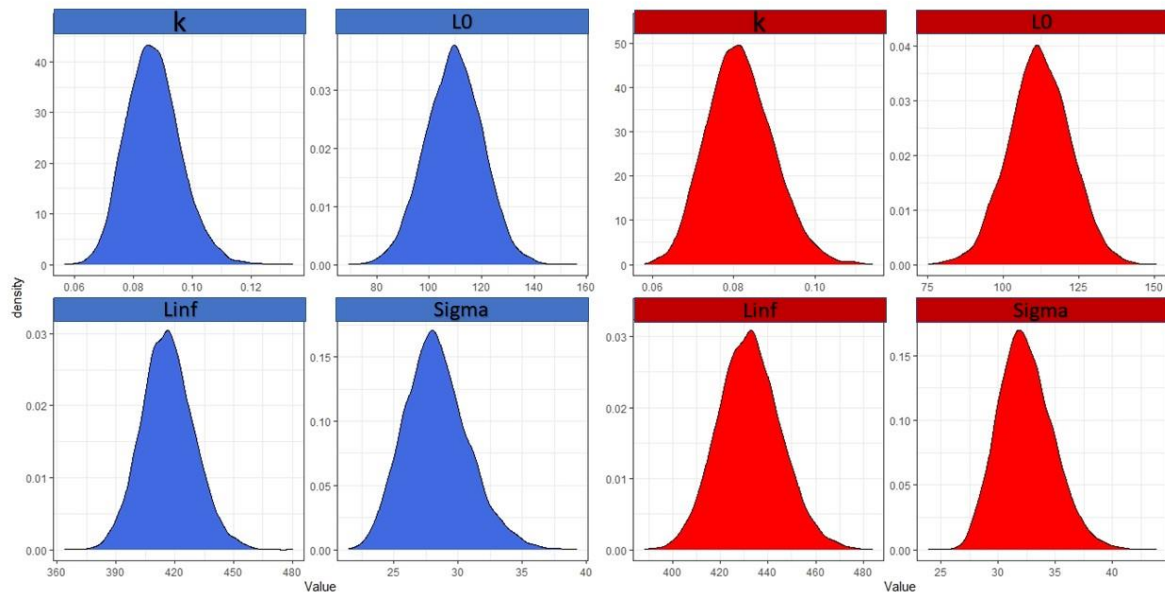
Pre-analyze using the frequentist approach brings priors of $L_{inf} = 426.16 \pm 17.41$ cm and $L_0 = 111.50 \pm 13.55$. As L_{inf} and L_0 priors are consistent with maximum observed size and estimation based on Rvc-LT relationship, there were used for the Bayesian model fitting. The vonBertalanffy growth function (VBGF) appears to best fit the data using the Bayesian approach for sexes combined even if there was no significant difference between von Bertalanffy and Gompertz growth models (DLOIIC = 1.057). However, the von Bertalanffy growth model was significantly best fitting the data than the Logistic growth model (DLOIIC = 2.914) and no significant difference between the Gompertz and the Logistic growth models were observed (DLOIIC = 1.957). As there was at least one significant difference between growth models, and as the von Bertalanffy growth model is the most used growth function, the von Bertalanffy growth equation $L_t = 111.27 + (425.85 - 111.27) (1 - \exp(1 - 0.08 * t))$ was kept to describe the growth of the tiger shark in Reunion Island for the sexes combined (Fig 5).

Figure 5: Sexes combined Bayesian growth curves for the von Bertalanffy (VBGF), the Gompertz (GOM) and the Logistic (LOG) growth models.



The distribution of each parameter was significantly different for males and females (L_{inf} , L_0 , k , Σ , Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.05$, Fig 6) when Bayesian von Bertalanffy growth was modeled with the same priors that were previously defined. Values of $L_{inf} = 416.5 \pm 13.46$ and $L_{inf} = 432.34 \pm 12.91$, and $L_0 = 109.64 \pm 10.82$ and $L_0 = 112.14 \pm 10.26$, were estimated for males and females respectively. L_{inf} values were then used as final priors for the Bayesian growth modeling by sexes while the L_0 prior value of 112 was kept, as it was not significantly different from the value previously obtained.

Figure 6 Comparison between sexes for each parameter of the Bayesian von Bertalanffy growth model. Parameters as k (up and left), L_0 (up and right), L_{inf} (down and left) and Σ (down and right) are represented for males (blue, right) and females (red, left).



For females, the resulting von Bertalanffy growth function fitted the data significantly better than the other two growth models ($DLOIC > 2$) (Fig 7, Tab 4). For males, there was no significant difference between the candidate growth models (Tab 4).

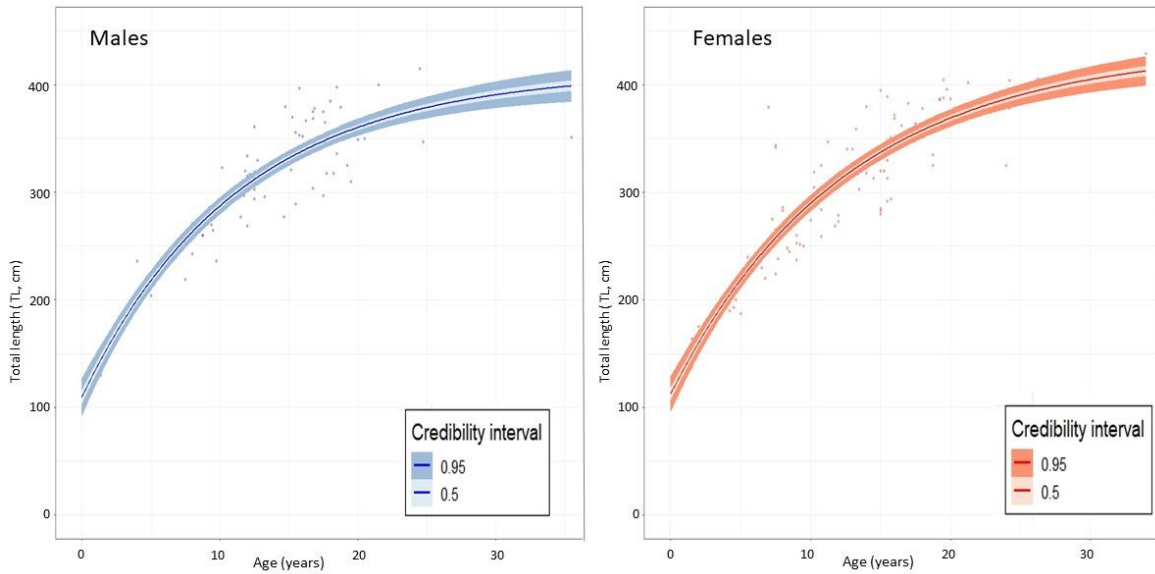
Globally, VBGF provides the highest estimates of L_{inf} , followed by GOM et LOG provides lowest. The opposite is observed concerning L_0 parameters with LOG providing highest estimates, followed by GOM and VBGF the lowest estimates. VBGF is significantly (according to LOOIC) best fitting the data for sexes combined and for females and provided parameter estimates closer to the other estimates than other candidate models, with L_{inf} close to maximum sizes observed and L_0 closer to the estimate produced by the Rvc-LT regression (Fig 7).

Following VBGF equations, females reach maturity later than male with respective age at maturity of 14.83 and 9.06 years old and a longevity of 80 and 65 years old is estimated for females and males, respectively.

Table 4: Summary of parameter estimates of growth functions : L_{inf} in cm, L_0 in cm, k or g with relative standard deviation (SD), LOOIC: Leave-one-out-information-criterion, DLOOIC: difference of LOOIC of each model with the model providing the lowest LOOIC, WLOOIC: Leave-one-out-information-criterion weight, Priors : priors of L_{inf} and L_0 used for each model.

	Model	L_{inf} SD	L_0 SD	K or g SD	Sigma SD	LOOIC	DLOOIC	WLOOIC	Priors SD
Sexes combin ed	VBGF	425.85 11.36	111.27 9.01	0.08 0.01	30.50 1.73	1588.96	0	0.53	L_{inf} : 426.16 17.41
	GOM	411.07 10.41	124.94 7.86	0.12 0.01	30.55 1.71	1589.79	0.83	0.35	L_0 : 112 13.55
	LOG	400.85 9.29	134.51 7.33	0.16 0.01	30.79 1.74	1591.79	2.83	0.13	
Males	VBGF	412.57 10.76	109.68 9.26	0.09 0.01	28.18 2.46	666.99	0.55	0.31	L_{inf} : 416.5 13.46
	GOM	401.95 10.23	116.67 8.65	0.13 0.01	28.06 2.49	666.54	0	0.39	L_0 : 112 13.55
	LOG	393.20 9.66	122.61 8.24	0.17 0.01	28.21 2.52	667.02	0.58	0.31	
Females	VBGF	434.29 11.44	112.52 8.59	0.08 0.01	32.28 2.38	922.55	0	0.76	L_{inf} : 432.34 12.91
	GOM	424.26 11.07	123.27 7.76	0.12 0.01	32.70 2.47	925.22	2.67	0.20	L_0 : 112 13.55
	LOG	416.19 10.56	131.99 7.29	0.15 0.01	33.27 2.49	928.49	5.94	0.04	

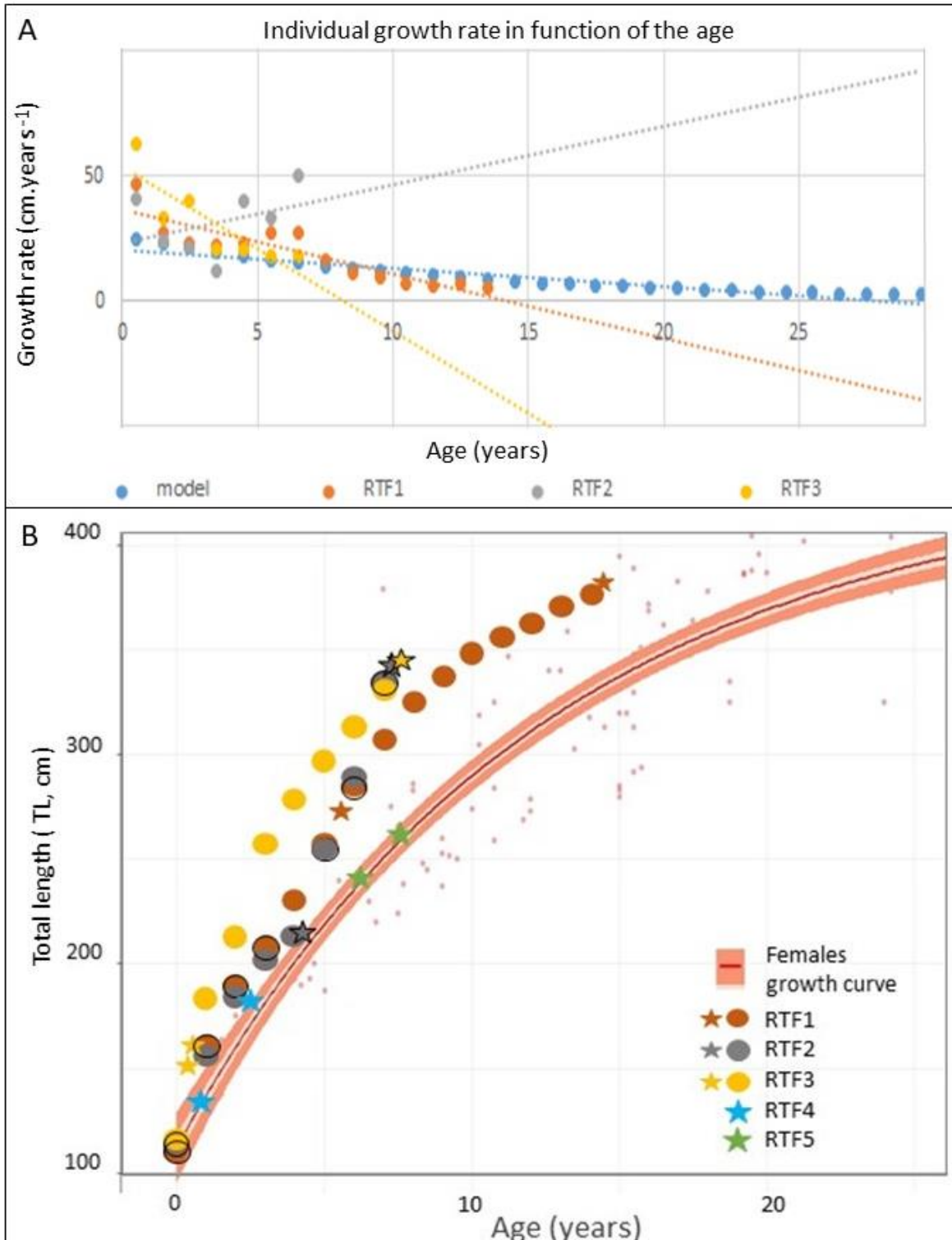
Figure 7: Bayesian von Bertalanffy growth curves for males (blue, right) and female (red, left) tiger sharks in Reunion Island.



Marked- recapture sharks :

Estimated annual individual growth showed inter-individual differences in growth rate (Figure 8 A, B). Globally, growth rate decreased with age excepted for one individual (RTF2), which initially had a declining growth rate for the first 4 years and then appeared to increase. Growth rates determined on tagged and recaptured sharks were generally higher than predicted by the von Bertalanffy growth model (Figure 8 A). Estimated age at length of the three marked tiger sharks for which vertebrae have been analyzed (RTF1, RTF2 and RTF3) showed differences in the growth pattern (Figure 8 B). RTF1 and RTF3 showed rapid growth the first years and a slower growth from 4 years while RTF2 begun to grow like RTF1 but accelerated from age 5 (Figure 8 A, B). RTF4 and RTF5, which were only been marked, recaptured and measured before release, showed a growth comparable to that estimated by the Bayesian von Bertalanffy growth model for females for the class size.

Figure 8: Analyze of individual growth for marked and recaptured tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*). A: Annual growth rate for each individual. Blue line corresponds to annual growth estimated by the von Bertalanffy Bayesian growth model for females. RTF1, RTF2 and RTF3 are represented by orange, grays and yellow lines and dots, respectively. B: Age at length estimated from vertebral count (circles) for each marked shark compared with the females Bayesian von Bertalanffy growth curve. Each capture is represented by a star. Colors are the same than in A.



Discussion:

This present study is the first to provide age and growth information for tiger sharks around Reunion Island and the second in the western Indian Ocean, after Wintner and Dudley (2000) in South Africa. While no direct validation of the method was possible in the present study, the results are consistent with previous findings on the species in other locations (Branstetter et al., 1987; Emmons et al., 2021; Holmes et al., 2015; Kneebone et al., 2008; Meyer et al., 2014; Natanson et al., 1999; Wintner and Dudley, 2000) and globally with data relative to other Elasmobranchs and Carcharhinidae (Cortés, 2000). Notably, estimates of maximum theoretical size (L_{inf}), growth completion rate (k) and birth size (L_0) fall within the range of values of other studies although our birth size estimates are larger than elsewhere (Table 5). This overall similarity in demographic parameters between distant populations corroborates with a global genetic population with a high connectivity and gene flow (Pirog et al., 2020), though Bernard et al. (2021) suggested some population genetic structure between the Atlantic and the Indo-Pacific.

Validation and precision:

There was no direct validation of the method in this present study. Relative marginal increment analysis (RMI) was not possible as the age band pair reading for tiger sharks is complex compared to more easily species like the bull shark *Carcharhinus leucas* (Hoarau et al., 2021, Holmes et al., 2015). The presence of narrow band pairs or split bands (Holmes et al., 2015) renders difficult to accurately measure band pairs, especially for large and old individuals. Therefore, to limit bias, the reading of band pairs was made by three independent readers, which led to a high reproducibility between their reading supported by low values of APE and CV. While age underestimation is common for sharks and rays when counting band pairs on calcified structures (Harry, 2018), this high reproducibility provides confidence in the present age estimate. Possible underestimation occurs mainly due to the difficulty in distinguishing band pairs for older ages as they become narrower with the decrease in fish growth with age (Cruz-Martinez et al., 2004; Holmes et al., 2015). The fact that the most experienced reader learned to others how to count vertebrae band pairs could partially explain why there are small differences between readers. The comparison between the growth measured from the marked individuals and the growth inferred from the age reading on the vertebrae can also serve as indirect validation of the method. Indeed, the fact that some marked-recaptured individuals, RTF4 and RTF5, exhibited a growth, which fitted with the growth curve modeled, reinforces the trust in the age reading. For the other marked-recaptured sharks however, the growth rate did not fit well the growth model. This could be related to the interindividual variability, which seems to be important in the species. Real validation of the ageing method by reading band pairs has already been carried out on this species using different techniques as RMI, Oxy-Tetra-Cyclin injection or bomb radiocarbon (Holmes et al., 2015; Kneebone et al., 2008, Wintner and Dudley, 2000). For this reason, we postulate that band pairs correspond to annual increment.

Table 5: Comparison of growth parameters from different tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) studies around the world, using different methods. The von Bertalanffy growth model is shown here to allow direct comparison of results. Values from other studies have been converted to TL (in cm) using the equations given in each study.

Study	Method	model	location	L_{inf}	k	L_0	n
The present study	vertebral count	observed Bayesian VBG	Reunion Island	425	0.08	112	163
Emmons et al. 2021	vertebral count	observed Bayesian VBG	Western Australia	438.18	0.07	91.78	124
Branstetter et al. 1987	vertebral count	VBG	North West Gulf of Mexico	388	0.18	80.18	25
			Virginia	440	0.11	103.4	44
Holmes et al., 2015	vertebral count	VBG	East coast of Australia	403	0.08	103.4	202
Kneebone et al., 2008	vertebral count	VBG	Western North Atlantic	427.30	0.126	99.78	238
Meyer et al., 2014	tag recapture	VBG	Hawaiï	406.14	0.31	92.5	428
Natanson et al., 1999	tag recapture	VBG	Western North Atlantic	399.90	0.18	84.87	42
Wintner and Dudley, 2000	vertebral count	back calculated VBG	East coast of South Africa	382.20	0.20	89.40	90
Mean without this study				410.6	0.157	93.3	
Mean with this study				412.2	0.148	95.4	

Mean vertebral count				414.81	0.121	97.3	
Mean tag recapture				403.02	0.245	88.7	

Bayesian growth model and local growth parameters:

Growth of tiger sharks has been modeled by Bayesian approach using Monte Carlo Markov Chain. This method is a more modern approach that provides better growth parameter estimates than the traditional frequentist approach (Smart and Grammer et al., 2021, Emmons et al., 2021). Bayesian models are more appropriate especially when data are not homogenous with few small and very large individuals (Smart and Grammer, 2021) as it was the case in our dataset (Fig. 3b). Bayesian models need priors to predict good estimates. Following Emmons et al. (2021) and Smart and Grammer (2021), frequentist models were fitted using "AquaticLifeHistory" R package (Smart, 2019) to estimate priors of L_{inf} and L_0 . Prior value of $L_{inf} = 426$ coincides with the observed maximum size of 429 cm TL in our dataset (Table 4; Fig. 3), which provides confidence in this estimate. The estimated maximum size is nevertheless well below the 740 cm TL proposed for tiger shark in the Western Indian Ocean (Fourmanoir, 1961). For the birth size (L_0), the prior was estimated at $L_0 = 112$ cm, which is similar to the values obtained from the Rvc-Total length relationship (Fig. 4). Based on sex-related differences, the final estimate of the birth size was established at $L_0 = 111$ cm (109-112 cm for males and females, respectively). As already reported in other studies, males and females show significant differences in growth rates (Emmons et al., 2022; Holmes et al., 2015; Kneebone et al., 2008) with males reaching maximum sizes more quickly than females, at least until the period at maturity (Emmons et al., 2021; Holmes et al., 2015). The present study is the first to compare the growth between sexes with a highly robust statistical test on each parameter of the growth model and this with 10,000 iterations (Fig. 6). The von Bertalanffy growth model provides significantly better estimate for sexes combined and for females, while no significant difference between models was observed for males (Table 4). The von Bertalanffy growth model also provides more realistic estimates of birth size and maximum asymptotic size than both Gompertz and Logistic models. Indeed, these models overestimated the birth size by approximately 10 to 20 cm (Table 4), respectively. In addition, the estimated birth size with the von Bertalanffy growth model coincides with the estimate from the Rvc-Total length relationship (Fig. 4). On the other hand, Gompertz and Logistic models underestimate the maximum asymptotic length by 10 to 20 cm, respectively, compared to the von Bertalanffy model, which coincides with the maximum total length measured during dissections. For these reasons and as the von Bertalanffy growth model is the most used in shark studies, for the tiger shark especially (Cailliet and Goldman, 2004), this model was selected for both sexes separated and combined to compare the local growth to other locations. Females reach a larger maximum asymptotic length than males. Males reach maturity early and grow more quickly than females with a growth rate of $k = 0.09$ and an age at maturity of 9 years old compared to a growth rate of $k = 0.08$ and an age at maturity of 15 years for females. Difference in sexual growth strategies is common in sharks (Cortes, 2000, Emmons et al., 2022; Holmes et al., 2015; Kneebone et al., 2008). In Reunion Island, females were approximately 5 % larger than males, which is half of the 10% observed by Cortès (2000) studying 164 species of sharks, and the approximately 13% observed by Holmes et al. (2015), but this is more in agreement with Garrick (1982), who reported a difference of about 7% (2% - 14%). These differences in growth until maturity and maximum size may be in

partially explained by the need for females to attain a larger size to support pups and to a smaller investment in growth in favor of sexual maturity (Cortès, 2000). Different studies showed spatial segregation between sexes (Meyer et al., 2014; Simpfendorfer, 1992; Winter and Dudley, 2000; Papastamatiou et al., 2013), and this could also influence the growth of males and females. Beside the sex-related differences, a high inter-individual variability was observed in the present study. This is supported by the dispersion of the data on the age at length distribution (Fig. 3a. Fig. 5) and by individual analyzes of marked-recaptured individuals (Fig. 8). This is illustrated with RTF3, which shows almost twice the growth of RTF2 and RTF1 the first year, and then shows a more similar growth (Fig.8 b). The fact that RTF2 has a stronger growth in recent years before capture than early years of life is also a difference of pattern than other individuals (Fig. 5 a,b). This inter-individual variation could be explained by environment as food availability and water temperature or behavior such as reproduction, competition and migration (Branstetter et al., 1987; Cortès, 2000). Globally, the growth observed by the tagged sharks is superior to that based on the vertebrae reading model. This may be due to the Rosa Lee phenomenon, which has been observed in other studies, where their growth rate was lower than that of the recaptured sharks (Afonso et al., 2012 ; Meyer et al., 2014).

Comparison of the local and other populations growth

Overall, growth parameters are consistent with parameters of other locations and studies (Table 5), with the exception of the birth size, which is larger than in all other locations. Although the estimates of L_0 between methods were consistent at 112cm in this study, this value seems overestimated when compared with other studies. The low number of young individuals in the dataset is a likely explanation to this overestimation. When compared with other studies, growth parameters established for Reunion Island tend to be more similar to those of both Western and Eastern Australia (Emmons et al. 2021; Holmes et al. 2021) and are surprisingly more different from those of South Africa (Wintner & Dudley 2000). Emmons et al. (2021) noted that tiger shark populations in both Eastern and Western Australia had slow growth (low value of k) and high asymptotic size compared to other locations and they suggested that it could be related to differences in migration patterns between populations. Extensive migration could contribute to slower growth in tiger shark (Branstetter et al. 1987; Emmons et al. 2021). In addition, Afonso et al. (2012) suggested that *G. cuvier* probably grow faster in productive, nearshore waters than in oceanic waters. Reunion Island is an oceanic island isolated from landmasses, with a narrow island shelf and it lies in a few productive marine environments. This configuration suggests that coastal waters of the island cannot host a large resident population of tiger sharks, but the population would mostly be composed of transient individuals that mostly forage in oceanic waters (Trystram et al. 2016, Le Croizier et al. 2020). Such conditions may explain the slower growth found in this study. The individual differences of growth in marked-recaptured individuals are in line with different resident and migration patterns of tiger sharks caught in Reunion Island. Although it may not solely be responsible for slow growth in tiger sharks (Emmons et al. 2021). Holmes et al. (2015) suggested that the birth size would likely impact the growth rate of juveniles' tiger sharks, with smaller pups growing more rapidly than those with a larger birth size. The large L_0 found in this study supports this theory, even if the birth size in Reunion Island may be slightly overestimated.

Overall, this study confirms the K-selected characteristic of the tiger shark which exhibits large maximum size, high longevity, low fecundity, late maturity and a relatively slow and long growth until maximum size (Stearns, 1992). K-selected species populations are particularly vulnerable to the removal of large and mature individuals. Density population size, natural survival and real connectivity between basins and oceans are not yet known or mastered (Holland et al., 2019). Depending on these parameters, tiger shark population dynamics could be significantly affected by the ongoing shark control program. The species is near threatened worldwide and the global population is decreasing

(Ferreira & Simpfendorfer, 2019). The main threats to this species as recreational fishing, bycatch or control fishing programs (Campana et al., 2016; Jabado et Spaet, 2017). Local tiger shark population seems to present a low genetic diversity which could make the population even more vulnerable (Pirog et al., 2019).

Bibliography :

- Afonso AS, Hazin FHV, Barreto RR, Santana FM, Lessa RP (2012). Extraordinary growth in tiger sharks *Galeocerdo cuvier* from the South Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology* **81**, 2080–2085. doi:[10.1111/j.1095-8649.2012.03455.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03455.x)
- AKAIKE H (1973). Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika* **60**, 255–265. doi:[10.1093/biomet/60.2.255](https://doi.org/10.1093/biomet/60.2.255)
- Beamish RJ, Fournier DA (1981). A Method for Comparing the Precision of a Set of Age Determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 982–983. doi:[10.1139/f81-132](https://doi.org/10.1139/f81-132)
- Bernard AM, Feldheim KA, Heithaus MR, Wintner SP, Wetherbee BM, Shivji MS (2016). Global population genetic dynamics of a highly migratory, apex predator shark. *Molecular Ecology* **25**, 5312–5329. doi:[10.1111/mec.13845](https://doi.org/10.1111/mec.13845)
- Bernard AM, Finnegan KA, Pavinski Bitar P, Stanhope MJ, Shivji MS (2021). Genomic Assessment of Global Population Structure in a Highly Migratory and Habitat Versatile Apex Predator, the Tiger Shark (*Galeocerdo cuvier*). *The Journal of Heredity* **112**, 497–507. doi:[10.1093/jhered/esab046](https://doi.org/10.1093/jhered/esab046)
- Bigelow H, Schroeder W (1948). Lancelets, cyclostomes, and sharks. In ‘Tee-Van J (ed) Fishes of the Western North Atlantic’. (Yale University, New Haven)
- Brandão M, Conrado A, Ferreira LI, Malavasi E (2017). Biology of the tiger shark *Galeocerdo cuvier*. Review. *Revista Electronica de Veterinaria* **18**.
- Branstetter S, Musick JA, Colvocoresses JA (1987). A Comparison Of The Age And Growth Of The Tiger Shark, *Galeocerdo-Cuvieri*, From Off Virginia And From The Northwestern Gulf-Of-Mexico. *FISHERY BULLETIN* **85**, 12.
- Brown CJ, Roff G (2019). Life-history traits inform population trends when assessing the conservation status of a declining tiger shark population. *Biological Conservation* **239**, 108230. doi:[10.1016/j.biocon.2019.108230](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108230)
- Cailliet GM, Goldman KJ (2004). Age determination and validation in chondrichthyan fishes. In ‘J. C. Carrier, J. A. Musick & M. R. Haithaus (Eds.), Biology of sharks and their relatives’. pp. 399–447. (Boca Raton, Florida, United States)
- Campana SE (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of fish biology* **59**, 197–242.
- Campana SE, Annand MC, Mcmillan AI (1995). Graphical and Statistical Methods for Determining the Consistency of Age Determinations. *Transactions of the American Fisheries Society* **124**, 131–138.

- Campana SE, Ferretti F, Rosenberg A (2016). Sharks and other elasmobranchs. In ‘The first global integrated marine assessment, World Ocean Assessment I, United Nations’. pp. 1437–1451. (United Nations New York)
- Carmo CB, Ferrette BLS, Camargo SM, Roxo FF, Coelho R, Garla RC, Oliveira C, Piercy AN, Bornatowski H, Foresti F, Burgess GH, Mendonça FF (2019). A new map of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) genetic population structure in the western Atlantic Ocean: Hypothesis of an equatorial convergence centre. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **29**, 760–772. doi:[10.1002/aqc.3029](https://doi.org/10.1002/aqc.3029)
- Chang WY (1982). A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**, 1208–1210.
- Cortés E (2000). *Life History Patterns and Correlations in Sharks*. *Reviews in Fisheries Science* **8**, 299–344. doi:[10.1080/10408340308951115](https://doi.org/10.1080/10408340308951115)
- Cruz-Martínez A, Chiappa-Carrara X, 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. doi:[10.2960/J.v35.m481](https://doi.org/10.2960/J.v35.m481)
- Driggers WB, Jr GWI, Grace MA, Gledhill CT, Henwood TA, Horton CN, Jones CM (2008). Popping areas and mortality rates of young tiger sharks *Galeocerdo cuvier* in the western North Atlantic Ocean. *Aquatic Biology* **2**, 161–170. doi:[10.3354/ab00045](https://doi.org/10.3354/ab00045)
- Dulvy NK, Pacoureau N, Rigby CL, Pollom RA, Jabado RW, Ebert DA, Finucci B, Pollock CM, Cheok J, Derrick DH, Herman KB, Sherman CS, VanderWright WJ, Lawson JM, Walls RHL, Carlson JK, Charvet P, Bineesh KK, Fernando D, Ralph GM, Matsushiba JH, Hilton-Taylor C, Fordham SV, Simpfendorfer CA (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology* **31**, 4773–4787.e8. doi:[10.1016/j.cub.2021.08.062](https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062)
- Dulvy NK, Simpfendorfer CA, Davidson LN, Fordham SV, Bräutigam A, Sant G, Welch DJ (2017). Challenges and priorities in shark and ray conservation. *Current Biology* **27**, R565–R572.
- Emmons SM, D’Alberto BM, Smart JJ, Simpfendorfer CA (2021). Age and growth of tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) from Western Australia. *Marine and Freshwater Research*. doi:[10.1071/MF20291](https://doi.org/10.1071/MF20291)
- Evans GT, Hoenig JM (1998). Testing and viewing symmetry in contingency tables, with application to readers of fish ages. *Biometrics* **54**, 620–629.
- Ferreira LC, Thums M, Heithaus MR, Barnett A, Abrantes KG, Holmes BJ, Zamora LM, Frisch AJ, Pepperell JG, Burkholder D, Vaudo J, Nowicki R, Meeuwig J, Meekan MG (2017). The trophic role of a large marine predator, the tiger shark *Galeocerdo cuvier*. *Scientific Reports* **7**, 7641. doi:[10.1038/s41598-017-07751-2](https://doi.org/10.1038/s41598-017-07751-2)
- Fourmanoir P (1961). Requins de la côte ouest de Madagascar. *Mémoires de l’Institut Scientifique de Madagascar.Série F : Océanographie*, **4**, 98.
- Garrick JAF (1982). Sharks of the Genus *Carcharhinus*. NOAA technical Report NMFS Circ No. 445.
- Goldman KJ (2005). 6. Age and growth of elasmobranch fishes. In ‘Management techniques for elasmobranch fisheries’. FAO Fisheries Technical Paper, 474. pp. 76–102

- Guyomard D, Perry C, Tournoux PU, Cliff G, Peddemors V, Jaquemet S (2019). An innovative fishing gear to enhance the release of non-target species in coastal shark-control programs: the SMART (shark management alert in real-time) drumline. *Fisheries Research* **216**, 6–17.
- Harry AV (2018). Evidence for systemic age underestimation in shark and ray ageing studies. *Fish and Fisheries* **19**, 185–200. doi:[10.1111/faf.12243](https://doi.org/10.1111/faf.12243)
- Hoarau F, Darnaude A, Poirout T, Jannel L-A, Labonne M, Jaquemet S (2021). Age and growth of the bull shark (*Carcharhinus leucas*) around Reunion Island, South West Indian Ocean. *Journal of Fish Biology* **99**, 1087–1099. doi:[10.1111/jfb.14813](https://doi.org/10.1111/jfb.14813)
- Holland KN, Anderson JM, Coffey DM, Holmes BJ, Meyer CG, Royer MA (2019). A Perspective on Future Tiger Shark Research. *Frontiers in Marine Science* **6**. Available at: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2019.00037> [accessed 12 April 2022]
- Holmes B, Peddemors V, Gutteridge, Geraghty P, Chan, Tibbetts I, Bennett M (2015). Age and growth of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* off the east coast of Australia. *Journal of Fish Biology* **87**, 422–448. doi:[10.1111/jfb.12732](https://doi.org/10.1111/jfb.12732)
- Holmes BJ, Williams SM, Otway NM, Nielsen EE, Maher SL, Bennett MB, Ovenden JR (2017). Population structure and connectivity of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) across the Indo-Pacific Ocean basin. *Royal Society Open Science* **4**, 170309. doi:[10.1098/rsos.170309](https://doi.org/10.1098/rsos.170309)
- Jabado RW, Spaet JLY (2017). Elasmobranch fisheries in the Arabian Seas Region: Characteristics, trade and management. *Fish and Fisheries* **18**, 1096–1118. doi:[10.1111/faf.12227](https://doi.org/10.1111/faf.12227)
- Jaquemet S, Smale MJ, Blaison A, Guyomard D, Soria M (2012). First Observation of a Pregnant Tiger Shark (*Galeocerdo cuvier*) at Reunion Island, Western Indian Ocean. , 3.
- Kneebone J, Natanson LJ, Andrews AH, Howell WH (2008). Using bomb radiocarbon analyses to validate age and growth estimates for the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the western North Atlantic. *Marine Biology* **154**, 423–434. doi:[10.1007/s00227-008-0934-y](https://doi.org/10.1007/s00227-008-0934-y)
- Kraak SBM, Haase S, Minto C, Santos J (2019). The Rosa Lee phenomenon and its consequences for fisheries advice on changes in fishing mortality or gear selectivity. *ICES Journal of Marine Science* **76**, 2179–2192. doi:[10.1093/icesjms/fsz107](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz107)
- Martínez-Candelas IA, Pérez-Jiménez JC, Espinoza-Tenorio A, McClenachan L, Méndez-Loeza I (2020). Use of historical data to assess changes in the vulnerability of sharks. *Fisheries Research* **226**, 105526. doi:[10.1016/j.fishres.2020.105526](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105526)
- McPhee D (2014). Unprovoked shark bites: Are they becoming more prevalent? *Coastal Management* **42**, 478–492.
- Meyer CG, O'Malley JM, Papastamatiou YP, Dale JJ, Hutchinson MR, Anderson JM, Royer MA, Holland KN (2014). Growth and Maximum Size of Tiger Sharks (*Galeocerdo cuvier*) in Hawaii. *PLOS ONE* **9**, 9.
- Natanson LJ, Casey JG, Kohler N, Colket T (1999). Growth of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the western North Atlantic based on tag returns and length frequencies; and a note on the effect of tagging. *Fish Bull*, 944–953.
- Pacoureau N, Rigby C, Kyne P, Sherley R, Winker H, Carlson J, Fordham S, Barreto R, Fernando D, Francis M, Jabado R, Herman K, Liu K-M, Marshall A, Pollom RA, Romanov E, Simpfendorfer C, Yin JS, Kindsvater H, Dulvy N (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*. doi:[10.1038/s41586-020-03173-9](https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9)

- Panfili J, De Pontual H, Troadec H, Wrigh PJ (2002). ‘Manual of Fish Sclerochronology’ Ifremer-IRD coedition. (Brest, France) Available at: <https://archimer.ifremer.fr/doc/00017/12801/> [accessed 13 July 2020]
- Papastamatiou YP, Meyer CG, Carvalho F, Dale JJ, Hutchinson MR, Holland KN (2013). Telemetry and random-walk models reveal complex patterns of partial migration in a large marine predator. *Ecology* **94**, 2595–2606.
- Pirog A, Jaquemet S, Ravigné V, Cliff G, Clua E, Holmes BJ, Hussey NE, Nevill JEG, Temple AJ, Berggren P, Vigliola L, Magalon H (2019). Genetic population structure and demography of an apex predator, the tiger shark *Galeocerdo cuvier*. *Ecology and Evolution* **9**, 5551–5571. doi:[10.1002/ece3.5111](https://doi.org/10.1002/ece3.5111)
- Pirog A, Magalon H, Poirout T, Jaquemet S, Pirog A, Magalon H, Poirout T, Jaquemet S (2020). New insights into the reproductive biology of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* and no detection of polyandry in Reunion Island, western Indian Ocean. *Marine and Freshwater Research* **71**, 1301–1312. doi:[10.1071/MF19244](https://doi.org/10.1071/MF19244)
- Quod J-P, Turquet J, Conejero S, Ralijaona C (2000). Ciguatera risk assessment in the Indian Ocean following the 1998 coral bleaching event. *Coral Reef Degradation in the Indian Ocean: Status Report*.
- Randall JE (1992). Review of the biology of the Tiger Shark (*Galeocerdo cuvier*). *Marine and Freshwater Research* **43**, 21–31. doi:[10.1071/mf9920021](https://doi.org/10.1071/mf9920021)
- Simpfendorfer C (1992). Biology of Tiger Sharks (*Galeocerdo cuvier*) caught by the Queensland Shark Meshing Program off Townsville, Australia. *Marine and Freshwater Research* **43**, 33–43. doi:[10.1071/mf9920033](https://doi.org/10.1071/mf9920033)
- Smart JJ (2019). ‘AquaticLifeHistory: Fisheries life history analysis using contemporary methods’ Available at: <https://github.com/jonathansmart/AquaticLifeHistory>
- Smart JJ. BayesGrowth: Estimate fish growth using MCMC analysis. R package version 0.3.0. <https://github.com/jonathansmart/BayesGrowth>. 2020.
- Smart JJ, Chin A, Tobin AJ, Simpfendorfer CA (2016). Multimodel approaches in shark and ray growth studies: strengths, weaknesses and the future. *Fish and Fisheries* **17**, 955–971. doi:[10.1111/faf.12154](https://doi.org/10.1111/faf.12154)
- Smart JJ, Grammer GL (2021). Modernising fish and shark growth curves with Bayesian length-at-age models Ed J Mourier. *PLOS ONE* **16**, e0246734. doi:[10.1371/journal.pone.0246734](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246734)
- Stearns. (1992). Stearns: The evolution of life histories. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Taylor LR (1975). Longevity, Fecundity and Size; Control of Reproductive Potential in a Polymorphic Migrant, *Aphis fabae* Scop. *Journal of Animal Ecology* **44**, 135–163. doi:[10.2307/3855](https://doi.org/10.2307/3855)
- Vehtari A, Gelman A, Gabry J (2017). Practical Bayesian model evaluation using leave-one-out cross-validation and WAIC. *Statistics and Computing* **27**, 1413–1432. doi:[10.1007/s11222-016-9696-4](https://doi.org/10.1007/s11222-016-9696-4)
- Wintner SP, Dudley SFJ (2000). Age and growth estimates for the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from the east coast of South Africa. *Marine and Freshwater Research* **51**, 43. doi:[10.1071/MF99077](https://doi.org/10.1071/MF99077)

IV.B. Evolution de la niche trophique et de l'utilisation de l'habitat au cours de la vie du requin tigre à La Réunion

IV. B- 1. Introduction

Le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) est un grand prédateur cosmopolite et migrateur (Compagno, 1984) effectuant de grands déplacements océaniques et des plongées profondes (Holmes et al., 2014 ; Lowe et al., 1996). Il joue un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes marins (Heithaus & Dill, 2002) et fait partie des espèces impliquées dans les attaques sur l'Homme, notamment à La Réunion. Bien que plusieurs d'études se soient intéressées à la biologie et l'écologie de cette espèce dans le monde (e.g. Dicken et al., 2017 ; Driggers et al., 2008 ; Holland et al. 2019 ; Pirog et al. 2020 ; Trystram et al., 2017), encore beaucoup d'inconnus persistent dans ce domaine, notamment à La Réunion. Localement, les premières études sur le requin tigre sont récentes. Elles ont permis de préciser sa biologie de la reproduction (Pirog et al., 2020), sa génétique des populations (Pirog et al., 2019), son alimentation (Le Croizier et al., 2020 ; Trystram et al., 2017) et sa dynamique spatiale saisonnière (Blaison et al., 2015) dans les eaux réunionnaises. Cependant à l'échelle globale ou locale, extrêmement peu de connaissances sont disponibles sur l'écologie (régime alimentaire, habitats de vie) juvénile de cette espèce (Holland et al., 2019). Ceci complique la compréhension de son cycle de vie et l'identification de ses habitats clés autour de La Réunion, alors même que ces informations sont clé pour la gestion de la crise "requins" sur l'île.

Afin de pallier à ce manque de connaissances, nous avons analysé la composition biogéochimique (isotopes stables et éléments traces) des vertèbres de juvéniles et d'adultes des deux sexes pêchés autour de La Réunion pour préciser l'évolution du régime alimentaire de l'espèce et la variabilité de son utilisation de l'habitat au cours de la vie. L'idée était également d'évaluer la pertinence de cette approche pour une espèce plus hauturière et fortement migratrice. En effet, compte-tenu de la relative homogénéité du milieu marin océanique tropical, du caractère trophique généraliste et opportuniste des requins tigres (Dicken et al., 2017 ; Trystram et al., 2017), et de l'absence possible d'habitats de reproduction localisés et de nurseries pour les juvéniles de cette espèce (Holland et al., 2019), il était envisageable que les profils

élémentaires et isotopiques le long des vertèbres varient peu d'un individu à l'autre, fournissant au final peu d'indices sur l'histoire migratoire de l'espèce. *

IV. B- 2. Matériel et méthode

Les vertèbres pour cette partie de l'étude ont toutes été prélevées sur des individus [130 – 429 cm] capturés entre 2014 et 2020 dans le cadre du programme de prévention du risque "requins" mis en place autour de l'île (Fig. 58). Comme pour le requin bouledogue, elles ont toutes été nettoyées, préparées et analysées suivant les protocoles décrits dans le chapitre II.

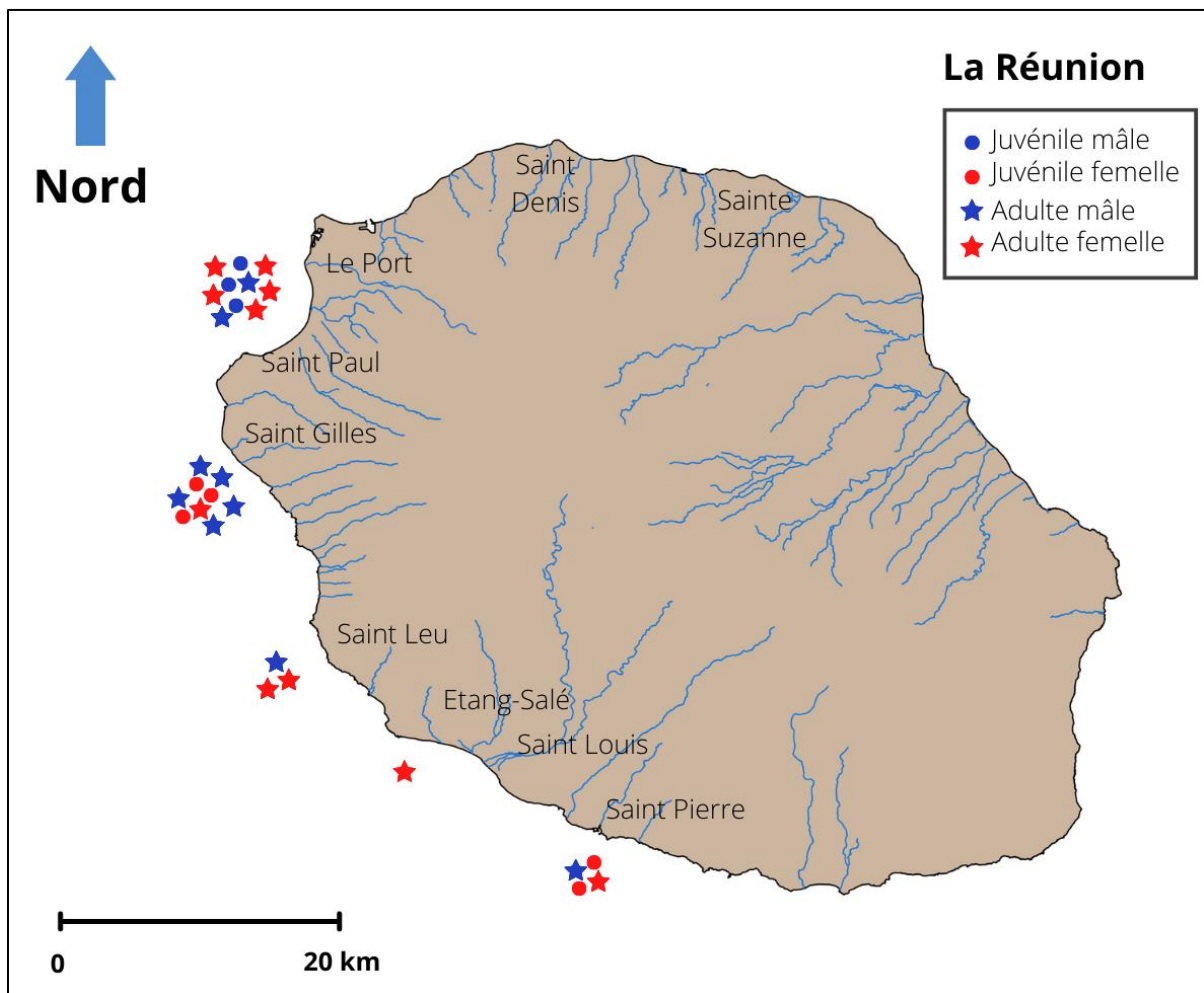


Figure 58 : Lieux de capture requins tigre dont les vertèbres ont été analysés en éléments trace.

Les rapports isotopiques du carbone et de l'azote le long des vertèbres ont été déterminés pour 49 individus (25 mâles [130 – 415 cm] et 24 femelles [138 – 429 cm]). Cependant, seules les vertèbres de 27 individus (12 mâles [157 – 415 cm] et 15 femelles [138 – 429 cm]) ont pu être passées au LA-ICPMS pour analyse de leurs compositions en éléments traces. Pour 10 d'entre eux (5 mâles [138 – 415 cm] et 5 femelles [357 – 429 cm]), les rapports isotopiques de l'oxygène ont également été mesurés le long des vertèbres.

Pour les rapports isotopiques du carbone, de l'azote et de l'oxygène, un mâle supplémentaire a été analysé, correspondant à un embryon de 34 cm (EMB34) retrouvé dans une femelle gestante de 395 cm qui a également été analysée (TF395).

Selon sa position sur la vertèbre (distance au centre), chaque échantillon analysé a été attribué à une gamme de taille corporelle (voir chapitre II) A.), puis à un stade de vie. Ceci a impliqué une synthèse de la littérature car, comme chez le requin bouledogue, la définition des stades de vie chez le requin tigre varie suivant les études (Fig. 59). Quatre principaux stades de vie ont ainsi été retenus : le stade embryonnaire (de 0 cm jusqu'à la taille de naissance, évaluée à 112 cm pour les individus pêchés à La Réunion, voir chapitre II) A.), le stade juvénile (de 112 à 250 cm) qui s'étend depuis la naissance jusqu'à une taille clairement inférieure aux valeurs de L₅₀ proposées par Pirog et al. (2019), le stade subadulte (de 250 à 340 cm) qui correspond à la période d'acquisition de la maturité sexuelle, et enfin le stade adulte au-delà de 340 cm (Fig. 59).

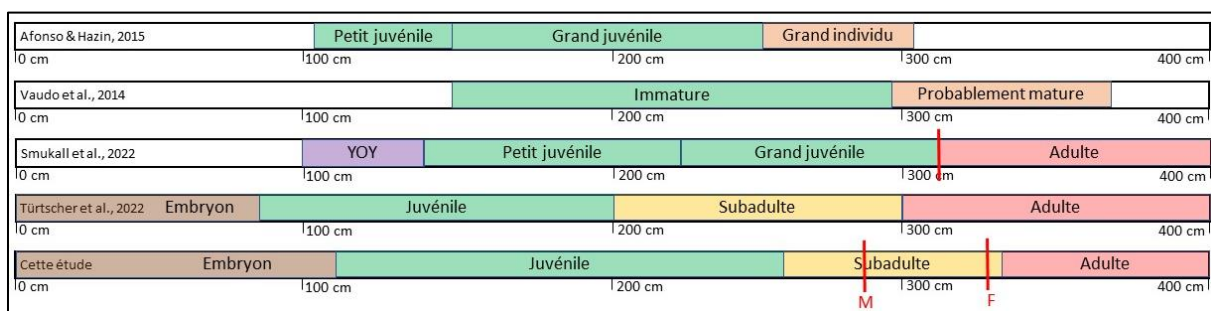


Figure 59 : Définition des différents stades de vie en fonction de la taille des individus (longueur totale en cm) selon les études. YOY = juveniles en première année de vie (« Young-of-the-year »). Les barres rouges verticales correspondent aux tailles à maturité des mâles (M) et des femelles (F).

Pour chaque élément et chaque isotope, l'évolution temporelle des teneurs a été représentée au long de la vie afin de déterminer si les profils des individus étaient tous

identiques, tous différents ou si des regroupements étaient possibles, au moins à certains stades de vie. Les individus atypiques ont été écartés des analyses visant à décrire des patrons communs pour l'espèce. Les valeurs moyennes des éléments pour chaque stade de vie ont été comparées entre elles selon des anovas à 2 facteurs, et des tests-post hocs, avec correction de Bonferonni ont été réalisés, afin d'identifier les différents groupes lorsque cela était pertinent. Des niches isotopiques à deux dimensions (C:N), considérées comme proxy de la niche trophique ont été calculées et comparées entre elles d'après le package SIBER (Jackson et al., 2011). Différents paramètres relatifs aux niches isotopiques, tels que l'aire totale des niches pour l'ensemble des individus (TA, en ‰²), l'aire des ellipses standards à 70 % (SEA, en ‰²) et aire des ellipses standards à 70% corrigées selon l'effectif (SEAc_c en ‰²) ont été calculés. La surface de recouvrement entre chaque ellipses corrigées (SEAc) a également été calculée et a permis d'obtenir des pourcentages de recouvrement entre ellipse en divisant la surface de recouvrement de deux groupes par la surface de l'ellipse corrigé (SEAc) des groupes concernés.

Des analyses multivariées ont été effectuées sur les éléments traces afin d'identifier si les zones de capture sont discriminables ou si des patrons particuliers existent à différents stades de vie grâce aux packages FactoMineR (Husson et al., 2016) et Anosim (Oksanen et al., 2013). L'analyse des relations entre certains éléments particuliers comme le Pb²⁰⁸ et le ratio Sr⁸⁶:Ba¹³⁸ a également été effectuées, comme suggéré par d'autres études (Coiraton et al., 2020 ; Tillett et al., 2011).

IV. B- 3. Résultats

IV. B- 3. a) Variabilité et évolution de la niche trophique

Les variabilités des signatures isotopiques en carbone (de -15,97 à -8,40 ‰) et en azote (de 10,22 à 14,89 ‰) observée le long des vertèbres des 49 requins tigres étudiés (Tab. 14) ont permis de préciser la variabilité de la niche trophique chez cette espèce autour de La Réunion.

Tableau 14 : Nombre et taille (Longueur totale en cm) des requins tigre mâles et femelles retenus pour l'étude de l'écologie trophique, nombre et localisation sur la vertèbre (distance au centre en mm) des échantillons correspondants analysés et signatures isotopiques obtenues. sd : écart-type.

	Mâles	Femelles
Nombre d'individus	25	24
Longueur totale (cm) moyenne ± sd [min : max]	316,10 ± 84,54 [130,00 : 415,00]	291,90 ± 98,13 [138,00 : 429,00]
Nombre d'échantillons	237	209
Distance au centre de la vertèbre (mm) moyenne ± sd [min : max]	11,87 ± 6,31 [1,00 : 25,90]	12,05 ± 6,47 [0,80 : 28,24]
δ¹³C (‰) moyenne ± sd [min : max]	-12,89 ± 0,90 [-15,60 : -10,36]	-13,00 ± 0,96 [-15,97 : -8,40]
δ¹⁵N (‰) moyenne ± sd [min : max]	12,70 ± 0,91 [10,70 : 14,70]	12,47 ± 0,90 [10,22 : 14,89]

En effet, si les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ ne différaient pas de façon significative entre les sexes (Mann Whitney Wilcoxon, $p = 0,06$), autour d'une moyenne globale de $-12,94 \pm 0,89$ ‰ au long de la vie (Fig. 60), les mâles présentaient des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ significativement (Mann Whitney Wilcoxon, $p = 0,01$) plus élevées que les femelles, de l'ordre de $0,2$ ‰ en moyenne (Tab. 14). Ceci traduit une différence de stratégie alimentaire entre les deux sexes car, dans l'échantillon de population analysé, la taille des mâles n'était pas significativement supérieure (Mann Whitney Wilcoxon, $p = 0,66$) à celle des femelles (Tab. 14, Fig. 60) et la distance moyenne le long de la vertèbre des échantillons ne différait pas entre les sexes (Mann Whitney Wilcoxon, $p = 0,90$).

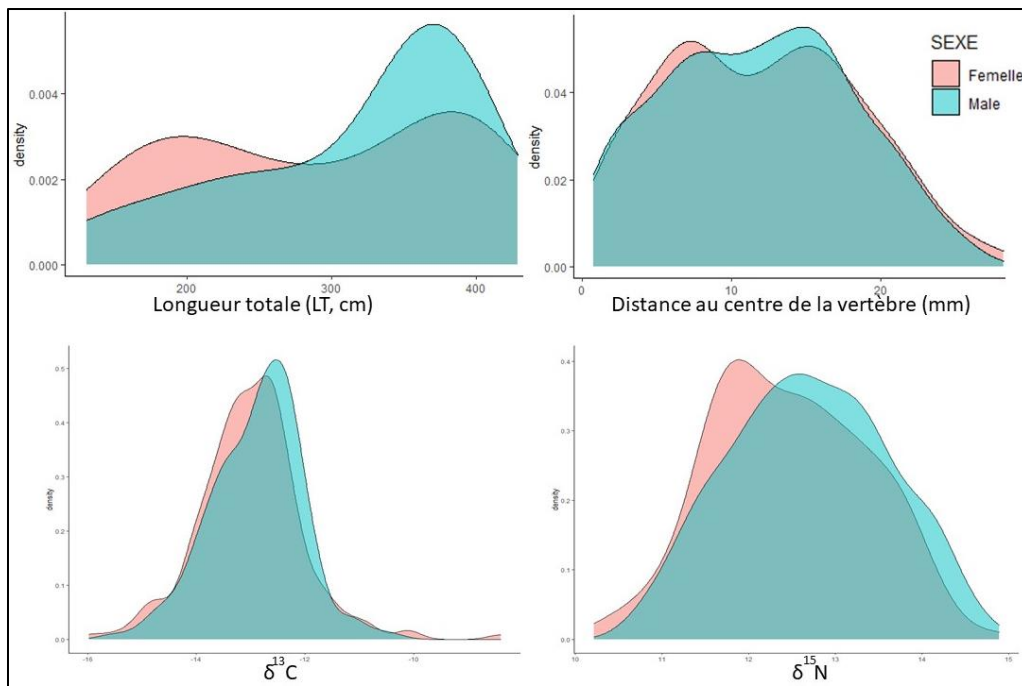


Figure 60 : Distributions, pour les requins tigres mâles et femelles, de la taille (longueur totale en cm) des individus étudiés, de la distance au centre de la vertèbre (en mm) des échantillons analysés et les valeurs isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), en pour mille (‰).

L'examen comparatif des profils isotopiques individuels obtenus pour chaque élément (Fig. 61) a permis d'identifier 6 individus atypiques, présentant des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et/ou de $\delta^{15}\text{N}$ sur plusieurs échantillons consécutifs radicalement différentes de celles communément observées pour l'échantillon de requins étudié, au moins à certaines périodes de leur vie. Parmi ces derniers, 4 étaient des femelles (TF175, TF390, TF395 et TF410) et 2 des mâles (TM351 et TM361). Seulement 2 individus (la femelle juvénile TF175 de 175 cm et le mâle adulte TM361 de 361 cm) présentaient de fortes différences de signatures isotopiques sur l'extrémité des vertèbres, soit juste avant leur capture à proximité de l'île (Fig. 61). Notamment, la femelle TF175, capturée en 2017, présentait des valeurs à la fois plus élevées en $\delta^{13}\text{C}$ (de ~ 3 ‰ en moyenne) et plus faibles en $\delta^{15}\text{N}$ (de $\sim 2,5$ ‰ en moyenne) à ~ 4 mm de la marque de naissance sur la vertèbre, soit durant sa période de vie juvénile. Chez cet individu, la signature en $\delta^{13}\text{C}$ au tout début de la vie embryonnaire était également plus élevée de ~ 3 ‰ en moyenne par rapport aux autres individus analysés. Pour les autres individus particuliers identifiés, les différences de signature ne concernaient que le $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 61). Par contre, si les femelles TF390 et TF410 et le mâle TM351 présentaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ supérieures au reste des individus (de l'ordre de 2 à 5 ‰ en moyenne), la femelle

TF395 et le mâle TM361 présentait quant à eux des valeurs inférieures (de l'ordre de 3 à 3,5 ‰ en moyenne). Ces différences de signatures concernaient essentiellement les parties juvénile (à ~ 4 - 13 mm du centre) ou subadulte (à ~ 13 - 20 mm du centre) des vertèbres, le plus souvent déposées bien avant la capture des individus à La Réunion.

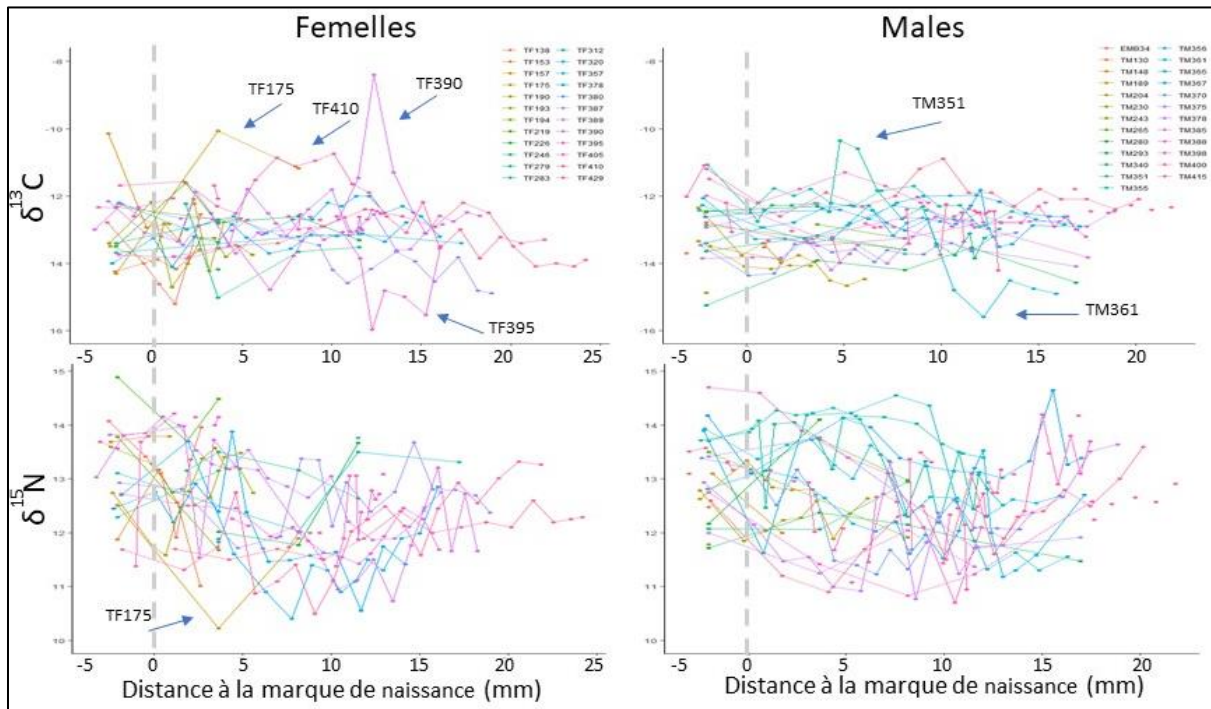


Figure 61 : Profils individuels par sexe des signatures isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ (en haut) et du $\delta^{15}\text{N}$ (en bas) en fonction de la distance le long de la vertèbre (mm). La valeur zéro sur l'axe des abscisses et la ligne verticale pointillée correspond à la position de la marque de naissance sur les vertèbres.

Une fois ces individus particuliers écartés, plusieurs tendances ont pu être identifiées quant à l'évolution de l'écologie trophique des requins tigres pêchés autour de l'île. En effet, sur les 43 individus restants, les gammes de $\delta^{13}\text{C}$ [-15,25 : -10,14 ‰] se sont avérées relativement constantes au cours de la vie (Fig. 62), et ni le sexe, ni le stade de vie, ni l'interaction de ces deux variables n'influençant de façon significative les valeurs observées (ANOVA à deux facteurs : stade de vie : $p = 0,41$; sexe : $p = 0,20$; interaction : $p = 0,34$).

Par contre, chez les requins tigres pêchés autour de l'île, les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ varient selon l'effet du stade et du sexe, mais sans interaction significative entre ces deux variables (ANOVA, $p < 0,0001$, $p = 0,005$ et $p = 0,9$, respectivement). Un même patron d'évolution ontogénique des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ [10,40 : 14,89 ‰] a donc été observé que

les sexes soient combinés (ANOVA, $p < 0,0001$) ou pas (Fig. 62). Ainsi, les valeurs moyennes de $\delta^{15}\text{N}$ les plus fortes ont été observées au stade embryonnaire (13,11 ‰ [11,40 : 14,89]), même si elles ne différaient pas significativement des valeurs enregistrées au stade 12,74 ‰ [11,47 : 14,18]). Le $\delta^{15}\text{N}$ diminue ensuite progressivement jusqu'à atteindre les valeurs les plus faibles au stade subadulte (12,31 ‰ [10,55 : 14,65]), puis ces valeurs ré-augmentent au stade adulte. Les différences entre sexes se traduisent par des valeurs significativement plus élevées (en moyenne de 0,18 à 1,33 ‰ suivant le stade de vie) chez les mâles tout au long de la vie, à part au stade embryonnaire (Fig. 62).

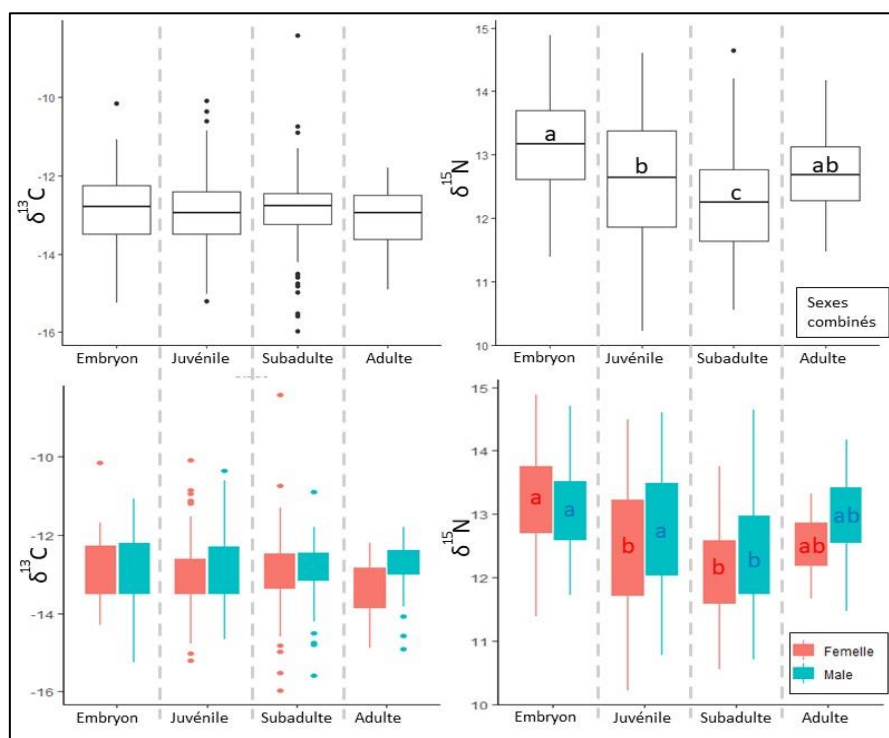


Figure 62 : Boxplots représentant les différences de signatures en $\delta^{13}\text{C}$ et en $\delta^{15}\text{N}$ observées chez 43 requins tigres pêchés autour de La Réunion en fonction du sexe et du stades de vie. Les sexes sont combinés en haut (noir) et séparés en bas (males en bleu et femelles en rouge). Pour chaque graphique, les lettres indiquent les groupes statistiquement différents, s'il y en a.

La projection des niches isotopiques C et N suggèrent que la niche trophique ne varie que peu en fonction du sexe pour la majorité des stades (Fig. 63). En effet, les deux sexes partagent ~83 % de leur niche au stade embryonnaire, ~74% au stade juvénile, ~68% au stade subadulte et ~69% au stade adulte (Tab. 15 et 16). Les différences les plus marquées sont observées pour le stade adulte, avec 42% de la niche des femelles recouverte par celle des mâles et 57% pour l'inverse. A ce stade de la vie, les mâles

de requin tigre pêchés autour de La Réunion présentent les $\delta^{13}\text{C}$ et des $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevés (Fig. 63).

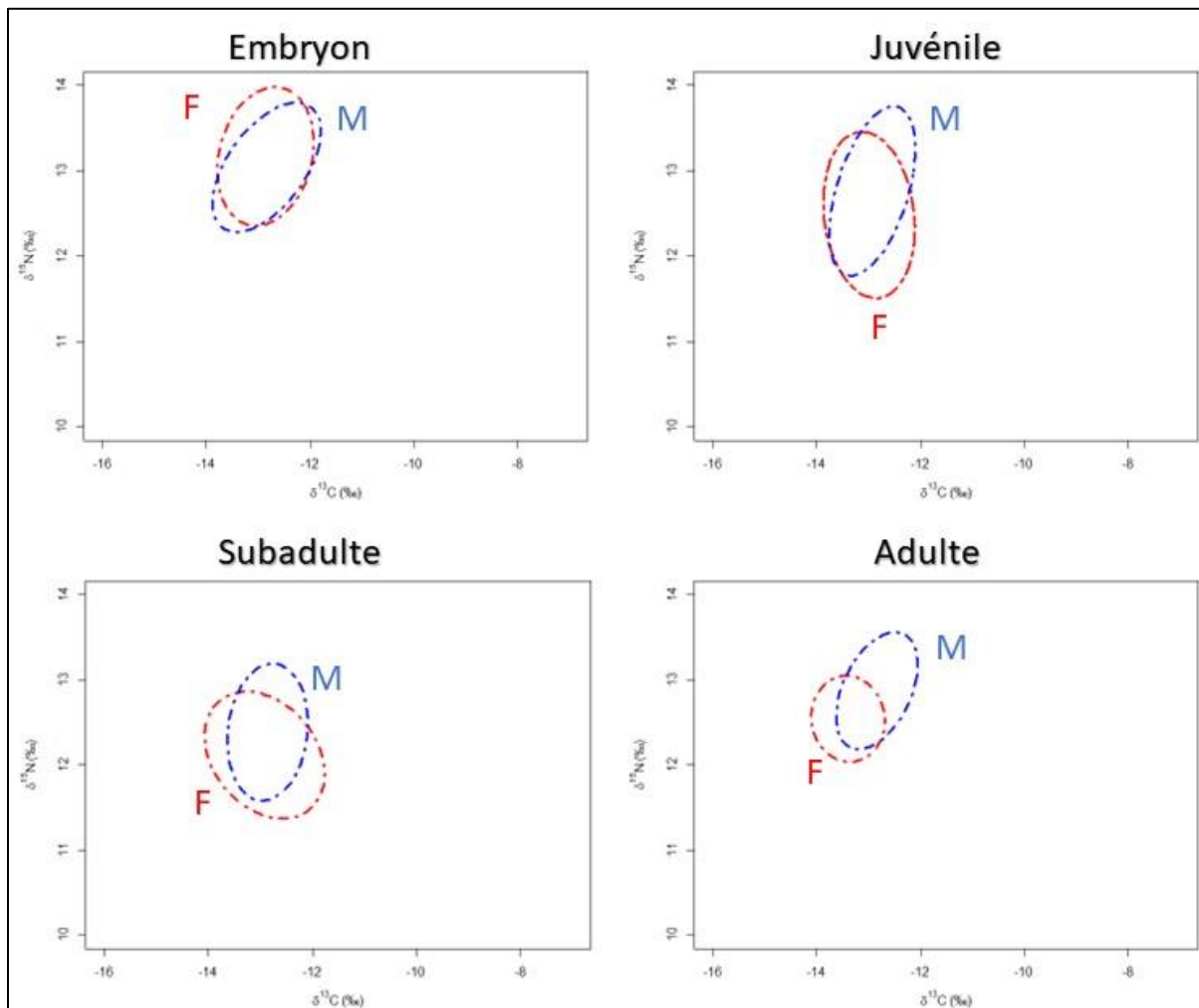


Figure 63 : Niche isotopique du $\delta^{15}\text{N}$ en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ comparant les mâles (en bleu) et les femelles (en rouge), pour chaque stade de vie (Embryon : en haut à gauche, Juvénile : en haut à droite, Subadulte : en bas à gauche et Adulte : en bas à droite).

Globalement, les niches isotopiques ont des tailles maximales aux stades juvéniles et subadultes (SEAc, Tab. 15) suggérant une diversité supérieure de la niche trophique et des tailles minimales au stade adulte (Tab. 15). La comparaison des niches isotopiques des différents stades de vie indique deux comportements différents suivant le sexe. En effet, la niche trophique évolue peu au cours de la vie chez les mâles (Fig. 64, Tab. 15 et 16), avec un fort recouvrement (70% en moyenne) des niches de tous les stades, maximal (98%) entre les stades embryonnaire et subadulte et minimal (44%) entre les stades adulte et juvénile (Fig. 64). Chez les femelles, les modifications de la niche trophique concernent principalement le $\delta^{15}\text{N}$. Les différences sont maximales (21%

seulement de recouvrement) entre les stades embryonnaire et subadulte et minimales (75 % de recouvrement) entre les stades juvénile et subadulte (Fig. 64).

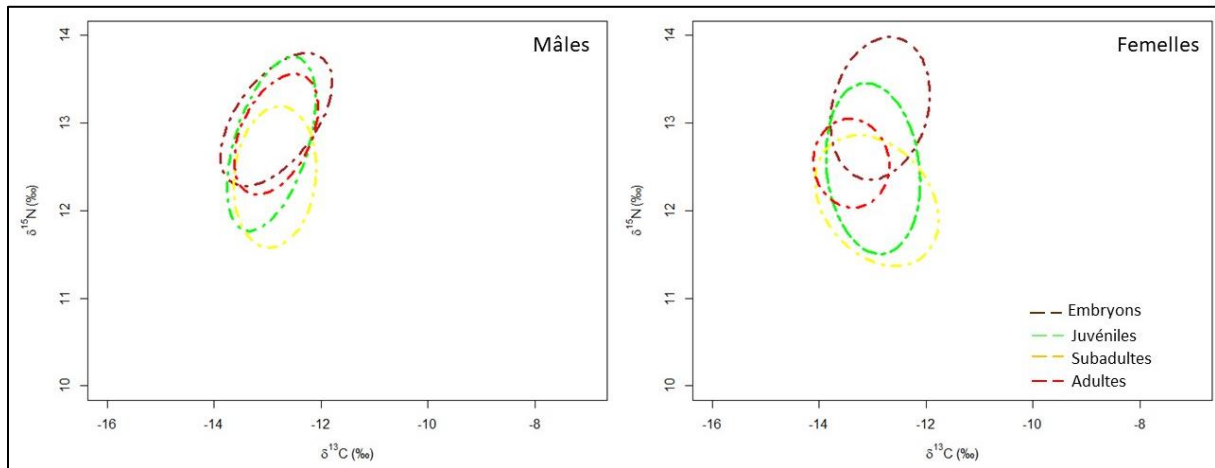


Figure 64 : Comparaison des niches isotopiques du $\delta^{15}\text{N}$ en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ entre les stades de vie chez le requin tigre, pour chaque sexe.

Tableau 15 : Valeurs des métriques de Layman pour les différents stades de vie et les deux sexes. TA = aire totale des niches pour l'ensemble des individus, SEA = aire des ellipses standards à 70%, SEAc = aire des ellipses standards à 70% corrigées selon l'effectif. F = femelle et M = mâle. Pour chaque groupe, le nombre de signatures isotopiques incluses dans l'analyse est indiqué (n).

Sexe (n)	Embryons		Juvéniles		Subadultes		Adultes	
	F (26)	M (29)	F (101)	M (117)	F (58)	M (67)	F (24)	M (24)
TA	9,01	6,78	13,83	11,01	13,74	9,71	3,04	5,14
SEA	2,32	2,06	2,67	2,24	2,58	1,94	1,13	1,52
SEAc	2,42	2,14	2,29	2,26	2,63	1,97	1,18	1,59

Tableau 16 : Chevauchement des niches (SEAc) entre chaque groupe (stade de vie et sexe) en $\%o^2$. Emb : Embryon, Juv : Juvénile, Sub : Subadulte, Ad : Adulte, F : Femelle, M : Mâle.

	Emb F	Emb M	Juv F	Juv M	Sub F	Sub M	Ad F
Emb M	1,89						
Juv F	1,33	1,40					
Juv M	1,60	1,65	1,81				
Sub F	0,53	0,64	1,85	1,17			
Sub M	0,88	0,89	1,94	1,44	1,54		
Ad F	0,61	0,76	1,02	0,88	0,93	0,74	
Ad M	1,42	1,43	1,26	1,56	0,67	1,04	0,67

IV. B- 3. a) Variabilité des environnements fréquentés

IV. B- 3. b) 1. Isotopes de l'oxygène

Les 285 valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ enregistrées le long des vertèbres des requins tigres pêchés autour de l'île oscillaient entre 15,26 et 23,5 ‰. Bien qu'obtenues à partir de seulement 11 individus, essentiellement adultes (Fig. 65, Tab.17), elles apportent des informations intéressantes sur la variabilité de l'écologie migratoire pour cette espèce. En effet, alors que ni les tailles des individus analysés, ni la distance moyenne sur la vertèbre ne différaient significativement suivant le sexe (Mann Whitney Wilcoxon, $p = 0,89$), les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des vertèbres étaient significativement plus faibles (de 0,56 ‰ en moyenne) chez les femelles que chez les mâles (Mann Whitney Wilcoxon, $p = 0,009$) capturés à La Réunion, traduisant de possibles différences dans leurs masses d'eau de vie respectives. Notamment, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ inférieures à 18 ‰ n'ont été mesurées que chez les femelles de l'espèce (Fig. 65).

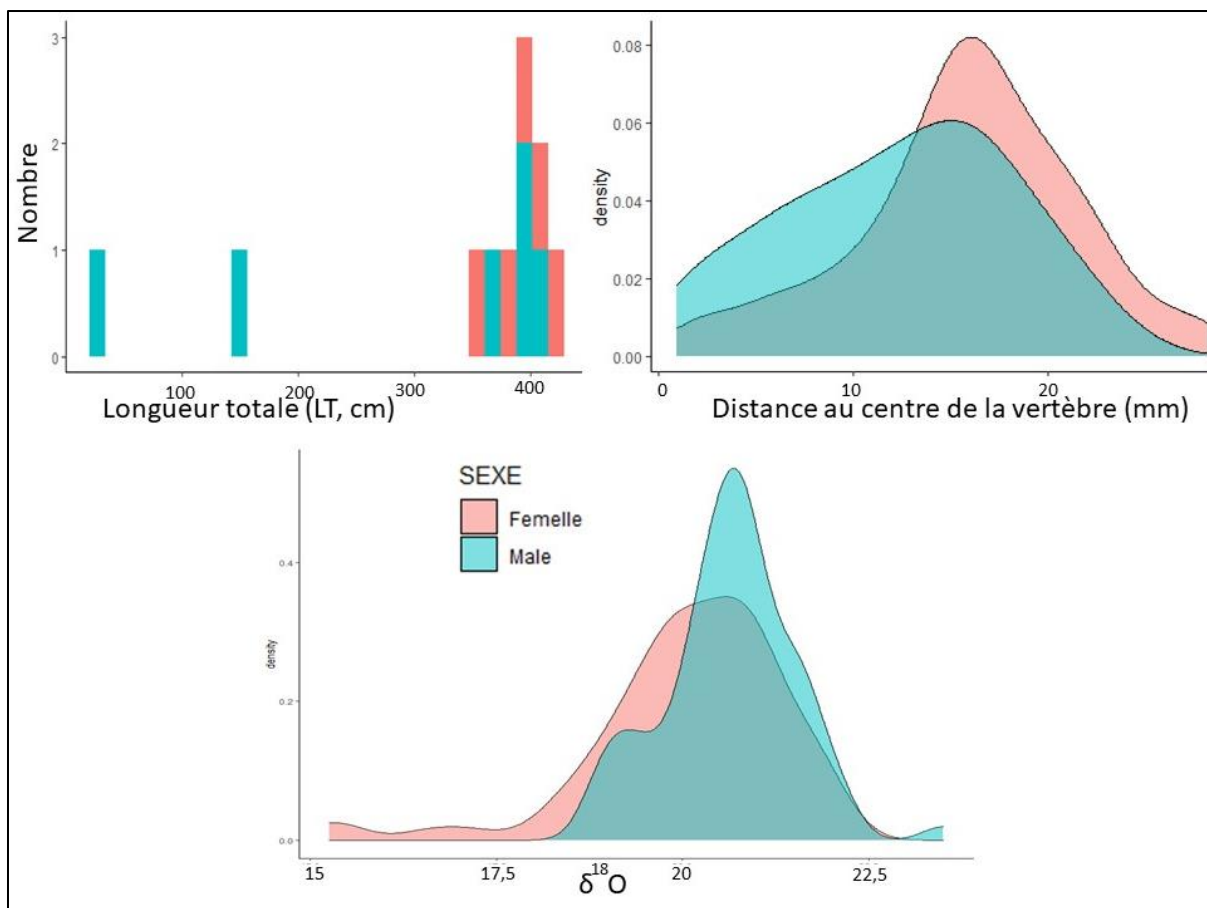


Figure 65 : Distributions, par sexe, des longueurs totales (en cm) des différents individus analysés, de la distance au centre de la vertèbre (en mm) des échantillons analysés et les valeurs isotopiques de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$, en ‰).

Tableau 17 : Résumé du nombre d'individus et leurs longueurs, du nombre d'échantillons et leurs distances à la vertèbre et valeurs des isotopes analysés, pour les mâles et les femelles.

	Mâles	Femelles
Nombre d'individus	6	5
Longueur des individus Moyenne \pm sd (cm) [min : max]	291,90 \pm 160,39 [34,00 : 415,00]	394,6 \pm 26,28 [357,00 : 429,00]
Nombre d'échantillons	76	80
Distance au centre de la vertèbre des échantillons Moyenne \pm sd (mm) [min : max]	12,42 \pm 6,31 [1,00 : 24,24]	15,87 \pm 5,87 [2,10 : 28,24]
$\delta^{18}\text{O}$ (‰) Moyenne \pm sd [min : max]	20,64 \pm 1,14 [18,80 : 23,50]	20,08 \pm 1,30 [15,26 : 22,00]

L'évolution du $\delta^{18}\text{O}$ des vertèbres selon le stade de vie n'était significative que lorsque les sexes étaient séparés (Fig. 66), avec un effet significatif de l'interaction entre le sexe et le stade (ANOVA, $p = 0,007$) indiquant une évolution ontogénique différente

entre mâles et femelles. En effet, même si les différences de $\delta^{18}\text{O}$ entre sexes n'étaient significatives qu'au stade juvénile, les valeurs mesurées dans les vertèbres des mâles étaient plus élevées (de 1,1 à 0,2 ‰ en moyenne) que celles des femelles pour les stades juvénile et subadulte, cette tendance s'inversant au stade adulte. Chez les femelles, il n'y avait pas de différence significative de $\delta^{18}\text{O}$ entre les stades alors que chez les mâles, les valeurs décroissaient progressivement de la naissance au stade adulte, avec des signatures au stade juvénile significativement supérieures ($p = 0,03$) à celles enregistrées au stade adulte

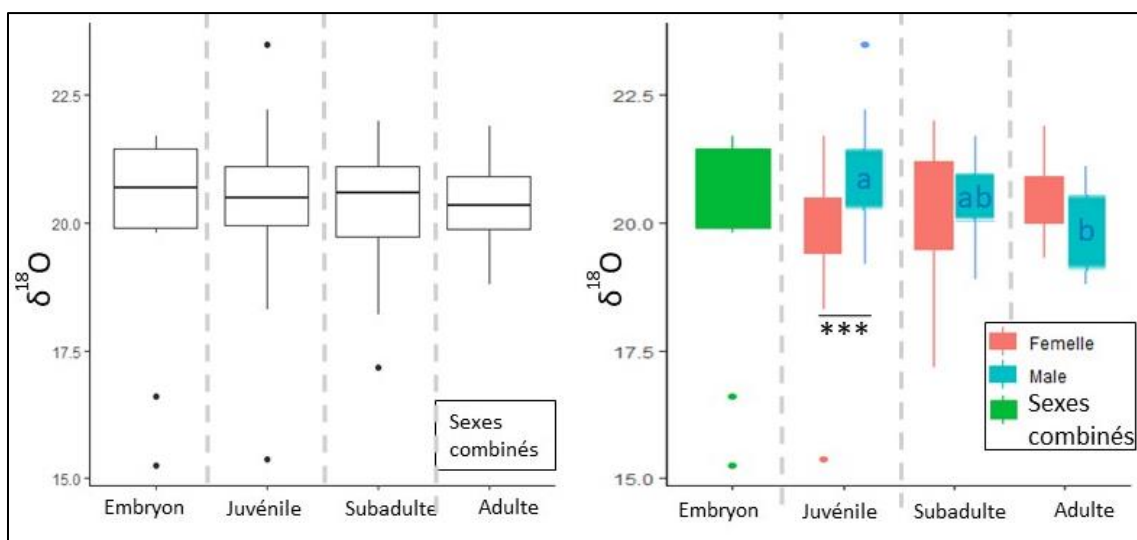


Figure 66 : Boxplots (médiane et 1^{er} et 3^e quartiles) des valeurs isotopiques du $\delta^{18}\text{O}$ en fonction des stades de vie. Les individus identifiés comme particuliers précédemment ne sont pas inclus dans cette analyse. Les sexes sont combinés en haut et séparés en bas. Pour le $\delta^{18}\text{O}$, les embryons n'ont pas été séparés selon les sexes car le nombre d'échantillons était trop faible pour ce stade. Pour chaque graphique, les lettres aux niveaux des boxplots indiquent les groupes statistiquement différents entre eux. Les étoiles noires indiquent qu'une différence significative existe entre les sexes au sein d'un groupe particulier (***) ($p < 0,0001$).

L'analyse des profils individuels en $\delta^{18}\text{O}$ le long de la vertèbre a révélé des valeurs supérieures à 19‰ pour la majorité des individus, et ce, quel que soit le stade de vie. Seules 2 femelles capturées à l'âge adulte présentaient des signatures en $\delta^{18}\text{O}$ particulières (considérablement plus faibles) à un moment de la vie : aux alentours de 5 et de 12 mm le long de la vertèbre (soit aux stades juvénile et subadulte) pour TF395 et pendant la période embryonnaire pour TF387 (Fig. 37). Dans les deux cas, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ enregistrées dans les vertèbres justes avant la capture autour de l'île étaient cohérentes avec celles des autres individus analysés.

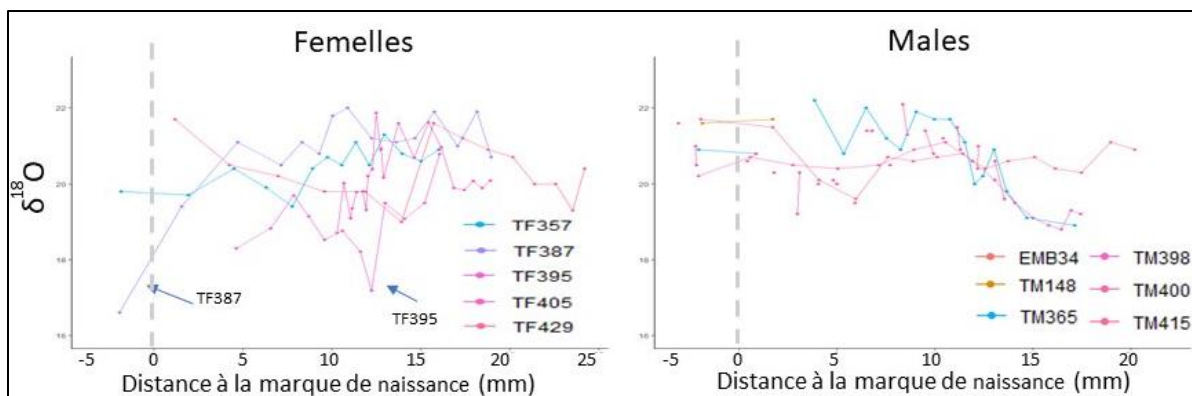


Figure 67 : Profils individuels des signatures isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ (en haut) et du $\delta^{15}\text{N}$ (en bas) en fonction de la distance le long de la vertèbre (mm) pour les deux sexes analysés dans cette étude. La valeur zéro sur l'axe des abscisses et la ligne verticale pointillée correspond à la position de la marque de naissance sur les vertèbres.

IV. B- 3. b) 2. Eléments traces

Sur les 14 éléments mesurés au LA-ICPMS, 12 (Li^7 , Mg^{25} , V^{51} , Cr^{52} , Mn^{55} , Co^{59} , Cu^{65} , Zn^{66} , Rb^{85} , Sr^{86} , Ba^{138} et Pb^{208}) présentaient des valeurs supérieures aux limites de détection de la machine dans les vertèbres des 27 requins tigres (LT = 138 - 429 cm) des deux sexes utilisés pour cette partie de l'étude (Tableau 18 et Fig. 68). Différentes signatures multi-élémentaires reflétant leur histoire environnementale ont ainsi pu être obtenues, fournissant des informations précieuses sur la variabilité des habitats fréquentés par l'espèce au cours de sa vie.

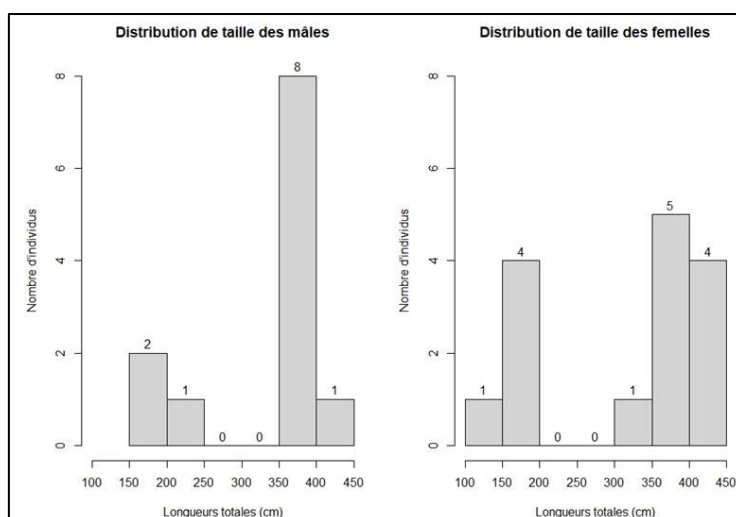


Figure 68 : Tailles des requins tigre des deux sexes pour lesquels la composition en éléments traces des vertèbres a été analysée. Pour chaque classe de taille, l'effectif analysé est indiqué.

Tableau 18 : Nombre, taille (Longueur totale en cm) et sites de capture des requins tigres mâles et femelles retenus pour l'étude de l'écologie migratoire, et nombre de signatures multi-élémentaires non chevauchantes correspondantes analysées le long des vertèbres. *sd* : écart-type

	Mâles		Femelles	
	Juveniles	Adultes	Juveniles	Adultes
Nombre d'individus	3	9	5	10
Longueur totale (cm) moyenne \pm sd [min : max]	183,33 \pm 24,01 [157,00 : 204,00]	373,67 \pm 21,04 [130,00 : 415,00]	167,6 \pm 23,72 [138,00 : 193,00]	391,00 \pm 27,25 [325,00 : 429,00]
Nombre d'échantillons	265	1888	433	2245
Site(s) de capture	Saint-Paul	Saint-Pierre, Saint-Leu, Saint-Gilles, Saint-Paul	Saint-Pierre, Saint-Gilles	Saint-Pierre, Etang-Salé, Saint-Leu, Saint-Gilles, Saint-Paul

Signatures multi-élémentaires des zones de capture autour de la réunion

L'analyse en composantes principales (ACP) sur les signatures multi-élémentaires en Li⁷, Mg²⁵, Mn⁵⁵, Co⁵⁹, Cu⁶⁵, Zn⁶⁶, Rb⁸⁵, Sr⁸⁶, Ba¹³⁸ et Pb²⁰⁸ (après avoir vérifié que les autres éléments n'expliquaient pas ou très peu la variabilité des données) du bord des 27 vertèbres analysées (associées à la fin de vie des requins tigres, juste avant leur capture) n'a permis qu'une discrimination partielle des lieux de capture de l'espèce autour de l'île. En effet, le premier plan de l'ACP (expliquant 45,2% de la variabilité des données) montre avant tout une séparation des signatures selon la taille des individus (Fig. 69). Ainsi, la dimension 1 de l'ACP oppose les signatures des plus petits requins tigres analysés (à droite) à celles des plus grands (à gauche), les signatures des requins de tailles intermédiaires se situant principalement au centre. La classification hiérarchique sur les données de l'ACP suggère l'existence deux clusters (Fig. 70) : l'un regroupant principalement des signatures des adultes, à l'exception de celles de 2 juvéniles (TF190 et TF193), et l'autre composé uniquement de signatures de juvéniles. L'analyse des variables explicatives de l'ACP indique que la différenciation entre les deux clusters sur la dimension 1 est principalement due à des différences de signatures en Li⁷, Cu⁶⁵, Mg²⁵ et Rb⁸⁵ (plus élevées pour les juvéniles), et en Ba¹³⁸, Zn⁶⁶ et Co⁵⁹ (plus élevées pour les adultes). Par contre, la dimension 2 de l'ACP, bien que n'expliquant que 15% de la variance totale des signatures, permet de discriminer en

partie les signatures du bord des vertèbres des juvéniles, notamment à travers l'opposition des teneurs en Li^7 et Cu^{65} et celles en Rb^{85} .

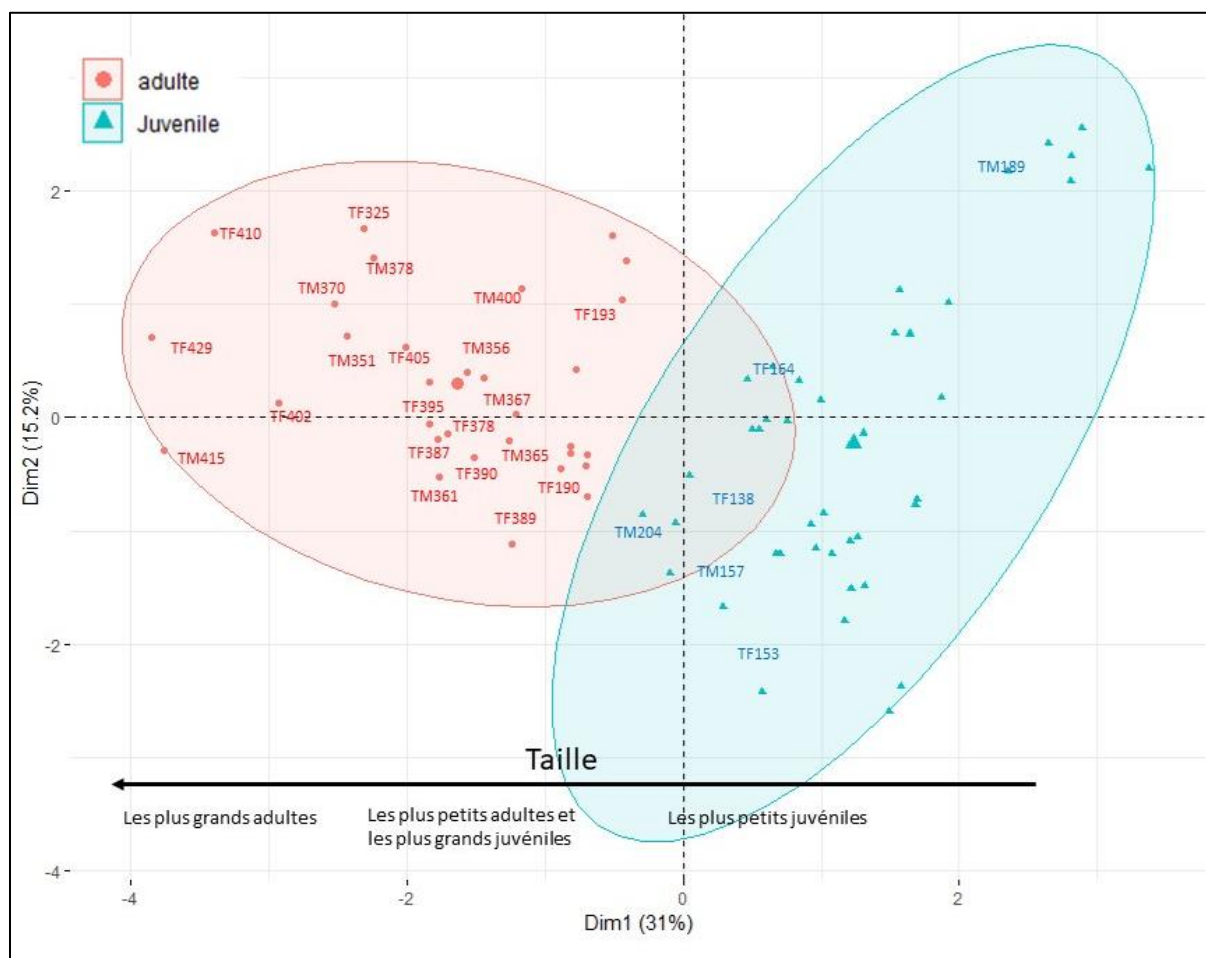


Figure 69 : ACP des valeurs en éléments chimiques présents dans la fin de la vertèbre, soit associés à leur fin de vie et à la période de capture. Deux niches sont représentées : celle des juvéniles et celle des adultes.

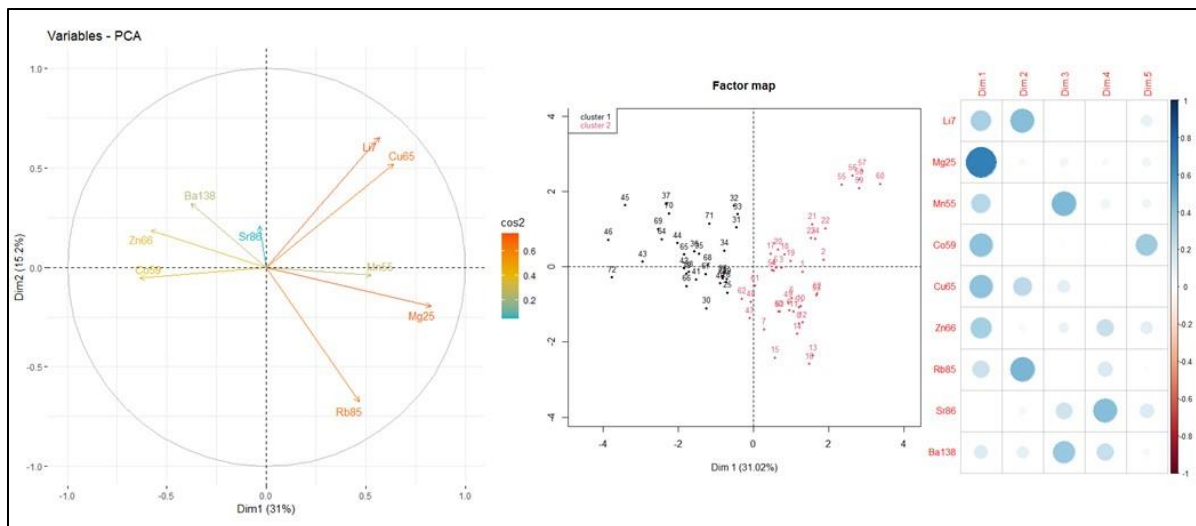


Figure 70 : Analyses complémentaires à l'ACP des valeurs en éléments traces présents dans fin des vertèbres. L'effet des variables sur l'ACP est présenté à gauche, la classification hiérarchique sur les données est au centre et à droite est présenté la participation des différents éléments à la variabilité des différentes dimensions.

Une ACP complémentaire, réalisée uniquement sur les signatures multi-élémentaires des juvéniles (Fig. 71) montre une séparation sur la dimension 2 des individus capturés à Saint-Pierre, caractérisés par des fortes teneurs en Mn^{55} , Ba^{138} , Co^{59} et Rb^{85} , des individus capturés à Saint-Paul, caractérisés de plus fortes teneurs en Mg^{25} , Zn^{66} , Li^7 et Cu^{65} . Les individus capturés à Saint-Gilles présentent des valeurs proches de celles de Saint-Paul. La classification hiérarchique sur la sortie de cette ACP identifie d'ailleurs deux clusters, l'un rassemblant les individus de Saint-Pierre et l'autre ceux de Saint-Gilles et de Saint-Paul. Il semble donc que les signatures juvéniles enregistrées dans les vertèbres de requin tigre à proximité de Saint-Pierre soient particulières, différentes de celles des deux autres zones de capture des juvéniles de l'espèce autour de l'île.

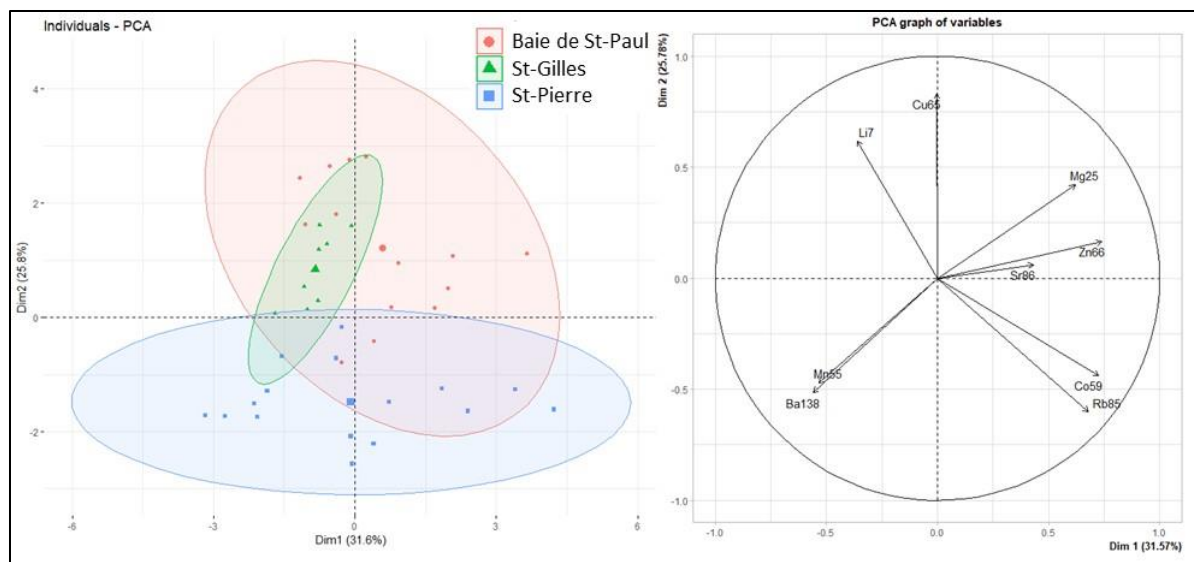


Figure 71 : ACP des valeurs en éléments traces présents dans la fin des vertèbres pour les juvéniles identifiés par le cluster de la figure 69

Signatures multi-élémentaires et habitats de vie passés des individus

L'examen des profils individuels obtenus pour chacun des 12 éléments retenus a permis de mettre en évidence l'existence de 9 individus (TF138, TF153, TF325, TF410, TF429, TM157, TM189, TM204 et TM415) ayant des compositions de vertèbre très particulières, pour au moins un élément chimique, notamment en Mg^{25} , Mn^{55} , Co^{59} , Cu^{65} , Rb^{85} et/ou Ba^{138} (Fig. 72). Parmi eux, on compte 5 femelles et 4 mâles, dont 5 individus capturés autour de l'île au stade juvénile. Au sein des adultes, la femelle TF325 présentait des valeurs extrêmement faibles en Mg^{25} et Zn^{66} , et fortes en Co^{59} , et ce, tout au long de sa vie et même juste avant sa capture. De même, les femelles TF410 et TF429 présentait de fortes valeurs en Co^{59} tout au long de la vie, même à la période de capture et de faibles valeurs en Mg^{25} pendant la vie mais qui sont revenue dans les gammes des autres individus à la fin de la vertèbre. Pour ce qui est des juvéniles, 5 individus (TF138, TF153, TM157, TM189 et TM204, capturés respectivement à 138, 153, 157, 189 et 204 cm) présentaient des valeurs en Rb^{85} particulièrement élevées, y compris juste avant leur capture. Ces juvéniles affichaient également des différences marquées pour d'autres éléments (e.g. valeurs fortes en Mg^{25} et Cu^{65} pour TM157, TM189 et TM204), mais les éléments qui différaient n'étaient pas les mêmes d'un individu à l'autre.

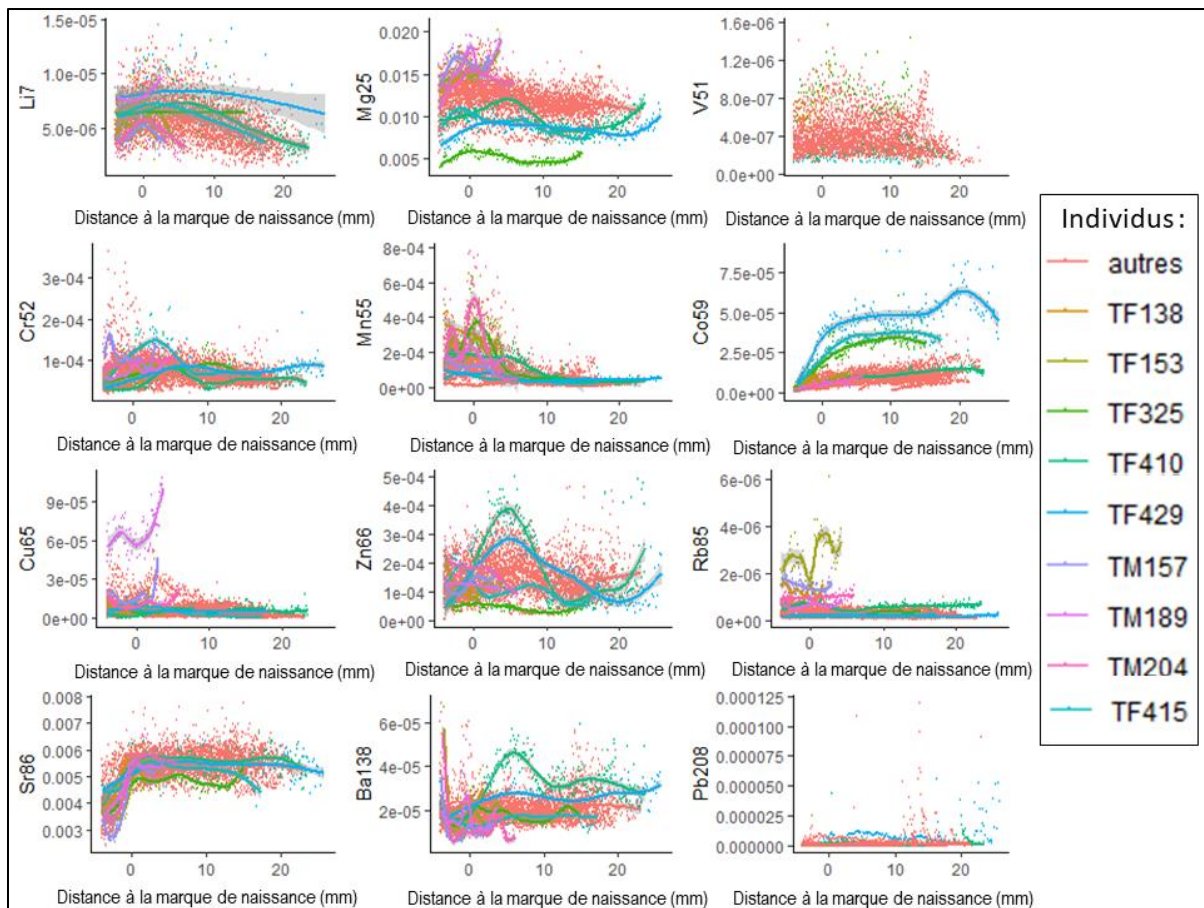


Figure 72 : Profils individuels le long des vertèbres des teneurs en 12 éléments chimiques pour les 27 requins tigres analysés. Dans chaque cas, les individus présentant des valeurs particulières pour un ou plusieurs éléments traces sont représentés par une couleur particulière. Les autres individus, qui ont des valeurs plus semblables entre eux, sont représentés en rouge.

Une fois les individus particuliers retirés, les analyses de chaque élément selon les stades de vie et les sexes ont indiqué qu'il y avait une évolution ontogénique des concentrations élémentaire dans la vertèbre pour tous les éléments (Fig. 73 et Tab. 19). Cependant, l'ensemble des éléments n'évoluaient pas de la même manière selon les stades de vies. Leur comportement général est visible sur les graphiques de la figure 73 et résumé dans le tableau 19. Les changements les plus marqués ont notamment été observé pour les Li^7 , le Co^{59} car tous les stades de vie ont été différents entre eux (Fig. 73). Pour d'autres éléments, certains stades de vies ont été regroupés et différents d'autres groupes de stade de vie. C'est par exemple le cas du Sr^{86} dont les valeurs embryonnaires ont été inférieurs à toutes celles du reste de la vie, ou le Pb^{208} dont les embryons et les juvéniles ne sont pas différents entre eux, mais différent des subadultes (Fig. 73). Cependant, l'analyse des profils élémentaires ont indiqué que le Pb^{208} est caractérisé par des valeurs faibles tout au long de la vie des individus

et des pics très forts de manière épisodique, dont l'occurrence augmente à partir de la période subadulte (Fig. 74).

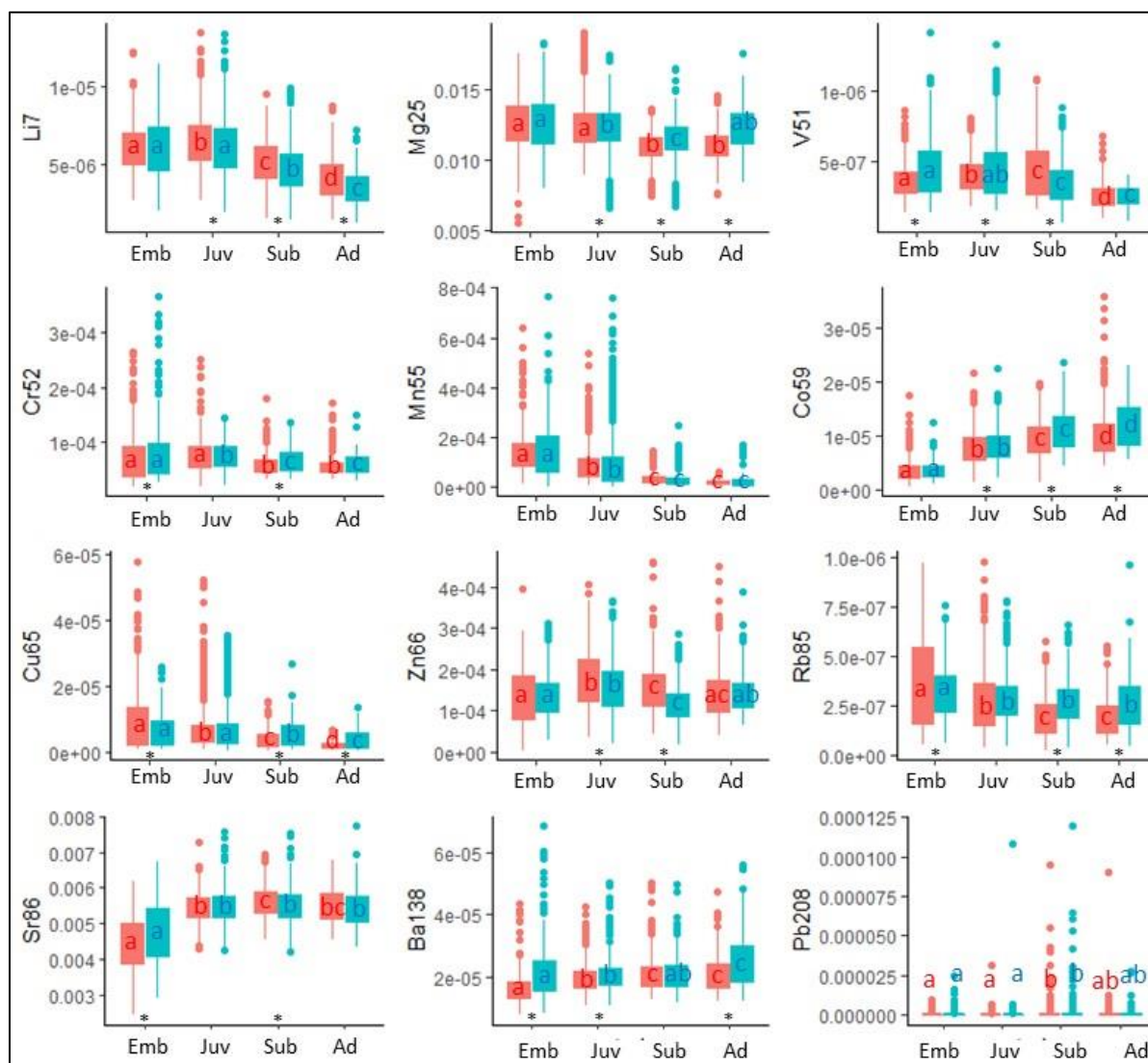


Figure 73 : Boxplots (médiane et 1^{er} et 3^e quartiles) des valeurs des différents éléments traces en fonction des stades de vie et des sexes (les femelles sont en rouge et les mâles sont en bleu). Pour chaque graphique, les lettres aux niveaux des boxplots indiquent les groupes statistiquement différents entre eux. Les étoiles noires indiquent qu'une différence significative existe entre les sexes au sein d'un groupe. Emb : embryons, Juv : juvéniles, Sub : subadultes et Ad : adultes.

Des différences significatives dans les valeurs de concentration élémentaires entre les sexes ont été observées pour 8 éléments (Li⁷, V⁵¹, Cr⁵², Co⁵⁹, Zn⁶⁶, Rb⁸⁵, Sr⁸⁶ et Ba¹³⁸). Les femelles avaient, en moyenne, des valeurs significativement plus élevées que les mâles pour Li⁷, V⁵¹, Co⁵⁹, Zn⁶⁶, Rb⁸⁵, et c'est l'inverse pour Cr⁵², Sr⁸⁶, Ba¹³⁸ (Fig. 73, Tab. 19). Parmi les quatre éléments qui ne présentait pas de variation entre les sexes, deux d'entre eux (Mg²⁵ et Cu⁶⁵) présentaient des différences significatives lorsqu'on considérait l'interaction entre le stade et le sexe (Fig. 73 et Tab. 19). En effet, bien qu'il

n'y eût pas de différences entre les mâles et les femelles pour l'ensemble des données, les mâles avaient des valeurs significativement supérieures aux femelles pour les embryons, les juvéniles et les adultes pour le Mg²⁵ (Fig. 73). Concernant le Cu⁶⁵, les femelles sont supérieures aux mâles pour les embryons, mais l'inverse a été observé pour les subadulte et les adultes (Fig. 73). Tous les éléments qui affichaient des différences significatives entre sexes pour tous les individus, affichaient aussi des différences significatives pour l'interaction du sexe et du stade (Tab. 19). Le Mn⁵⁵ et le Pb²⁰⁸ étaient les seuls éléments à ne pas avoir présenté de différence entre les sexes, ni pour l'ensemble des données, ni pour les stades de vie isolés (Tab. 19).

Tableau 19 : Synthèse des différences significatives (d'après les Anova à deux facteurs) entre les stades de vies, les sexes et l'interaction de ces deux facteurs pour chaque élément, après avoir exclus les individus particuliers. Oui : les différences sont significatives entre au moins un des groupes. Non : aucun groupe ne diffère significativement des autres.

	Différence significative entre stade	Différence significative entre sexe	Différence significative stade x sexe	Comportement générale de l'élément au cours de la vie
Li⁷	Oui p < 0,0001	Oui p = 0,0004	Oui p = 0,0012	Diminution générale
Mg²⁵	Oui p < 0,0001	Non p = 0,46	Oui p < 0,0001	Diminution puis ré-augmentation
V⁵¹	Oui p < 0001	Oui p = 0,0002	Oui p < 0,0001	Légère diminution
Cr⁵²	Oui p < 0,0001	Oui p < 0,0001	Oui p < 0,0001	Légère diminution
Mn⁵⁵	Oui p < 0,0001	Non p = 0,18	Non p = 0,65	Diminution en début de vie puis plateau
Co⁵⁹	Oui p < 0,0001	Oui p < 0,0001	Oui p < 0,0001	Augmentation générale
Cu⁶⁵	Oui p < 0,0001	Non p = 0,59	Oui p < 0,0001	Légère diminution
Zn⁶⁶	Oui p < 0,0001	Oui p < 0,0001	Oui p < 0,0001	Augmentation au début de vie, puis diminution, puis ré-augmentation
Rb⁸⁵	Oui p < 0,0001	Oui p = 0,0003	Oui p < 0,0001	Diminution générale
Sr⁸⁶	Oui p < 0,0001	Oui p = 0,01	Oui p < 0,0001	Augmentation pendant la période embryonnaire puis plateau
Ba¹³⁸	Oui p < 0,0001	Oui p < 0,0001	Oui p < 0,0001	Légère augmentation
Pb²⁰⁸	Oui p < 0,0001	Non 0,56	Non 0,78	Augmentation

Ainsi, des évolutions ontogéniques et des différences entre les sexes existent. Cependant, l'analyse en profil le long de la vertèbre (Fig. 74), et non par stade de vie

(Fig. 73), a indiqué que les patrons décrivant précédemment d'évolution entre les stades et les sexes, sont tout de même influencés par des différences individuelles, et ce, même après avoir retirés les « individus particuliers » identifiés précédemment (Fig. 72). En effet, bien que ces valeurs étaient moins éloignées des moyennes que celles des individus particuliers (Fig. 72), des différences existent, notamment pour le Mg^{25} , le Mn^{55} , le Cu^{65} , etc... (Fig. 74). Cela souligne l'importance des comportements individuels dans les signatures élémentaires du requin tigre.

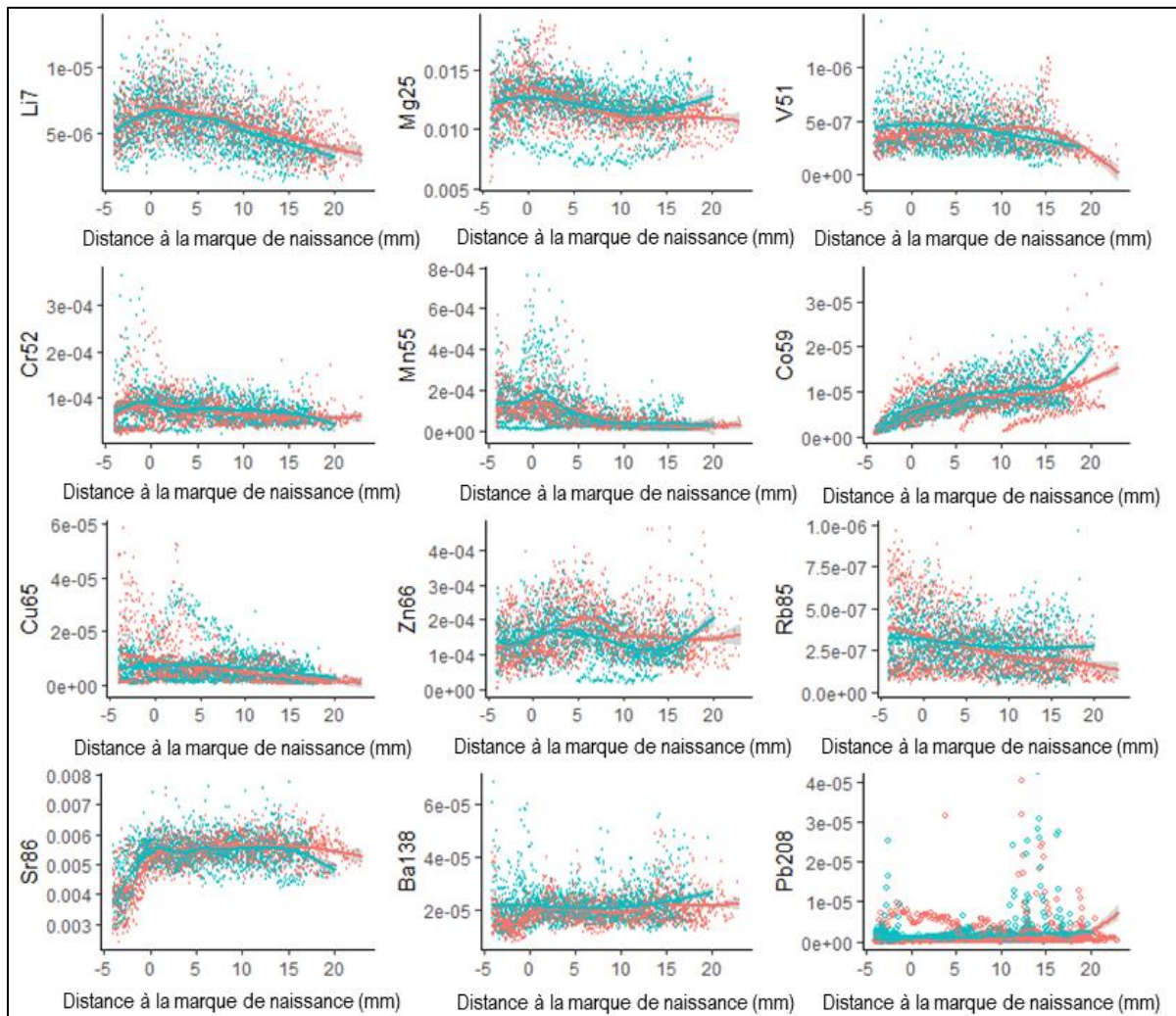


Figure 74 : Profils élémentaires des sexes pour l'ensemble des 16 requins tigre restants (sans les particuliers identifiés précédemment). Les femelles sont en rouge et les mâles sont en bleu.

L'ACP et la classification hiérarchique sur les signatures chimiques en Li^7 , Mg^{25} , Mn^{55} , Co^{59} , Cu^{65} , Zn^{66} , Rb^{85} , Sr^{86} , Ba^{138} et Pb^{208} mesurées dans la partie juvénile des vertèbres de tous les requins tigres capturés à proximité de l'île (juvéniles et adultes) montre une forte variabilité des habitats de vie fréquentés, même au stade juvénile

(Fig. 75). En effet, la classification hiérarchique indique 7 clusters différents de signatures multi-élémentaires, formés chacun de signatures issues de différents individus. Les signatures se chevauchent largement et sont pour la plupart rassemblées au centre du premier plan de l'ACP (qui n'explique que 39,9 % de la variabilité totale des données). Si la majorité des signatures des vertèbres individuels juvéniles capturés à Saint-Gilles et Saint-Paul sont proches sur ces deux dimensions, la classification hiérarchique ne les regroupe pas parfaitement, plusieurs signatures des individus de ce groupe étant classées dans d'autres clusters (Fig. 75). Les seuls clusters représentatifs d'un groupe cohérent de signatures sont ceux d'un individu clairement séparé des autres (le TF410, cluster 7) et les individus juvéniles ayant été capturés à Saint-Pierre (essentiellement dans le cluster 1). Cependant, même au sein de ce dernier groupe, un individu se retrouve dans les clusters 3 et 4. Cette analyse indique que la variabilité des données élémentaires n'est pas forcément expliquée par l'utilisation à cette période de lieux précis et différenciables.

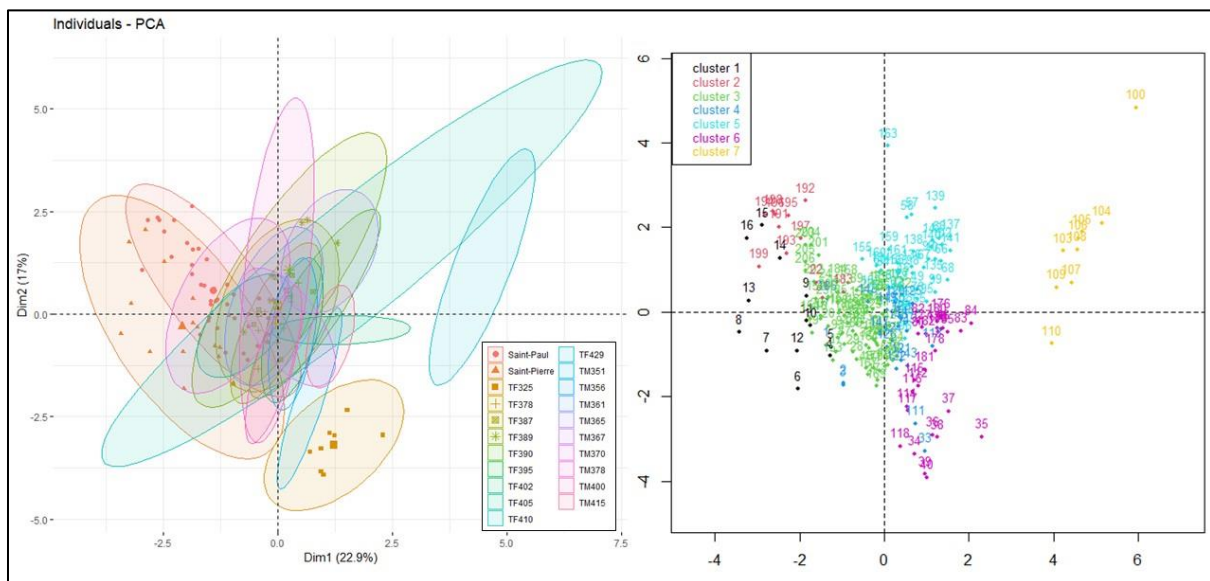


Figure 75 : ACP des éléments traces sur la période juvénile pour tous les individus et la classification hiérarchique associée. Les individus capturés juvéniles, dont on connaît le lieu de captures ont été rassemblés selon ce dernier facteur, les autres individus sont représentés individuellement.

Les individus dont la signature élémentaire peut être associée à une zone sont les individus capturés juvéniles. Ils ont été regroupés dans l'ACP dans les groupes Saint-Pierre et Saint-Paul. Les individus capturés à Saint-Gilles ont ici été regroupés dans Saint-Paul, étant donné leurs proximités géographiques et les résultats de la figure 69. Ces individus ont principalement été inclus dans les clusters 1, 2 et 3. Ces clusters,

notamment le 3, ont cependant regroupés d'autres individus, qui ont été capturés à des âges plus avancés. Beaucoup d'autres individus ont été classés dans des clusters qui sont sensiblement différents (Fig. 75). Ces autres individus ont présenté des signatures élémentaires différentes de celles des individus qui ont été capturés juvéniles dans les eaux côtières de La Réunion. Cela est soutenu par la répartition de certains individus dans les parties positives des deux premières dimensions, qui semble être influencée par des éléments tels que le Li et le Sr, des éléments associés aux signatures océaniques. Le recouvrement de l'ensemble, ou presque, des individus et la largeur de certaines ellipses individuelles laissent suggérer que des mouvements sont effectués entre ces différentes masses d'eau côtières et océaniques. Par exemple, l'individu TF429, qui présente une ellipse très élargie, avec des valeurs de signature élémentaire variables selon les points, a probablement effectué des mouvements entre différentes masses d'eau. D'autres individus, par contre, comme le TF325 ou le TF410, semblent utiliser de manière plus homogène des zones différentes des autres

Evolution du rapport $\text{Sr}^{86}:\text{Ba}^{138}$ et de teneurs en Pb^{208} au cours de la vie

Le calcul du ratio Sr:Ba sur les 27 individus analysés a permis d'obtenir des informations sur la variabilité des masses d'eaux fréquentées par l'espèce au cours de son cycle de vie.

Le ratio $\text{Sr}^{86}:\text{Ba}^{138}$ au cours de la vie était en moyenne de ~ 275 pour les 27 requins tigre analysés. Cependant l'étude des profils individuels a mis en évidence que tous les individus n'avaient pas les mêmes gammes de Sr :Ba tout au long de leur vie (Fig. 76). En effet, seuls 48% des individus avaient des profils oscillant autour de la moyenne. Parmi les 52% restants, 33% des individus (p.ex: la femelle TF395) présentaient des valeurs systématiquement en dessous de cette valeur, alors que 19% d'entre eux (p.ex: la femelle TF429) avaient, à l'inverse, des valeurs systématiquement au-dessus (Fig. 76). Ces différences indiquent que tous ces individus n'ont pas fréquenté les mêmes masses d'eau au cours de leur vie. Chez certains individus, les profils suggèrent que des excursions dans des masses d'eau différentes peuvent avoir lieu, représentée par des pics ou des chutes du ratio Sr :Ba en dessous ou au-dessus

de la valeur moyenne. C'est notamment le cas pour la femelle TF429, dont le profil affiche des chutes en début de vie (aux alentours de 0 mm sur l'axe des abscisses) et en fin de vie. Certaines de ces chutes, sont associées à des pics des teneurs en Pb (Fig. 77).

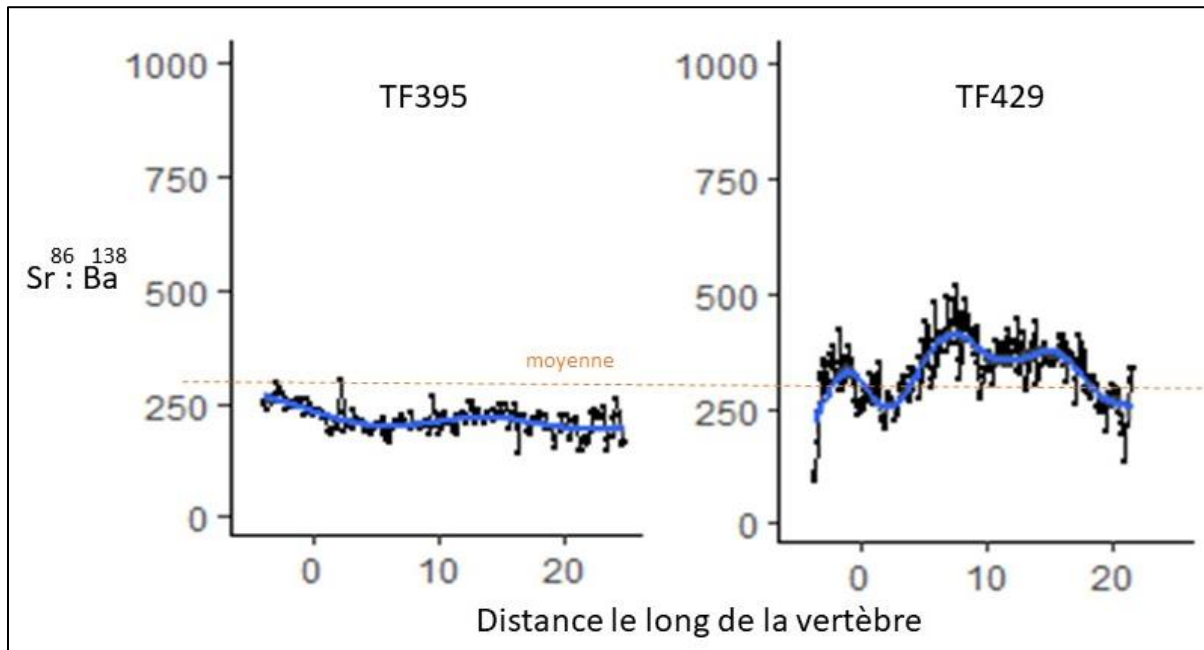


Figure 76 : Exemple de deux profils différents du rapport $Sr^{86}:Ba^{138}$ le long de la vertèbre. En pointillé orange est représenté la moyenne du rapport $Sr^{86}:Ba^{138}$.

Cependant, peu de chutes du rapport Sr:Ba ont été associées à des pics de Pb chez le requin tigre (Fig. 77). En effet sur l'ensemble des individus, uniquement 4 individus (une femelle et trois mâles) présentaient des correspondances entre ces deux variables, pour un total de 9 correspondances.

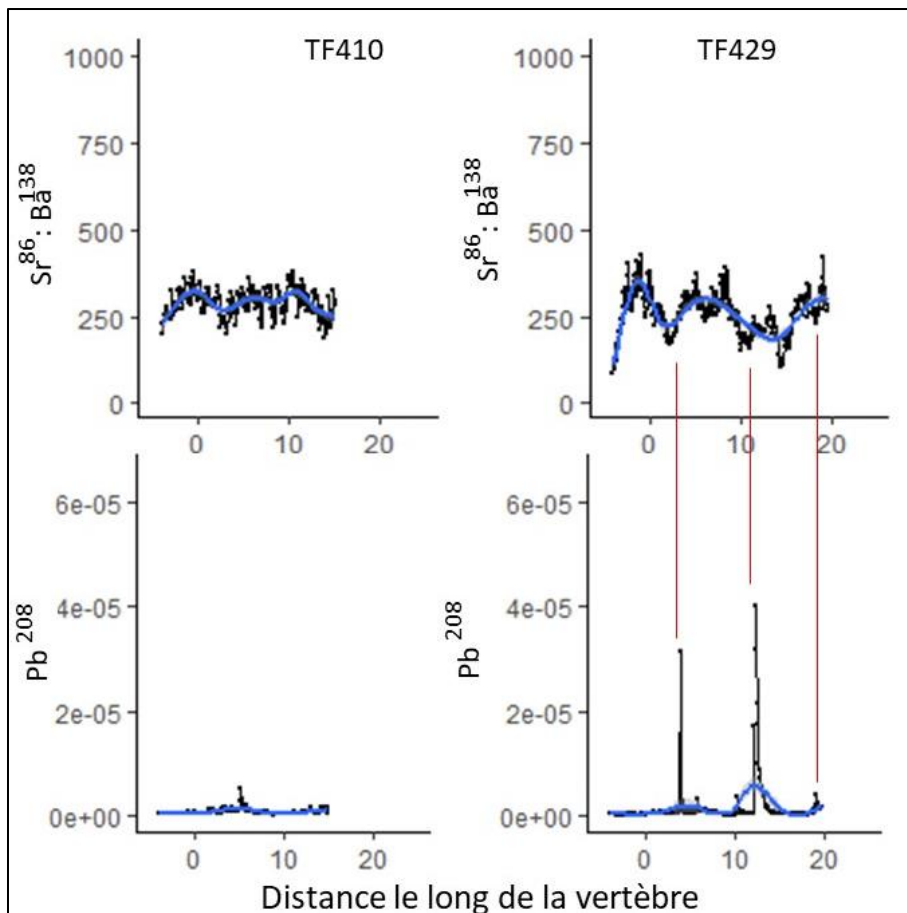


Figure 77 : Exemple de la relation entre les pics du rapport Sr:Ba et les chutes des teneurs en Pb le long de la vertèbre, pour deux requins tigres types, une femelle n'ayant aucun pic coïncidant et l'autre avec trois pics de Sr:Ba coïncidant avec des chutes des concentrations en Pb.

IV. B- 4. Discussion

IV. B- 4. a) Ecologie trophique

Le requin tigre est connu pour être une espèce top-prédatrice et migratrice, utilisant à la fois l'habitat côtier et pélagique (Holmes et al., 2014). Son alimentation a été étudiée dans plusieurs parties du globe (Dicken et al., 2017 ; Heithaus et al., 2001 ; Trystram et al., 2017), ce qui a démontré, comme chez beaucoup d'autres prédateurs, que le niveau trophique augmente avec la taille chez cette espèce (Lowe et al., 1996). C'est également ce que suggère nos résultats pour le stock d'individus pêchés à La Réunion, avec des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ augmentant au cours de la vie des individus pour atteindre un maximum au stade adulte (Fig. 62 et 64). Chez le requin tigre, l'augmentation de la longueur totale des individus est corrélée à celles de la taille de leur mâchoire et de leurs dents (Türtscher et al., 2022) et à un accroissement progressif de la capacité de

chasse sur des proies plus grandes. Ainsi plus les individus sont grands, plus ils sont capables de s'alimenter sur de grandes proies, généralement elles aussi de niveau trophique plus élevé. A Hawaï, il a ainsi été montré que le requin tigre ne commence à s'alimenter sur des proies de tailles semblables à la taille humaine que lorsqu'il atteint une longueur totale d'environ 230 cm (Lowe et al., 1996). A La Réunion, l'étude des contenus stomacaux de l'espèce a montré que le requin tigre pouvait s'alimenter sur différentes proies de grandes taille (tortues marines, raies, requins) mais qu'il consomme aussi des restes de poissons pélagiques, notamment de thons ou de poissons à rostre (Trystram et al., 2017, Rapport Ecoreco-run, 2021). Ces déchets de poissons de haut niveau trophique, car eux-mêmes prédateurs, constituent une part importante du régime alimentaire local de l'espèce (20%), et participent probablement à l'augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ observé ici dans la vertèbre au cours de la vie des requins. Cependant, même si le $\delta^{15}\text{N}$ est couramment utilisé comme proxy de l'évolution du niveau trophique chez les prédateurs (Schmidt et al., 2004), le niveau trophique des requins tigres n'a pas été spécifiquement déterminé ici, en raison du manque d'informations concernant les signatures isotopiques des organismes à la base des différentes chaînes trophiques locales. De ce fait, la variabilité des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ observée ici, notamment aux stades juvénile et sub-adulte, s'explique également peut-être aussi par une variabilité des habitats et des chaînes d'alimentation. Ceci est d'autant plus probable que le comportement alimentaire opportuniste des requins tigres a également régulièrement été décrit dans la littérature (Dicken et al., 2017 ; Trystram et al., 2017).

Comme observé chez différentes espèces de requin dont le grand requin blanc (Estrada et al., 2006), les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ obtenues ici dans les vertèbres des requins tigres mettent en évidence un effet maternel, qui se traduit par des valeurs fortes en $\delta^{15}\text{N}$ (supérieures à celles des adultes) chez les embryons et les petits juvéniles, alors que ces derniers ne sont en théorie pas capables de s'alimenter sur des proies de grande taille et de niveau trophique élevé. Ces fortes valeurs aux premiers stades de vie correspondent à l'intégration du signal isotopique de la mère lors du développement embryonnaire. Ce signal reste présent et détectable dans les tissus des individus juste après la naissance, puis s'atténue quand ils commencent à s'alimenter de manière autonome, pour laisser progressivement place à la signature reflétant leur alimentation juvénile.

La différence trouvée entre les $\delta^{15}\text{N}$ moyens des mâles et des femelles est surprenante, aucune des précédentes études menées sur l'espèce n'ont mis en évidence de différence de niveau trophique suivant le sexe. Elle reflète peut-être un effet de la physiologie sur l'enregistrement final du signal isotopique en azote dans les vertèbres, en lien avec les différences de croissance et d'investissement reproducteur chez les femelles (Wearmouth & Sims, 2010). Cependant, dans le Golfe du Mexique, les adultes des deux sexes n'ont pas forcément les mêmes utilisations de l'habitat (Ajemian et al., 2020). Ainsi, il est possible que les individus des deux sexes s'alimentent dans des zones différentes ou sur des proies différentes. Cependant, l'analyse des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ dans notre étude, n'indique aucune différence marquée en termes de sources de carbone exploitées, ni entre sexes, ni entre stades de vie (Fig. 62). Le $\delta^{13}\text{C}$ dans les tissus des prédateurs varie généralement selon l'origine du carbone exploité, avec des valeurs souvent différentes entre les zones côtières et pélagiques, et une augmentation avec le niveau trophique des proies consommées (Fry et al., 2006). Autour de La Réunion, les $\delta^{13}\text{C}$ sont supérieurs dans les habitats côtiers et décroissent en milieu pélagique (Trystram et al., 2017). Les rares données disponibles à La Réunion indiquent, par exemple, que la matière organique côtière varie en moyenne entre $\delta^{13}\text{C} = -19$ et -15 ‰ et entre -24 et -20 ‰ pour la matière organique marine (Trystram et al., 2017). Les gammes similaires de $\delta^{13}\text{C}$ observées quel que soit le sexe ou le stade de vie dans cette étude semblent donc indiquer qu'il n'y a pas de différences majeures dans les habitats locaux d'alimentation de l'espèce au cours de sa vie. Cependant, étant donné que le niveau trophique des individus, lui, augmente régulièrement entre le stade juvénile et le stade adulte, il est étonnant que le $\delta^{13}\text{C}$ n'augmente pas. Cette décorrélation pourrait refléter une synergie antagoniste entre l'augmentation progressive du niveau trophique, qui augmenterait le $\delta^{13}\text{C}$ des proies ingérées, et une utilisation de moins en moins marquée des ressources côtières ou une modification de la profondeur d'alimentation, qui le diminuerait d'autant.

Cependant, il semble probable que le requin tigre ne modifie que très peu (ou pas du tout) ses habitats d'alimentation au cours de sa vie. Différentes possibilités peuvent être évoquées pour expliquer cela, dans un contexte où l'espèce est migratrice et

semble constamment se déplacer : soit les individus utilisent un habitat spécifique, auquel ils reviennent toujours pour s'alimenter, soit ils s'alimentent dans différents habitats tout en se déplaçant constamment et la signature enregistrée correspond à une signature globale de l'ensemble des habitats utilisés. Des études complémentaires seraient nécessaires pour répondre à cette question. Cependant, la deuxième hypothèse semble plus vraisemblable étant donné que cette espèce est connue pour s'alimenter près des côtes (la preuve par l'identification des proies lors des analyses stomacales) mais aussi en milieu pélagique où elle est régulièrement capturée par les pêcheurs ciblant les thons ou les poissons à rostres.

IV. B- 4. a) Utilisation de l'habitat

A notre connaissance, cette étude présente les premières valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ jamais mesurées dans des vertèbres de requin tigre. Ce ratio isotopique est généralement mesuré dans les otolithes des poissons osseux afin de retracer l'origine, les migrations ou les plongées en profondeur des espèces (e.g. Begg and Weidman, 2001, Dufour & Gerdeaux, 2001 ; Gao et al., 2001b, Gao et al., 2001a). En effet, pour certaines espèces son fractionnement est contrôlé par la température (Campana et al., 1999 ; Shirai et al., 2018 ; Tanner et al., 2013 ; Thorrold et al., 1997 ; Kitagawa et al., 2013). Sur l'anguille (*Anguilla japonica*) par exemple, il a été montré qu'une relation inverse existait entre le $\delta^{18}\text{O}$ de l'otolithe et la température de l'eau et cela a été utilisé pour étudier la température et la profondeur de l'habitat aux premiers stades de vie de cette espèce (Shirai et al., 2018). Cependant, la relation entre la température de l'eau, le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau et le $\delta^{18}\text{O}$ de l'otolithe peut varier selon les espèces (Darnaude & Hunter, 2017 ; Sakamoto et al., 2017) et nécessite souvent des vérifications expérimentales. Chez certaines espèces de poissons, il a été montré qu'une relation positive existait entre le $\delta^{18}\text{O}$ des otolithes et la salinité de l'eau (Tanner, 2013). Ces relations n'ont pas été établies pour les vertèbres de requins, et n'ont pas été testées dans cette étude. Cependant, considérant que le fonctionnement de la vertèbre est relativement semblable à celui de l'otolithe pour les éléments traces, nous faisons l'hypothèse que l'influence de la température et de la salinité est similaire sur les vertèbres de requin. Dans cette étude, le $\delta^{18}\text{O}$ des vertèbres de requins tigres différaient suivant le sexe pour le stade juvénile, avec des valeurs plus élevées de 1‰ en moyenne chez les

mâles que chez les femelles. Il semblerait donc qu'à ce stade de la vie les requins tigre mâles pêchés à La Réunion fréquentent des masses d'eau moins froides ou plus salées que les femelles au même âge. La taille réduite de l'échantillon de population analysée pour cette partie de l'étude limite la fiabilité de l'interprétation des résultats obtenus. En effet, elle reflète peut-être un biais lié à l'effectif réduit des individus analysés pour cet isotope ($N < 6$ par sexe). Cependant, des différences de comportement entre individus ou sexes ont déjà été observées dans des études de l'utilisation de l'habitat du requin tigre (Vaudo et al., 2014). Nos analyses ont mis en évidence des différences entre sexe pour ce stade de vie également pour certains éléments traces tels que : Li^7 , Mg^{25} , V^{51} , Co^{59} , Zn^{66} et le Ba^{138} (Fig. 73). De plus, nos résultats montrent également une baisse progressive du $\delta^{18}\text{O}$ le long de la vertèbre chez les mâles de l'espèce, qui s'explique par son écologie migratoire. En effet, même si le requin tigre passe la majorité de son temps dans les eaux de surfaces (0-20 m), en général plus chaudes et moins salées, l'espèce est connue pour faire régulièrement des plongées verticales relativement profondes (Afonzo & Hazin, 2015 ; Holmes et al., 2014 ; Vaudo et al., 2014), qualifiées de « yo-yo » car relativement brèves, et des plongées profondes allant jusqu'à 1000 m de profondeur (Afonzo & Hazin, 2015 ; Holmes et al., 2014 ; Vaudo et al., 2014). Ces plongées pourraient permettre de réguler l'équilibre osmotique et la température des grands individus et constituent une stratégie de recherche de nourriture (Nakamura et al., 2011). D'après nos résultats, il semble (au moins chez les mâles) que ces plongées profondes en eaux froides et salées aient lieu plus régulièrement et plus profondément à mesure que la taille des individus augmente et que les juvéniles utilisent plutôt des eaux peu profondes moins salées (Afonzo & Hazin, 2015). Les plongées seraient également plus fréquentes chez les mâles que chez les femelles au stade adulte ($\delta^{18}\text{O}$ plus bas d'environ 1‰ en moyenne), ce qui pourrait expliquer la légère différence de niche trophique observée entre les deux sexes à ce stade de la vie (Fig. 63). Cependant, ces résultats restent à confirmer par l'analyse du $\delta^{18}\text{O}$ dans les vertèbres d'un nombre plus important de requins tigres.

Les analyses élémentaires ont mis en évidence un potentiel limité de discrimination des habitats de vie des requins tigres via l'analyse de la signature chimique de leurs vertèbres, du moins en comparaison avec d'autres espèces, comme par exemple le requin bouledogue (cf chapitre précédent). Ceci s'explique par le caractère très mobile

du requin tigre qui, en déplaçant fréquemment, n'aurait que rarement le temps d'enregistrer complètement la signature de ses lieux de vie successifs au sein de ses vertèbres. Par exemple, chez le requin bouledogue, il faut au moins 3 semaines pour que le signal élémentaire d'une nouvelle zone soit enregistré dans la vertèbre, d'après une expérience sur des juvéniles (Werry et al. 2011). Le même genre d'expérience n'a jamais été menée sur le requin tigre, cependant les deux espèces étant proches en termes de croissance, de mode de reproduction et d'écologie trophique, nous pouvons supposer que leurs physiologies sont similaires sur ce plan. Si c'est bien le cas, nos résultats suggèrent que la majorité des individus analysés pour cette partie de l'étude n'étaient présents sur leur site de capture que depuis peu. Cependant, la variabilité des signatures chimiques en bord de vertèbre était corrélée à la taille des requins pêchés, indiquant des masses d'eau plus riches en Li, Mg, Cu et Rb et moins riches en Co, Zn et Ba chez les juvéniles que chez les adultes. Ainsi, il est probable que l'utilisation des habitats autour de l'île diffère en fonction du stade de vie et donc de la taille des requins de cette espèce. Ceci n'est pas particulièrement surprenant car les juvéniles, plus petits, ont des capacités de déplacement plus limitées que les adultes, et restent théoriquement plus longtemps dans une même zone. Ainsi, les signatures du bord de la vertèbre chez les juvéniles permet tout de même de discriminer deux zones de capture autour de l'île, celles de Saint-Paul et de Saint-Pierre, qui sont les plus éloignées sur le plan géographique (Fig. 58). Cela semble confirmer que, même si cela reste difficilement décelable grâce à la méthodologie appliquée ici, la signature du lieu de vie est tout de même enregistrée dans les vertèbres de l'espèce. Le fait que d'autres facteurs, sûrement en lien avec des déplacements fréquents et potentiellement des aspects biologiques, brouillent ce signal environnemental explique le recouvrement important entre les signatures multi élémentaires des périodes juvéniles de la plupart des individus (Fig. 75). Cependant, la structuration observée dans la répartition des individus lors de l'analyse suggère une variabilité des habitats de vie à ce stade. En effet, certains individus tels que le TF410, ont des profils chimiques vraiment particuliers, suggérant un environnement de vie juvénile totalement différent de celui des autres. De plus, le regroupement des signatures chimiques des juvéniles capturés près de La Réunion sur l'ACP reflète le fait qu'ils ont, au moins en partie, une signature correspondant à des masses d'eau côtières. De plus, les variables contribuant le plus à la distribution de ces individus sont le Mg et le Rb, qui étaient également indicateurs de masses d'eau côtières réunionnaises pour le

requin bouledogue. Il semble donc que ce groupe soit bien représentatif des valeurs de masses d'eau côtière de l'île. Ces individus ont des signatures très proches de celles d'autres requins tigres, capturés à des âges plus avancés, ce qui suggère que ces derniers auraient pu passer leur début de vie autour de l'île. Cependant, la majorité des individus capturés aux stades adulte ou sub-adulte ont des signatures juvéniles sensiblement différentes. Cela suggère un partage du même type de masses d'eau (côtières) par certains individus, au moins pendant une partie de leur période juvénile, alors que les autres auraient fréquenté des masses d'eau radicalement différentes, qui seraient par opposition, plus océanique et pélagique. Cela est soutenu par la répartition de certains individus dans les parties positives des deux premières dimensions, qui semble être influencée par des éléments tels que le Li^7 et le Sr^{86} , des éléments associés aux signatures océaniques. Le recouvrement de l'ensemble, ou presque, des individus et la largeur de certaines ellipses individuelles laissent suggérer que des mouvements sont effectués entre ces différentes masses d'eau côtières et océaniques. Par exemple, l'individu TF429, qui présente une ellipse très élargie, avec des valeurs de signature élémentaire représentative de masses d'eau océanique et d'autres représentatives de masses d'eau côtière, a probablement effectué des mouvements entre ces deux environnements. D'autres individus, par contre, comme le TF325 ou le TF410, semblent utiliser de manière plus homogène des zones différentes des autres.

Ces analyses permettent de comprendre en partie l'utilisation de l'habitat par les requins tigre, notamment au stade juvénile pour lequel extrêmement peu d'informations sont disponibles. Ainsi, nos résultats montrent non-seulement que l'ensemble des juvéniles n'utilise pas un seul et même habitat, mais aussi qu'un même individu est capable de changer d'habitat pendant sa vie juvénile. Certains des requins tigres pêchés autour de La Réunion utilisent des habitats côtiers, et d'autres des habitats plus océaniques. Globalement le caractère migratoire et hautement mobile de cette espèce complique et rend difficile l'interprétation des signatures élémentaires dans ses vertèbres, comme souligné pour d'autres grands pélagiques côtiers comme le requin mako (*Isurus oxyrinchus*, Livernois et al., 2021). Chez ce dernier, l'utilisation de masses d'eau relativement homogènes se traduit par des profils élémentaires relativement stables tout au long de la vie, avec peu de variations en Sr et Ba, des éléments corrélés à la salinité. Cependant, certains éléments semblent avoir une

évolution similaire au cours de la vie, même chez des espèces utilisant des habitats différents (Livernois et al., 2021). C'est notamment le cas du Mg, dont les teneurs dans les vertèbres ont été inversement corrélés aux températures de l'eau (Smith et al., 2013) et qui diminuent au cours de la vie chez plusieurs grands pélagiques (Livernois et al., 2021). Cette diminution, également observée ici chez le requin tigre, pourrait être un indicateur du réchauffement des eaux fréquentées (Livernois et al., 2021), ce qui est concordant avec des eaux côtières par rapport aux eaux du large.

Le changement ontogénique de l'utilisation de l'habitat du requin tigre est aussi confirmé par l'évolution des différents éléments traces aux cours de la vie et entre l'ensemble des stades de vie et entre les sexes (Fig. 73). Ainsi, bien que l'espèce soit en constant mouvement ou migration, selon le stade de vie et le sexe, il semble qu'elle sélectionne tout de même certaines zones préférentielles.

Un changement temporel de la composition des éléments des habitats ou un changement dans l'utilisation de l'habitat du requin tigre à La Réunion, pourrait aussi exister. En effet, l'étude de la dynamique des prédateurs à La Réunion, suite au programme de pêche de prévention, notamment, montre que la population de requin bouledogue à La Réunion est en déclin et que cela pourrait induire un remplacement de cette espèce par des juvéniles requins tigre (Niella et al., 2021), et les environnements naturels du monde entiers sont soumis à des changements globaux comme l'augmentation des températures, de l'eutrophisation et de la pollution (Duarte, 2014). Ainsi, la variabilité entre certaines signatures entre individus pourrait être en partie reliée à ces différences temporelles. Des études de suivi à long termes, et de meilleures connaissances de l'ensemble de l'environnement et des changements auquel il fait face sont nécessaires pour mieux comprendre cet aspect temporel.

La variabilité de comportement et les migrations régulières sont aussi observées tout au long de la vie de l'animal. En effet, différents profils existent et ont été détectés dans nos analyses. Cependant il semble que le rapprochement à la côte où aux villes ou zones anthropisées soit relativement rare, soulignant le caractère océanique de cette espèce. Des différences de comportement individuel d'utilisation d'habitat a déjà été démontrée chez le requin tigre (Vaudo et al., 2014). Les différentes études de suivi du mouvement des requins tigre ont montré que tous les individus n'effectuaient pas les

mêmes mouvements. Sur leurs périodes d'étude, certains requins pouvaient montrer une certaine fidélité à un site, certains effectuaient de grande migration, et d'autres effectuaient des grandes traversées océaniques entre l'Australie et l'Afrique du sud, par exemple (Heithaus et al., 2007 ; Lea et al., 2015 ; Werry et al., 2014).

III. C. Synthèse de l'apport de l'étude de la vertèbre sur l'écologie du requin tigre à La Réunion

Cette étude est la première à s'intéresser à la croissance du requin tigre à La Réunion et la première à utiliser la méthode exploratoire de l'analyse biogéochimique dans les vertèbres de cette espèce pour préciser son écologie. Cela a permis de préciser la vulnérabilité du stock local de l'espèce, de préciser l'évolution de son régime alimentaire et la variabilité de stratégies migratoires entre les différents individus capturés autour de l'île (Fig. 78).

Les requins tigre pêchés à La Réunion présentent des paramètres de croissance semblables à ceux des autres populations de l'espèce dans le monde, avec des tailles à la naissance, des tailles à maturité et une taille maximale théorique relativement grandes (d'environ 112 cm, 250 cm et 430 cm, respectivement). Cette étude confirme également que le requin tigre fait partie des espèces à stratégie « K » et que la pêche de ses grands individus autour de l'île, notamment via le programme de pêche de prévention du risque requin en cours, pourrait affecter la dynamique de la population locale. L'étude biogéochimique des vertèbres a permis de confirmer l'augmentation du niveau trophique au cours de la vie chez cette espèce et l'existence d'un "effet maternel" sur le $\delta^{15}\text{N}$ pendant la vie embryonnaire mais aussi au début de la vie juvénile. Le recouvrement des niches isotopiques C et N indique une forte compétition trophique entre les individus des deux sexes tout au long de leur vie. Cette étude a également confirmé le comportement très mobile du requin tigre et met en évidence la variabilité inter- et intra- individuelle de son utilisation spatiale (et probablement verticale) des habitats côtiers et océaniques, et ce, dès le stade juvénile. En effet, il semble que les individus soient constamment en déplacement et restent rarement dans une même masse d'eau plusieurs semaines de suite. Des différences dans l'utilisation de l'habitat ont été observées entre les sexes et les stades de vie. Le

comportement des migrations verticales semble cependant encore peu compris grâce à cette méthode.

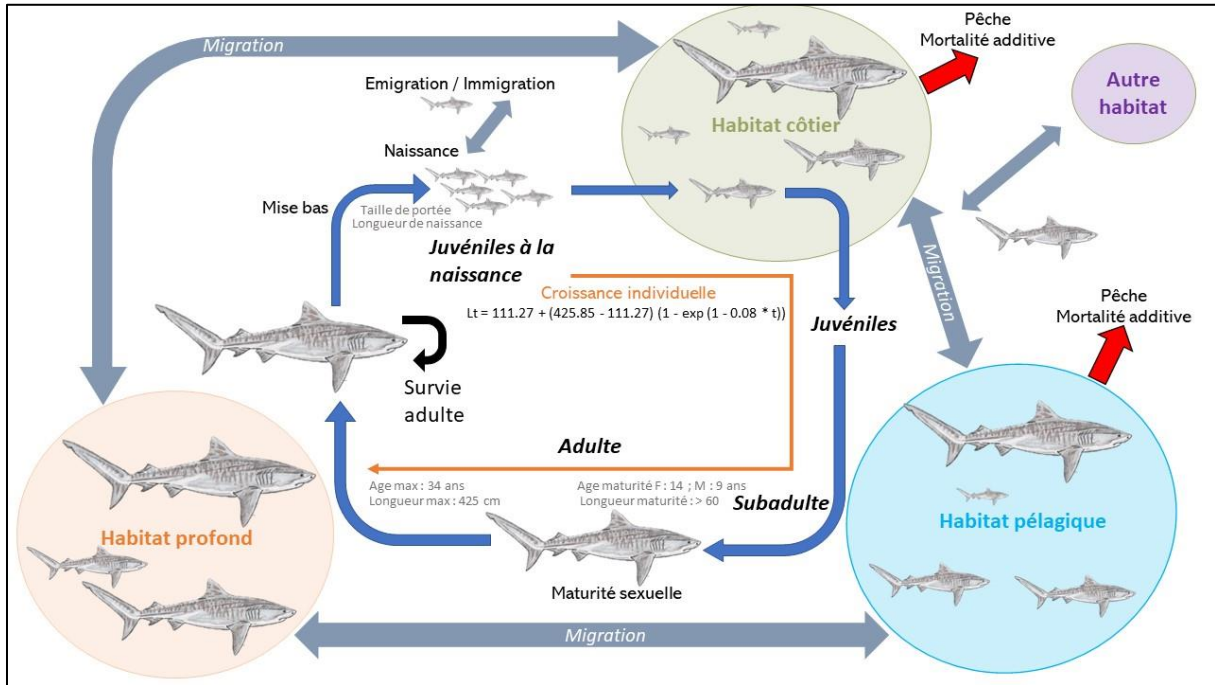


Figure 78 : Synthèse de l'apport de notre étude à la connaissance du requin tigre.

CHAPITRE V.

SYNTHÈSE ET IMPLICATION POUR LA GESTION DES DEUX ESPÈCES

Ce dernier chapitre vise à synthétiser les connaissances apportées lors des différentes analyses et à comparer les stratégies de vie du requin bouledogue (*Carcharinus leucas*) et du requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) autour de La Réunion, afin de mettre en relation les nouvelles connaissances sur l'écologie des deux espèces et de dégager leurs implications pour la gestion de leurs populations locales dans un contexte de minimisation des interactions « Homme-requin ».

V. A. Croissance individuelle et dynamique de population

Suite à la mise en place dans les années 2012 d'une pêche préventive autour de l'île de La Réunion en lien avec l'augmentation des attaques locales de requins sur l'Homme (Lagabrielle et al., 2018), et dans un contexte de déclin général des populations de requins dans le monde (Dulvy et al., 2017). L'analyse de la structure de 163 vertèbres de requins tigre (LT = 130 – 429 cm) et de 140 vertèbres de requin bouledogue (LT = 78 - 330), a permis d'améliorer les connaissances sur la croissance et les paramètres démographiques de ces deux espèces (voir chapitre III /section A et IV-A). L'analyse structurale des vertèbres est relativement maîtrisée dans le monde pour l'estimation de l'âge et de la croissance des requins (Cailliet & Goldman, 2004). Cependant son utilisation est inédite pour préciser ces paramètres à La Réunion. Les résultats apportés sont donc précieux pour la conservation des populations locales.

Les résultats obtenus confirment que, à La Réunion, les deux espèces partagent plusieurs traits de vie communs, globalement caractéristiques des grands requins. A savoir, une croissance lente, une maturité tardive (> 12 ans), et des tailles maximales élevées (>3 m pour les deux espèces). Cependant, elles affichent tout de même des différences importantes dans leurs stratégies de vie. Notamment, le requin tigre atteint

des tailles sensiblement plus élevées que le requin bouledogue, tout en ayant une longévité équivalente (Fig. 79). En effet, si les deux espèces affichent une longueur à la naissance similaire (aux alentours de 100 cm), le requin bouledogue ne dépasse pas les 3,5 mètres, alors que la taille maximale pour le requin tigre est de plus de 4 mètres. Les requins tigre atteignent également plus rapidement des tailles élevées à La Réunion (Fig. 79). Par exemple, la croissance dépasse 2 mètres en seulement 10.

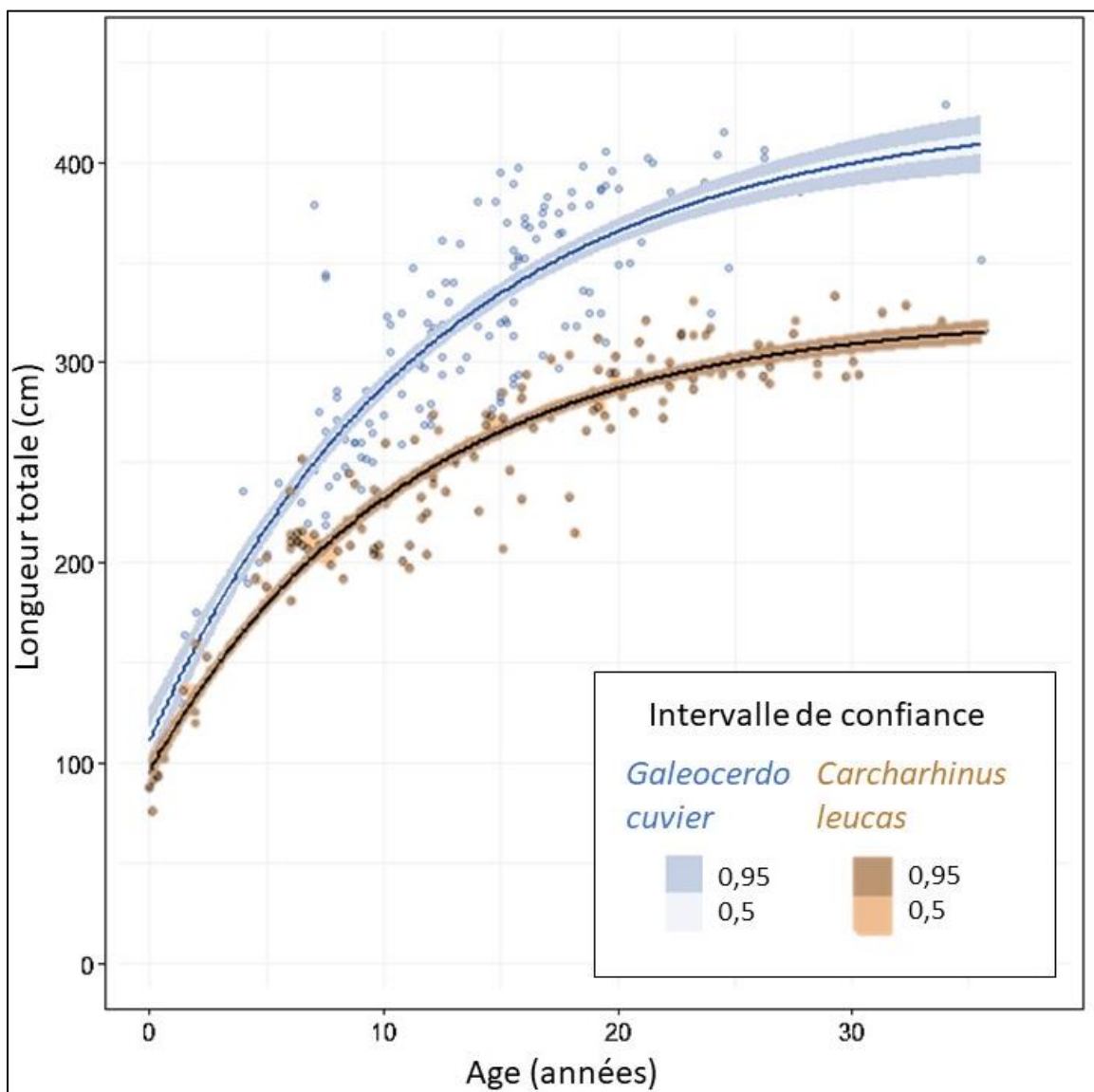


Figure 79 : Comparaison de la croissance du requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) et du requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*). Pour les deux espèces des différences entre les sexes existent, mais ici ne sont représenté que les courbes de croissance de l'ensemble des individus réunis, soit les mâles et les femelles combinés)

Les stratégies locales de reproduction des deux espèces sont également différentes. En effet, si les deux espèces produisent des embryons mesurant environ 80 à 100 cm à terme, l'âge de la maturité sexuelle des femelles et des mâles diffèrent entre eux.

Ces différences s'expliquent en partie par des modes de reproduction légèrement distincts. Le requin bouledogue, qui a une reproduction par viviparité placentaire, ne produit environ qu'une dizaine d'embryons par femelle tous les deux ans (Cortes, 2000). Au contraire, le requin tigre affichant une reproduction par viviparité aplacentaire (sans transfert de nutriments de la mère durant la majorité de la gestation), est capable de produire beaucoup plus d'embryons (une quarantaine en moyenne), mais sur un cycle tri-annuel (Meyer et al., 2014). Ces deux stratégies différentes résultent d'un compromis coût / bénéfice afin de maximiser une descendance fertile selon les conditions corporelles et les réserves énergétiques (Hammerschlag et al., 2018). Cependant, le plus grand nombre d'embryons produits par le requin tigre nécessite des réserves plus importantes chez les femelles (Hammerschlag et al., 2018), ce qui explique ses âges et ses tailles à maturité plus élevés. La stratégie « k » adoptée par les deux espèces se résume à favoriser la qualité plutôt que la quantité, en produisant peu de descendants, mais en bonne condition corporelle et relativement grands à la naissance. Cette stratégie tant à éviter en partie la prédation leur permettant ainsi de se nourrir sur une plus grande diversité de proies. Ce choix implique forcément une bonne condition corporelle et d'importantes réserves énergétiques chez les femelles adultes (Hammerschlag et al., 2018). La longue période avant maturité, la longue gestation, et le cycle de reproduction lent (tous les deux ou trois ans) permettent aux femelles des deux espèces de grandir et de faire suffisamment de réserves entre chaque gestation. Cela souligne l'importance des grands individus reproducteurs (notamment les femelles) pour le renouvellement des populations chez les espèces adoptant une stratégie « k » (DeBarros et al., 2022 ; Stearns, 1992). Or à La Réunion, la pêche de prévention locale cible particulièrement les grands individus, notamment par la taille de leurs hameçons et appâts (Guyomard et al., 2019). Ainsi, il est fort probable qu'elle ait un effet sur les populations des deux espèces. L'impact est potentiellement maximal chez le requin bouledogue, car le stock réunionnais de l'espèce semble fortement résidant (voir chapitre III), ce qui implique de faibles transferts d'individus depuis les autres populations de l'Océan Indien. Il devrait être plus réduit sur le stock local de requin tigre, étant donné le caractère fortement migratoire de ses individus (voir chapitre IV), appuyé par des données de suivi satellite (Soria et al., 2015). En effet, les dernières études de génétique des populations sur l'espèce laissent supposer que les requins tigre de La Réunion font partie d'une vaste population globale, se distribuant au moins sur l'ensemble du bassin

Indo-Pacifique (Pirog et al., 2019). En revanche, ceci implique que le programme local de pêche de prévention est susceptible d'impacter l'ensemble des requins tigre du bassin Indo-Pacifique.

L'impact local des pêches de prévention sur la dynamique des prédateurs marins a été récemment étudié à La Réunion (Niella et al., 2021). Ceci a montré, une diminution significative du nombre de requins bouledogue dans les captures locales, notamment après 2017. Nos résultats sur l'écologie et la croissance du requin bouledogue permettent de confirmer et de préciser cette tendance. En effet, la population locale de l'espèce étant majoritairement résidente autour de l'île (chapitre III) nous avons pu estimer le nombre d'individus de l'espèce présents dans les eaux de La Réunion depuis 1980 (Fig. 80), à partir de l'âge et de la date de capture de chaque individu ($N = 141$). Montrant alors qu'une moyenne de 119 individus étaient présents chaque année autour de l'île entre 2011 et 2016, une diminution nette a été observée depuis, pour descendre jusqu'à 42, puis 28, et enfin 14 individus en 2017, 2018 et 2019, respectivement. Cette analyse ne comprend que les requins capturés jusqu'en 2019 par le programme de pêche, mais depuis, uniquement 27 requins bouledogue ont été capturés dont principalement des juvéniles (14 individus en 2020, 12 en 2021 et seulement 1 en 2022). Cette analyse permet d'obtenir une estimation du nombre de requins bouledogue présents en 2012, lors du début de la pêche de prévention, et de la vulnérabilité des grands individus de l'espèce à la pêche. Cependant, la mortalité naturelle existe, et tous les requins n'arrivent pas à des âges et des tailles aussi élevés, ainsi il n'est pas possible d'extrapoler aux années précédentes à la pêche. Le fait que les plus vieux individus analysés pour cette thèse ($N \approx 9$) soient nés dans les années 1980 et que les teneurs élémentaires de leurs vertèbres indiquent qu'ils ont toujours vécu dans un même type d'environnement (chapitre III), suggère que ces requins bouledogue étaient présents autour de La Réunion pendant les 25 dernières années.

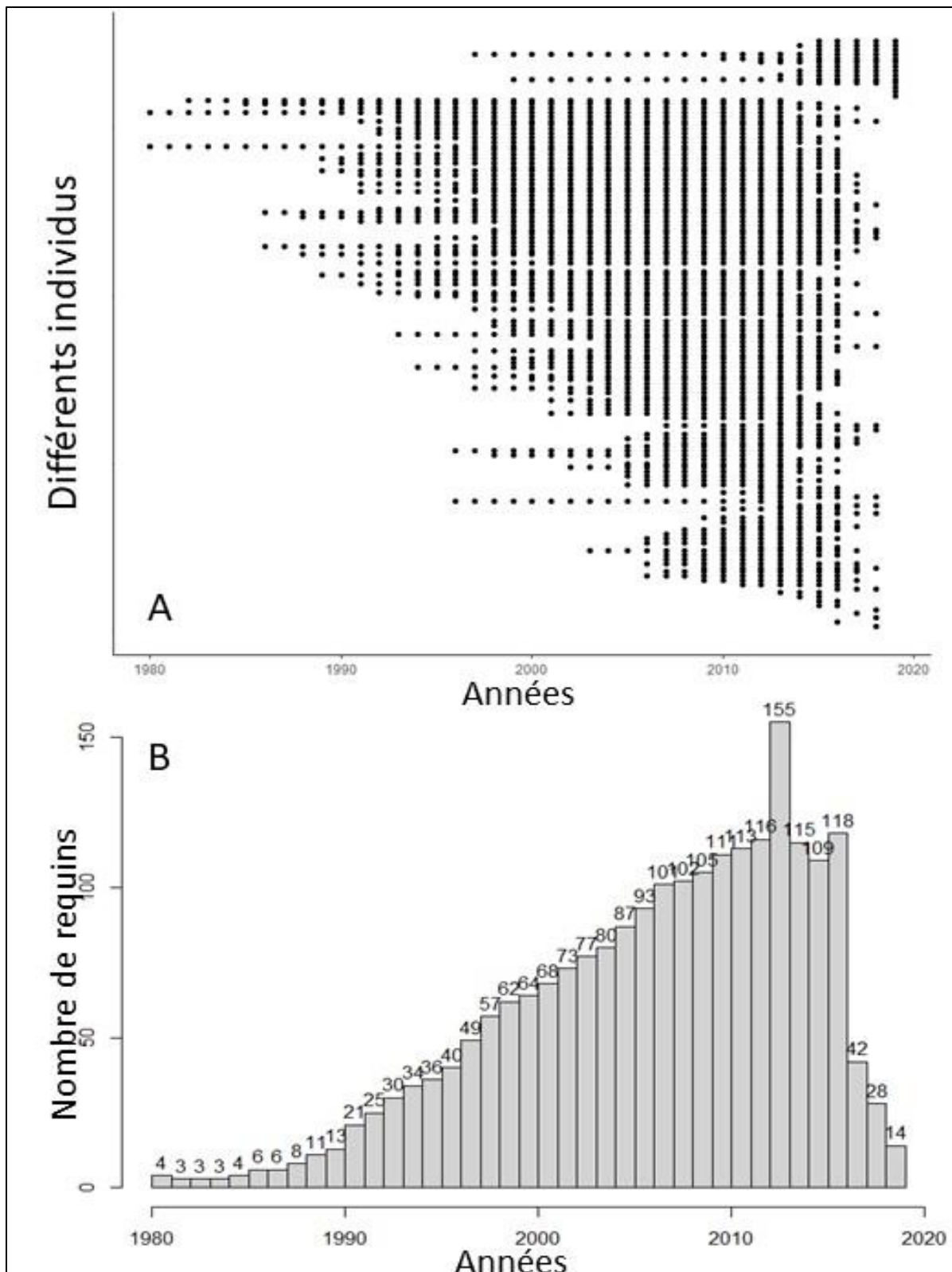


Figure 80 : Indicateur d'abondance de requins bouledogue dans les habitats côtiers de La Réunion, d'après les âges déterminés et la date de capture (entre 2012 et 2019) pour chaque individu. N = 141. A : Chaque point représente la présence d'un individu pour une année donnée et chaque ligne représente un individu différent. B : histogramme donnant le nombre d'individus présents pour chaque année. Certains individus ayant été capturés entre 2012 et 2019 étant âgés (plus de 30 ans) leurs présences est indiqué jusqu'aux années 1980. Cependant, aucune capture n'ayant été réalisé avant 2012, l'augmentation visuelle du nombre de requin entre 1980 et 2012 n'est qu'un biais et **ne constitue en aucun cas une démonstration de l'augmentation de la population à cette période.**

Cette analyse n'a pas été effectuée pour le requin tigre, car ce dernier semble se déplacer et migrer tout au long de sa vie (chapitre IV) et il est donc difficile d'estimer quand les individus capturés à La Réunion se trouvaient à proximité de cette dernière pendant le reste de leur vie. Cependant la dynamique locale du stock de requin tigre a également été étudiée par analyse des pêches (Niella et al., 2021). Contrairement aux tendances observées pour le requin bouledogue, les captures de requins tigre ont augmenté autour de l'île entre 2014 et 2019 (principalement après 2017), surtout au stade juvénile (Niella et al., 2021). Comme démontré ailleurs, notamment à Hawaï (Dudley and Simpfendorfer, 2006 ; Wetherbee et al., 1994), ce phénomène est probablement lié au remplacement des requins bouledogue adultes prélevés par le programme de pêche local, par des juvéniles de requins tigre exploitant la même niche écologique (voir ci-après).

Cela met en évidence, que malgré les points communs des deux espèces en termes de traits d'histoire de vie, des différences marquées existent dans leur biologie respective à La Réunion, avec des implications fortes pour la gestion efficace de chacun des deux stocks, notamment pour la prévention locale du risque "requin". Ces différences sont également liées à des différences de stratégies comportementales, notamment en termes d'utilisation de l'habitat ou d'écologie trophique.

V. B. Evolution et comparaison de l'écologie trophique

Le requin tigre et le requin bouledogue sont tous deux de grands prédateurs apicaux. Leur écologie trophique a déjà été étudiée, localement (Trystram et al., 2017) et à travers le monde (Dicken et al. 2017 ; Estupiñan-Montaña et al., 2017 ; Matich et al., 2010). Cependant, cette thèse a permis de préciser l'évolution ontogénique de leur écologie trophique et sa variabilité suivant le sexe des individus, n'ayant encore jamais été possible localement, en raison du faible nombre de requins capturés par stade de vie. De manière générale, l'analyse des teneurs en isotopes stables C et N a rarement été effectuée sur les vertèbres de requin (Estrada et al., 2006). La seule étude de ce genre chez le requin bouledogue (Werry et al., 2011) a montré un changement d'utilisation de l'habitat et de l'alimentation au stade juvénile en Australie, où les requins de l'espèce passeraient progressivement des eaux douces aux embouchures

des rivières, avant de rejoindre l'océan. A notre connaissance, aucune étude n'avait encore été faite sur la composition isotopique C et N des vertèbres de requin tigre.

Sur le plan écologique, cette thèse a tout d'abord permis de décrire l'évolution ontogénique de la niche trophique chez les requins tigre et les requins bouledogue de La Réunion (Fig. 81). On observe notamment, chez les deux espèces, une augmentation notable avec l'âge du $\delta^{15}\text{N}$, qui reflète le niveau trophique des prédateurs (Peterson and Fry, 1987), et un effet maternel sur les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ pour les tous premiers stades de vie. Cependant, nos résultats montrent surtout de fortes différences de stratégies alimentaires entre les populations locales des deux espèces (Fig. 81), avec des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ significativement inférieures (test de Mann-Whitney-Wilcoxon, $p < 0,0001$) et des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ significativement supérieures (test de Mann-Whitney-Wilcoxon, $p < 0,0001$) chez les requins tigre comparé aux requins bouledogue pêchés autour de l'île. Cette tendance a déjà été observée localement par analyse isotopique du sang des deux espèces, mais le phénomène inverse a été observé pour le $\delta^{15}\text{N}$ mesuré dans les muscles des individus locaux (Trystram et al., 2017). Ces résultats contradictoires s'expliquent en partie par les différentes vitesses de renouvellement (turnover) de la signature isotopique des tissus. A savoir, très rapide dans le sang et bien plus lent dans le muscle (Hussey et al., 2011). La divergence des résultats, pourrait s'expliquer également par des différences d'âge et de sexe entre les individus analysés et/ou des différences dans les périodes de vie représentées par les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées. En effet, les signatures isotopiques du sang et du muscle utilisées précédemment pour représenter l'écologie trophique des populations locales des deux espèces (Trystram et al., 2017) provenaient de 31 requins bouledogue et 65 requins tigre. Dans cette thèse, les vertèbres de 49 requins tigre et 53 requins bouledogue ont été analysés, et les écologies trophiques des deux espèces sont représentées par 446 et 399 échantillons, respectivement. Ainsi, les signatures isotopiques C et N obtenues ici concernent plus d'individus pour le requin bouledogue en comparaison à l'étude de Trystram et al., 2017. Aussi, les deux espèces sont représentées par presque 9 fois plus d'échantillons, illustrant toute la vie des requins. Cette thèse permet donc d'avoir une bien meilleure estimation des niches trophiques de ces requins à la Réunion, et de leurs variabilités intra et inter-individuelles.

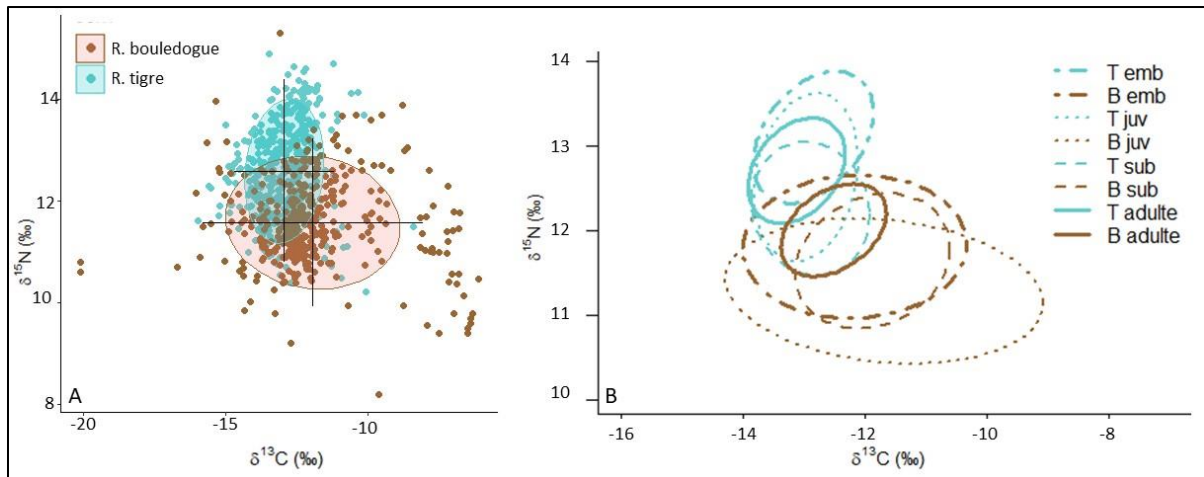


Figure 81 : Comparaison de la niche trophique (ellipse à 70%) du requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et du requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) pour tous les individus combinés (A) et séparés par stade de vie (B). T : requin tigre, B : requin bouledogue, emb : embryon, juv : juvénile, sub : subadulte, adulte : adulte

Les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ observées suggèrent que les requins bouledogue dépendent globalement de sources de matières organiques plus côtières que les requins tigre. Ceci confirme un habitat d'alimentation plus côtier chez le requin bouledogue que chez le requin tigre, ce qui avait déjà été montré localement par analyse isotopique C et N de différents tissus mous chez leurs adultes (Trystram et al., 2017). Cependant nos résultats montrent également une évolution différente entre les deux espèces de la signature en $\delta^{13}\text{C}$ au cours de la vie. En effet, le requin tigre aborde des gammes de valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ relativement stables ne différant pas tout au long de sa vie (Fig. 81). A l'inverse, le requin bouledogue présente des différences marquées au cours de sa vie, avec notamment une gamme de signatures en $\delta^{13}\text{C}$ différente au stade juvénile, plus variable et contenant des valeurs beaucoup plus élevées (Fig. 81). Ainsi, il semble que le requin tigre ne modifie que peu son habitat d'alimentation au cours de sa vie alors que les juvéniles de requin bouledogue exploitent en partie des proies différentes, d'origines plus variées par rapport aux adultes de l'espèce. Ceci est en accord avec le régime alimentaire décrit pour le requin bouledogue, qui peut, au stade juvénile, englober des proies consommées soit en mer (en zone côtière ou océanique) soit en eaux douces ou saumâtres (Werry et al., 2011). Cette plus grande diversité alimentaire permet à l'espèce de diminuer l'intensité de la compétition trophique entre ses individus autour de la Réunion, notamment pendant la phase juvénile (Fig. 81 et 82) où la croissance est maximale (Fig. 79). En effet, à l'échelle intraspécifique, le recouvrement relatif total de la niche isotopique est le plus faible (7,5 %) chez les juvéniles de requin

bouledogue, alors qu'il dépasse 70% chez les subadultes et les adultes de l'espèce (Fig. 81, tableaux 1 et 2). Chez le requin tigre, la stratégie est totalement différente avec un recouvrement relatif total de la niche isotopique supérieur à 70 % quel que soit le stade de vie après la naissance (Fig. 81, tableaux 1 et 2).

Tableau 20 : Valeurs des métriques de Layman pour les différents stades de vie et les deux sexes. TA = aire totale des niches pour l'ensemble des individus, SEA = aire des ellipses standards à 70%, SEAc = aire des ellipses standards à 70% corrigées selon l'effectif. Unité = ‰². T = tigre, B = bouledogue. Pour chaque groupe, l'effectif est présenté (n).

Espèce	Embryons		Juvéniles		Subadultes		Adultes	
	T (55)	B (72)	T (228)	B (158)	T (125)	B (112)	T (48)	B (56)
TA	11,56	26,13	17,47	47,03	16,71	24,73	5,31	7,74
SEA	2,21	4,87	2,61	6,87	2,38	3,11	1,47	1,37
SEAc	2,26	4,94	2,62	6,92	2,40	3,14	1,50	1,40

Tableau 21 : Chevauchement des niches (SEAc) entre chaque groupe (stade de vie et sexe) en ‰². Emb : Embryon, Juv : Juvénile, Sub : Subadulte, Ad : Adulte, T = tigre, B = bouledogue

	Emb T	Emb B	Juv T	Juv B	Sub T	Sub B	Ad T
Emb B	0,18						
Juv T	1,61	1,12					
Juv B	0	3,37	0,42				
Sub T	0,82	1,69	1,81	0,85			
Sub B	0	2,99	0,25	2,66	0,72		
Ad T	1,17	0,41	1,44	0	1,08	0	
Ad B	0,01	1,39	0,67	0,87	1,18	0,91	0,10

Globalement, les niches trophiques des deux espèces sont relativement disjointes (Fig. 81), leurs gammes de signatures isotopiques C et N se chevauchant peu, sur l'ensemble de la vie (Fig. 81), mais encore plus pour chaque stade (Fig. 82, Tab 1 et 2).

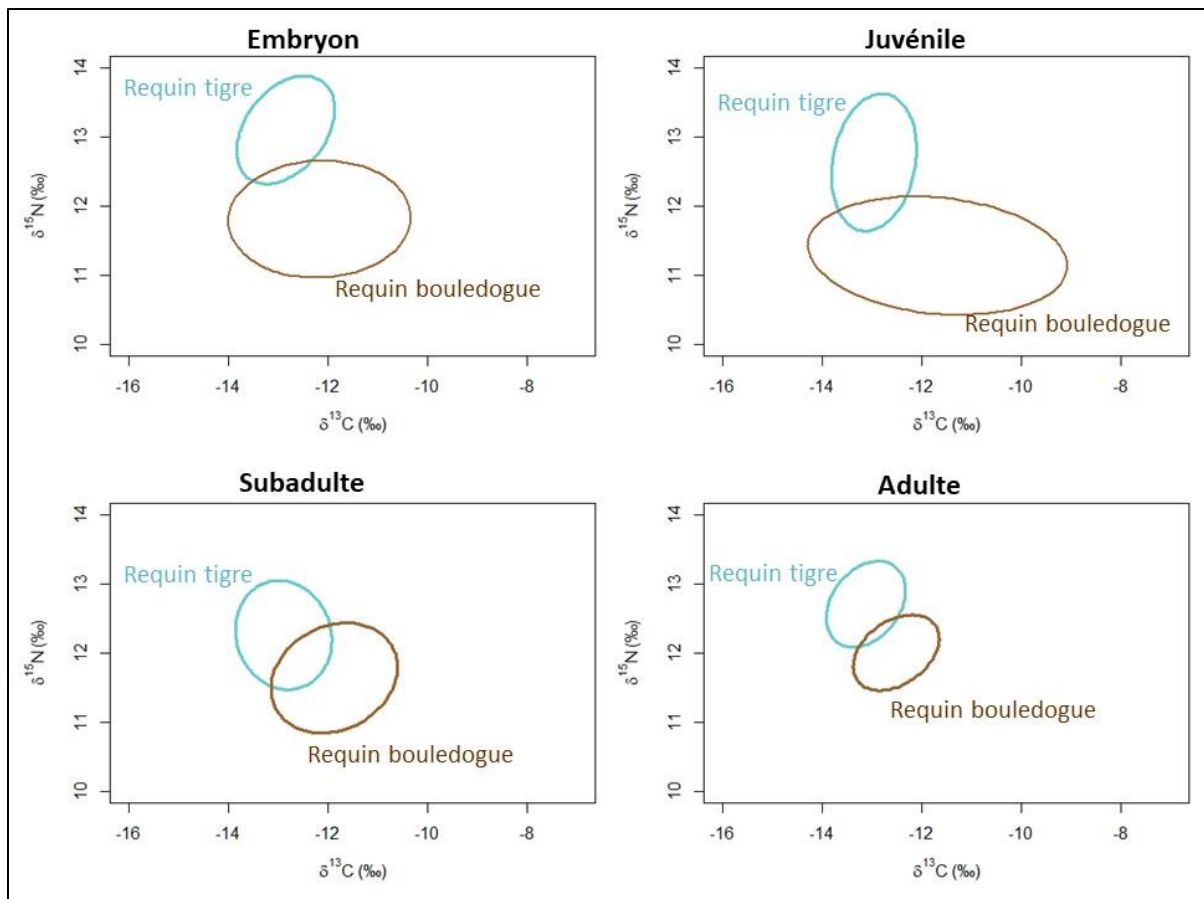


Figure 82 : Comparaison entre la niche trophique du requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et du requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) pour chaque stade de vie.

En effet, si l'on considère l'ensemble des stades de vie réunis, $\approx 27\%$ de la niche des requins bouledogue est partagée par celle des requins tigre et $\approx 58\%$ de la niche des requins tigre est partagée par celle des requins bouledogue (Fig. 81). Stade par stade, les différences de niches entre les deux espèces sont encore plus marquées. En effet, elles partagent en moyenne moins de 7 % environ de leurs niches pour les stades embryonnaires, juvéniles et adultes (Fig. 82, Tab. 1 et 2). Le stade subadulte est celui pour lequel les deux espèces ont une alimentation la plus similaire, avec un recouvrement moyen des niches isotopiques de 26 % pour le requin tigre et 23 % pour le requin bouledogue. En considérant l'ensemble des comparaisons possibles, et non plus seulement les stades similaires entre eux, il apparaît que le recouvrement le plus important est celui entre les requins bouledogue adultes et les requins tigre subadultes, où 84 % de la niche des requins bouledogue adulte est partagée par des requins tigre subadultes (Fig. 81). Ces faibles taux de recouvrement de niches mettent en évidence que l'écologie trophique de ces deux espèces est bien différente. En effet,

l'ensemble des stades de vies des requins bouledogue présentent des valeurs supérieures en $\delta^{13}\text{C}$ par rapport aux requins tigre, soulignant que tout au long de sa vie, le requin bouledogue est plus dépendant de la côte (Fry et al., 2006). Les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ de l'espèce sont également inférieures tout au long de leur vie par rapport à celles du requin tigre. En général, le $\delta^{15}\text{N}$ reflète le niveau trophique des individus. Ce dernier augmente avec la taille car les individus peuvent se nourrir de proies plus grandes, elles-mêmes généralement de niveau trophique élevé (Keppeler et al., 2020). Cependant dans le cadre de ce travail, les niveaux trophiques des deux espèces n'ont pas pu être calculés.

Cela d'explique par le fait que la base des chaînes trophiques dans chaque habitat potentiel (Peterson & Fry, 1987), sont encore mal décrites localement spatialement et temporellement (Kolasinski et al., 2011; Trystram et al., 2017). Cela, ne permet malheureusement pas de connaître avec précision les signatures isotopiques en azote des sources de matière organique. De plus, les tailles-à-l'âge plus élevées des requins tigre ne suffisent pas à expliquer leurs valeurs supérieures en $\delta^{15}\text{N}$. En effet, le $\delta^{15}\text{N}$ est supérieur chez le requin tigre pour tous les stades de vie (*i.e.* y compris pour les juvéniles de requins tigre qui présentent des valeurs supérieures aux adultes de requin bouledogue, alors qu'ils sont plus petits). Ainsi, le $\delta^{15}\text{N}$ plus élevé du requin tigre reflète plutôt l'utilisation de sources de matière organique différentes, de $\delta^{15}\text{N}$ supérieur et $\delta^{13}\text{C}$ inférieur à celles exploitées en zone côtière par le requin bouledogue. D'une manière générale ces deux espèces semblent donc utiliser des habitats d'alimentation séparés, ou du moins des réseaux trophiques différents, autour de La Réunion. Même lorsqu'elles exploitent des ressources similaires, elles ne le font pas au même moment de leurs vies, soulignant la différence de stratégie entre les deux espèces, qui contribue à réduire la compétition trophique entre elles.

Ces deux requins sont connus pour être de grands prédateurs, présentant un comportement alimentaire opportuniste (Trystram et al., 2017). La variabilité des profils isotopiques C et N observée le long des vertèbres et les largeurs des niches isotopiques (Fig. 82) des deux espèces indiquent cependant une plus forte variabilité inter-individuelle du régime alimentaire. Elles indiquent également une diversité de signatures accrue à chaque stade de vie, chez les requins bouledogue de La Réunion. Ceci est en accord avec les connaissances sur l'écologie alimentaire de l'espèce. En

effet, au niveau individuel, le requin bouledogue se spécialiserait plus sur certains types de proies, côtières ou océaniques (Matich et al., 2010 ; Trystram et al., 2017), alors que chez le requin tigre, l'ensemble des individus seraient opportunistes (Dicken et al., 2017 ; Trystram et al., 2017). Les requins tigre étant capables de traverser de grandes distances et d'utiliser des habitats de différentes régions, leur régime alimentaire diffère entre les régions afin de s'adapter aux ressources locales (Lowe et al., 2006 ; Heithaus et al., 2007 ; Werry et al., 2014). Cependant, ceci ne semble pas se traduire par un élargissement fort de sa niche isotopique. Au niveau populationnel, le requin bouledogue présente une niche isotopique plus large, notamment en $\delta^{13}\text{C}$, suggérant l'exploitation d'une plus grande gamme de ressources alimentaires. En tant qu'espèce euryhaline, le requin bouledogue est capable d'utiliser des habitats côtiers diversifiés, et même de pénétrer en eaux douces. Ainsi, son régime alimentaire s'adapte et varie entre les eaux douces et les eaux de mer selon le stade de vie (Werry et al., 2011). Des comportements de prospection alimentaire près des bateaux ou pêcheurs (McCord & Lambert, 2009) ou de chasse sur des petits pélagiques tels que des anchois (*Stolephorus commersonnii*) ont également été reportés (Pinault & Wickel, 2014). Autour de La Réunion, il exploite apparemment ainsi une grande gamme de proies, de signatures isotopiques plus variées, dans des habitats différents, plus ou moins littoraux, ce qui démontre également le caractère opportuniste de cette espèce.

Bien qu'étant toutes les deux des top-prédateurs marins, les deux espèces présentent des comportements trophiques différents. Le requin bouledogue utilise des ressources qui dépendent de sources de matière organique de $\delta^{13}\text{C}$ plus variées et de $\delta^{15}\text{N}$ plus faible que le requin tigre, dont l'écologie trophique varie peu suivant l'âge. L'ensemble de ces résultats confirme la ségrégation entre les niches écologiques des deux espèces de requin autour de l'île, déjà suggérée par les études locales précédentes. Les analyses de contenus stomacaux par exemple avaient montré que les familles de poissons ingérées diffèrent entre les deux espèces (Trystram et al., 2017). L'étude des variables environnementales associées aux pêches locales, avait également montré qu'elles sont généralement capturées dans des environnements différents en termes de turbidité, de profondeur ou de localisation spatiale (Niella et al., 2021). Ainsi, les requins tigre sont plus fréquemment attrapés à des profondeurs moyennes de 40 mètres dans le sud et l'ouest de l'île, même si cette tendance semble différente ailleurs.

Au contraire, les requins bouledogue sont généralement capturés lorsque la turbidité augmente, en général à des profondeurs inférieures à 20 mètres au sud-ouest de l'île, mais aussi plus profond, au nord et à l'est (Niella et al., 2021). Cette ségrégation permettrait ainsi de réduire la compétition entre ces deux prédateurs de hauts niveaux trophiques. Certaines similitudes existent cependant dans l'alimentation locale des deux espèces et, bien que la compétition alimentaire entre elles soit réduite, elles partagent certaines ressources trophiques autour de l'île. Notamment, la consommation de déchets de pêche ou de poissonnerie et de reste d'animaux terrestres rejetés (directement ou indirectement) en mer est très fréquente chez ces deux espèces (Jaquemet, 2017). En effet, leurs contenus stomacaux ont montré une part importante de déchets de poissons (restes de têtes, colonnes vertébrales, ou nageoire de grands poissons pélagiques, issues de la pêche et de la transformation du poisson, qui sont rejetés en mer). Ces déchets, liés à l'activité humaine, sont susceptibles de modifier le comportement alimentaire des requins. Il est important de mieux cerner ce phénomène, notamment pour identifier ses implications en termes de gestion du « risque requin ». L'identification précise des habitats d'alimentation des deux espèces et l'estimation de leurs dépendances respectives vis-à-vis des habitats côtiers nécessiterait une connaissance poussée des signatures isotopiques C et N à la base des chaînes trophiques tout autour de l'île, y compris dans les zones littorales sous influence continentale. Or ces signatures sont encore mal décrites à La Réunion, spatialement et temporellement. En effet, à notre connaissance, les seules signatures pour les sources de matière organique marines n'ont été estimées qu'au sud-ouest de l'île, et ce de façon ponctuelle (Trystram et al., 2017). En ce qui concerne les habitats côtiers, des signatures ne sont disponibles que pour une seule zone, située au niveau de la barrière corallienne à l'ouest de l'île (Kolasinski et al., 2011). Or cette zone ne correspond pas aux habitats préférentiels de nos deux espèces de requins autour de l'île (Niella et al., 2021). Ainsi, la représentativité de ces données est limitée et leur utilisation comme références pour l'ensemble des habitats côtiers et océaniques de l'île pourrait induire des erreurs d'interprétation. Ces valeurs isotopiques semblaient cependant indiquer que la matière organique de la côte témoigne d'un $\delta^{15}\text{N}$ plus faible que celui de la matière organique océaniques. Cela pourrait avoir des conséquences sur le calcul des niveaux trophiques des deux espèces. Ceci souligne l'importance d'acquérir rapidement une meilleure connaissance locale des signatures isotopiques des producteurs primaires et de la matière particulaire au sein des différents habitats

aquatiques (milieu océanique en surface et en profondeur, rivières, embouchures, zones côtières, etc.) et sur différentes périodes.

Les échantillons de vertèbres analysés ici en $\delta^{13}\text{C}$ et en $\delta^{15}\text{N}$, ont été simplement broyés et analysés. Les vertèbres étant composées à la fois de matière organique comme le collagène et de matière inorganique comme l'Hydroxyapatite, certains auteurs suggèrent de traiter les échantillons afin d'éliminer la matière inorganique, pour éviter d'éventuels biais (Kim & Koch, 2012). Différentes méthodes de préparations existent, à travers l'utilisation d'EDTA (acide éthylène diamine tétra-acétique), ou d'acide chloridrique (Kim & Koch, 2012). Toutes les études sur les isotopes dans les vertèbres de requins ne font pas forcément de traitements et, lorsque les traitements sont effectués, leurs effets sur les résultats sont variables selon les études (Carlisle et al., 2015 ; Estupiñan-Montano et al., 2019 ; Estrada et al., 2006 ; Kerr et al., 2006 ; Kim & Koch, 2012 ; Loo-Andrade et al., 2015). Des tests préliminaires avec l'utilisation d'EDTA ont été réalisés dans cette thèse. Cependant, la taille réduite des échantillons n'a pas permis de récupérer suffisamment de matière après traitement, rendant impossible l'extraction de la matière inorganique sans détruire l'échantillon. Ainsi, aucun pré-traitement des échantillons n'a été retenu pour ces analyses. Il serait cependant intéressant de tester ces traitements sur les vertèbres de nos espèces pour mieux comprendre leurs effets. Cela permettrait également de savoir si une correction de nos résultats est nécessaire, comme cela est parfois le cas pour l'extraction de l'urée ou de lipides dans les tissus mous des requins (Martin & Jaquemet, 2019). En outre, il serait intéressant de comparer les valeurs des ratios isotopiques des vertèbres à celles des différents tissus plus généralement utilisés.

V. C. Comparaison de l'utilisation de l'habitat

L'utilisation de l'habitat par les deux espèces de requins et son évolution ontogénique ont été étudiées par analyse fine de la composition de leurs vertèbres, particulièrement en éléments traces et de $\delta^{18}\text{O}$. Cette méthode, relativement nouvelle et encore peu maîtrisée. Elle avait déjà été appliquée chez le requin bouledogue (Livernois et al., 2019 ; Tillett et al., 2011 ; Werry et al., 2011), mais jamais encore chez le requin tigre. Les études passées avaient principalement mis en évidence la dépendance à la côte

et aux eaux douces du requin bouledogue, notamment pour la mise bas et la croissance juvénile (Livernois et al., 2019 ; Tillett et al., 2011 ; Werry et al., 2011). Le caractère euryhalin du requin bouledogue et son utilisation des eaux douces, des rivières ou des fleuves est un phénomène bien connu dans le monde (Compagno, 1994 ; Gausmann, 2021 ; Tillett et al., 2011 ; Werry et al., 2011). Cependant, même si la présence du requin bouledogue était bien avérée à l'île de La Réunion, son utilisation locale des habitats était encore peu connue. Par ailleurs, dans un contexte d'île volcanique jeune, où les rivières et leurs connexions à la mer sont étroites ou partiellement inexistantes, cette thèse apporte une réelle contribution quant à la précision de la dépendance des individus de l'espèce notamment des juvéniles, à la côte et aux eaux douces (chapitre III). De même, si le requin tigre était connu mondialement pour effectuer de grandes migrations transocéaniques, son utilisation des habitats était très mal connue, notamment au stade juvénile (Holland et al., 2019). Cette thèse a permis de tester l'efficacité de l'analyse des compositions en éléments traces des vertèbres afin de préciser le cycle de vie ainsi que les habitats clés de cette espèce hautement migratrice (chapitres IV).

De plus, les résultats obtenus confirment les différences majeures de cycle de vie et d'habitats essentiels entre les deux espèces, alors même qu'elles sont toutes les deux capturées autour de l'île où elles partagent en partie certaines zones d'alimentation (voir plus haut). Les différences de signatures élémentaires sont plus marquées entre les deux espèces, qu'entre sexes au sein de chaque espèce (Fig. 82). Cela confirme que les deux espèces n'ont globalement pas les mêmes habitats principaux, quel que soit le sexe. Cependant, le chevauchement partiel des ellipses montre qu'elles partagent tout de même certains habitats, au moins à une période de leur vie (Fig. 82). Au sein de chaque espèce, des différences dans l'utilisation de l'habitat existent, soit au cours de la vie, soit entre individus. En effet, la diversité des profils de signatures élémentaires observés le long des vertèbres a montré d'une part l'existence de groupes d'individus avec des comportements migratoires différents chez les deux espèces. D'autre part, la présence d'un certain nombre d'individus « particuliers » parmi les deux populations présentes autour de l'île.

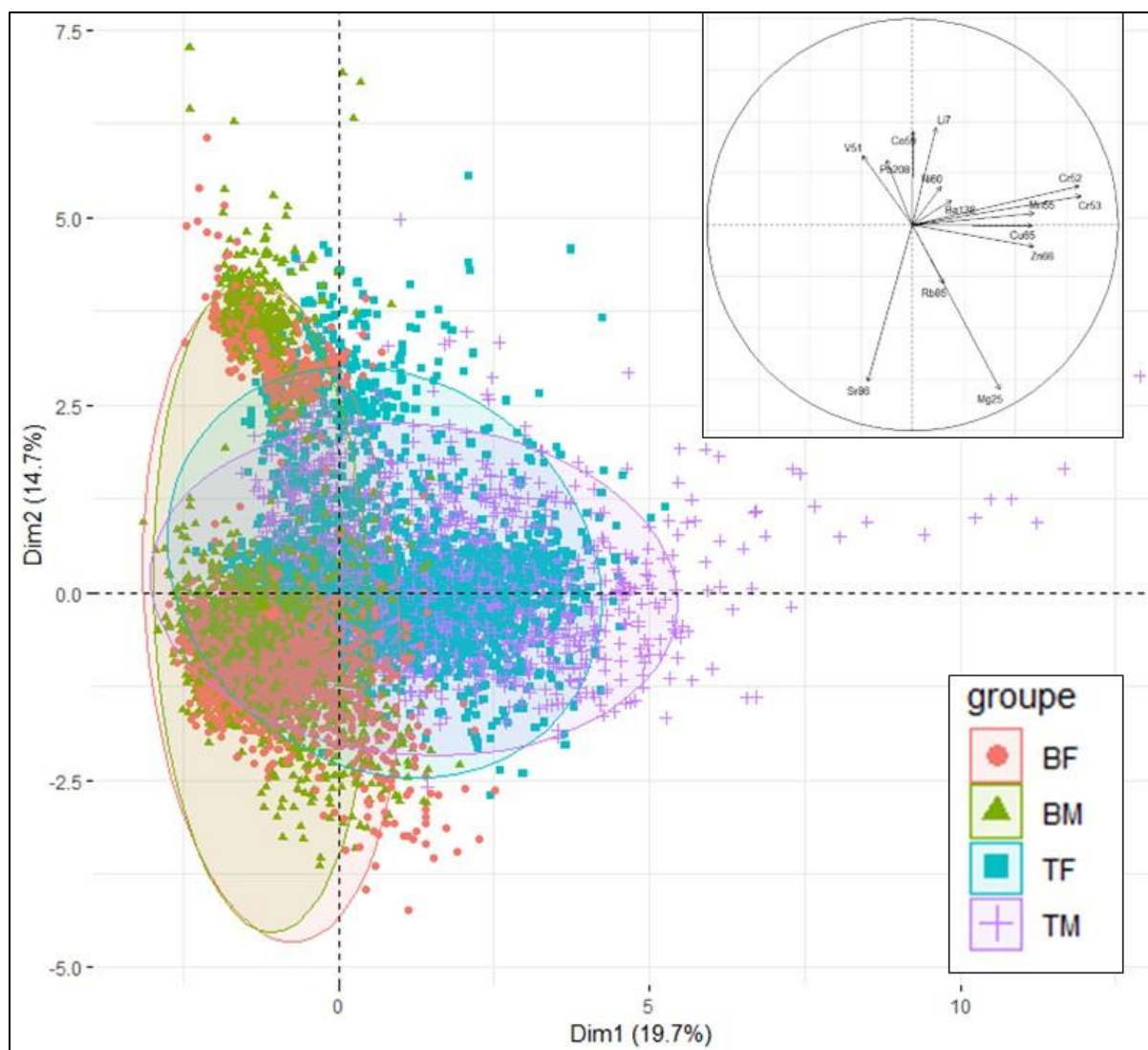


Figure 83 : ACP des différentes signatures chimiques pour l'ensemble des individus et pour toutes leurs vies. Chaque point correspond à un spot laser, soit à une période de la vie d'un individu et chaque individu est représenté par plusieurs points. Les espèces et les sexes ont été séparés : B : requin bouledogue, T : requin tigre, F : femelle, M : mâle.

Chez le requin bouledogue, le signal élémentaire enregistré dans les vertèbres juste avant la capture varie selon le site de pêche. Ceci indique que cette espèce est suffisamment résidente pour intégrer les signatures physico-chimiques de ses différents habitats de vie autour de l'île (chapitre IV). Ainsi, la capture de juvéniles dans des zones particulières (rivières, bassin de construction littoral, bassin portuaire) a permis de mettre en évidence la signature contrastée en certains éléments pour certaines masses d'eau fréquentées. Les teneurs multi-élémentaires observées sur la partie juvénile des vertèbres ont démontré que, comme dans d'autres zones du globe (Campagno, 1994 ; Gausmann, 2021 ; Tillett et al., 2011 ; Werry et al., 2011), les requins bouledogue de La Réunion dépendent des eaux douces au stade juvénile.

Cependant, les véritables incursions en eaux douces, dans les rivières, restent des événements très rares dans cette partie du monde, probablement du fait de la connexion limitée des rivières de l'île à la mer. A La Réunion, les juvéniles de l'espèce utilisent ainsi principalement des eaux côtières sous influence continentale, particulièrement les embouchures d'étangs (notamment l'embouchure de l'étang du Gol, à Saint-Louis dans le sud de l'île, et l'embouchure de l'étang de Saint-Paul, à l'ouest de l'île). Les déplacements au cours de la vie sont fréquents mais les requins bouledogue semblent en grande majorité résidents autour de l'île, où ils fréquentent essentiellement les eaux côtières. En effet, seul un des 27 individus analysés présentait des valeurs élémentaires particulièrement différentes des autres, et ce au début de sa vie. A part pour cet individu, supposé venir d'une autre zone géographique et arrivé à La Réunion au stade juvénile, aucune autre migration longue durée n'a été détectée, soulignant le caractère résident de l'espèce, déjà décrit dans d'autres zones du globe (Heupel et al., 2010).

Le requin tigre semble avoir un comportement d'utilisation de l'habitat radicalement différent. Premièrement, nos résultats suggèrent que, pour la majorité des individus, le temps de résidence sur les sites finaux de capture n'est pas suffisamment long pour que la signature élémentaire des masses d'eaux soit enregistrée dans la vertèbre. Le signal correspondant à la zone de capture semble tout de même intégré à la vertèbre pour certains juvéniles, suggérant une mobilité moindre à ce stade de la vie. Les analyses ne permettent également pas d'identifier de patron clair en termes d'utilisation de l'habitat pour les individus capturés autour de l'île. En revanche, ils mettent plutôt en évidence une grande variabilité intra- et inter-individuelle des masses d'eaux fréquentées au cours de la vie. Cependant, le lien observé entre la variabilité des signatures multi-élémentaires et la taille des individus chez cette espèce suggère que son utilisation de l'habitat diffère selon la taille des individus. Bien sûr, il est également possible que l'enregistrement physiologique du signal dans la vertèbre change avec le temps (McMillan et al., 2017). Cependant, au vu des connaissances générales et des autres études dans le monde sur les migrations du requin tigre (Holmes et al., 2014), le plus probable est que les individus de l'espèce capturés autour de l'île aient été constamment en déplacement (horizontalement et/ou verticalement) dans des eaux océaniques pendant la majorité de leur vie, y compris pour certains pendant la vie juvénile. Ceci explique que les signatures des sites de captures ne sont

que rarement enregistrées dans la vertèbre chez cette espèce. Aussi, le chevauchement élevé des ellipses des signatures du bord de la vertèbre, reflètent la moyenne des signatures des différents lieux visités avant la capture. Cela confirme que La Réunion n'est qu'une partie de l'habitat des requins tigre et qu'il n'y a pas ou peu d'individus résidents. La recapture de certains individus marqués (S. Jaquemet pers. Com.) suggère néanmoins une fidélité à ce site au cours du temps. Le caractère fortement migrateur de l'espèce explique également la variabilité inter-individuelle forte des profils élémentaires observée. De ce fait, ça suggère une (ou des) origine(s) lointaine(s) pour plusieurs des individus capturés à proximité de l'île au stade adulte.

Ainsi, les analyses de la composition chimique des vertèbres ont permis de mettre en évidence que les populations des deux espèces à La Réunion diffèrent quant à leurs cycles de vie, leurs comportements migratoires ainsi que leurs habitats essentiels. Cependant, l'analyse élémentaire des vertèbres de requins est encore une méthode exploratoire et peu maîtrisée. En l'appliquant sur deux espèces d'écologie migratoire contrastée, cette étude a permis de préciser les limites de la méthode. Elle permet également de confirmer le lien entre les teneurs des vertèbres en certains éléments avec certaines conditions environnementales. Notamment, dans le cas de La Réunion ainsi que pour ces espèces, des teneurs plus élevées en Sr et en Li dans les vertèbres semblent refléter les signatures d'eaux océaniques. Au contraire, le Rb, le Mn, le Mg et le Ba sont associés aux habitats côtiers, aux eaux douces ou aux apports terrigènes. Toutefois, de nombreuses inconnues subsistent quant à ces relations. Dans le cas de La Réunion, l'analyse d'individus des deux espèces capturées dans d'autres régions de l'île (au nord et à l'est notamment) pourrait servir comme référence et permettre de mieux comprendre le comportement des différents éléments. Pour autant, la valeur de la composition chimique des vertèbres de requins comme traceur d'environnement est loin d'être complètement maîtrisée, d'autant plus que l'intégration des différents éléments dans la vertèbre peut varier selon l'espèce (McMillan et al., 2017). Ceci souligne le besoin de valider la méthode pour mieux comprendre le comportement des éléments et leur intégration dans les vertèbres de requin. Une possibilité serait de garder des individus en captivité dans des bassins dont on maîtrise et connaît la composition chimique, bien que cela nécessite une logistique et des techniques adaptées (Pistevos et al., 2019 ; Werry et al., 2011). Cependant, si les requins bouledogue supportent la vie en captivité, de telles expériences pourraient être plus

difficiles pour une espèce plus mobile comme le requin tigre. Une alternative pour valider ou mieux comprendre la méthodologie serait de coupler l'analyse de vertèbre à un suivi du déplacement des requins, par marquage acoustique ou satellite. Cette alternative permettrait de reconstituer leurs déplacements et/ou d'enregistrer leur environnement de vie (e.g. profondeur, température, salinité).

V. D. Implication en termes de gestion des espèces

A La Réunion, les connaissances locales sur l'écologie des requins tigre et bouledogue étaient très limitées. Pourtant, leur importance était cruciale, dans un contexte d'augmentation du nombre local d'attaques de requins sur l'Homme. Mais aussi, suite à la mise en place d'un programme intensif de pêche de prévention qui menaçait potentiellement leurs deux populations.

Les résultats de cette thèse apportent des informations inédites et précieuses pour la gestion des stocks locaux des deux espèces. La stratégie k et le fort caractère résident mis en évidence pour le requin bouledogue expliquent la diminution de ses captures dans le temps (DeBarros et al., 2022 ; Niella et al., 2021), et confirment que la pêche de prévention a un effet sur la taille et la densité de sa population autour de l'île. A ce stade, nous ne savons pas à quel point la population locale de l'île participe à la production des individus qui recrutent dans d'autres populations ou localités. Nous ignorons donc si cette pêche aura des conséquences ailleurs, par exemple dans les îles environnantes. Par contre, autour de l'île, la réduction du nombre de requins bouledogue liée à la pêche préventive a libéré leur niche écologique. Cette dernière, apparaît déjà partiellement remplie, notamment au stade juvénile, par les requins tigre, qui semblent migrer dans les habitats côtiers de La Réunion. Ainsi, même si la pêche de prévention est efficace sur le requin bouledogue et que le nombre local d'attaques a diminué, le prélèvement des grands individus qu'elle implique est susceptible d'entraîner une modification de la composition des communautés de requins. Tout comme leurs comportements dans les eaux réunionnaises. Pour anticiper au mieux l'effet des pêches de prévention à la Réunion, les paramètres démographiques estimés ou calculés pour les deux espèces dans cette thèse peuvent également être

utilisés dans des modélisations de dynamique des populations. Cependant, le requin tigre étant une espèce migratrice et très mobile, plusieurs études ont souligné la nécessité de mettre en place des programmes de conservation pour cette espèce à vaste échelle spatiale (Holland et al., 2019). Notamment, une seule et même population panmictique de requin tigre se répartirait dans tout le bassin indopacifique (Pirog et al., 2019). Ceci complexifie la mise en place de modèles de dynamique de population pour cette espèce. De plus, cela suggère que la pêche de prévention locale à La Réunion, en affectant la population globale à l'échelle du bassin indopacifique, pourrait limiter l'impact des efforts de conservation mis en place dans d'autres localités.

Cette thèse a également mis en évidence l'importance de certaines zones réunionnaises pour les requins, notamment celles des embouchures d'étangs ou de rivières pour les juvéniles de requin bouledogue. Que ce soit dans un objectif de réduction du "risque requin" ou de gestion ou conservation de l'espèce, les habitats préférentiels des juvéniles constituent des zones importantes à surveiller. Pour cela, il est urgent de préciser la distribution spatiale de l'espèce autour de La Réunion, en particulier dans le sud, l'est ou le nord de l'île, où les données de pêche sont très limitées. En effet, des études locales par suivi acoustique ont montré que les requins bouledogue sont capables d'excursions tout autour de l'île (Soria et al., 2015, Soria et al., 2021). Ainsi, même s'il semble que les juvéniles de l'espèce résidents essentiellement dans leurs habitats de capture à l'ouest de l'île. Il ne faut pas écarter la probabilité que d'autres zones d'habitats préférentiels existent au stade juvénile sachant que dans sa partie est, l'île renferme le plus de systèmes d'eaux douces (étangs littoraux et rivières). La variabilité des signatures observées dans les parties adultes des vertèbres de l'espèce, y compris sur le plan trophique (voir plus haut), suggère que les zones non échantillonnées à l'est, au sud ou au nord de La Réunion pourraient également être utilisées par les adultes de l'espèce. Cela pourrait avoir des conséquences sur la spatialisation du risque d'attaque autour de l'île. Cette possibilité est d'autant plus plausible que les études de marquage ont montré que les requins bouledogue ne sont au final pas particulièrement associés aux récifs coralliens de l'ouest de l'île, ni à l'aire de la réserve naturelle marine de La Réunion qui s'y trouve (Soria et al., 2019). L'attractivité de cette aire marine protégée pour le requin

bouledogue reste donc à déterminer, ainsi que les zones d'alimentation préférentielle exactes de ses adultes.

Une forte variabilité inter-individuelle de comportement migratoire, en lien avec la diversité des stratégies alimentaires des individus autour de l'île a été aussi observée pour le requin tigre. Il est important de la prendre en compte dans la gestion du "risque requin" à La Réunion. En effet, le comportement des espèces peut difficilement être généralisé et il est important d'avoir une prise en compte adaptée aux différents comportements identifiés au sein de chaque population. Ce comportement différent de certains individus "singuliers" est d'ailleurs au cœur d'une théorie tentant d'expliquer certaines attaques de requin sur l'Homme (Clua et al., 2021). Dans le cas de La Réunion, ceci s'illustre par les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ particulièrement élevées en fin de vie pour seulement un des adultes de requin bouledogue et quatre des adultes de requins tigre analysés. Cette observation laisse suggérer que seuls ces derniers étaient spécialisés sur l'ingestion de grandes proies, de niveau trophique élevé.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Cette thèse a permis de préciser la valeur de l'analyse de la structure et de la composition des vertèbres pour préciser l'écologie de deux espèces de requin exploitées et impliquées dans les attaques sur l'Homme. Sur le plan méthodologique, ce travail a surtout permis de tester la valeur des analyses de composition élémentaires des vertèbres. Cette méthode reste relativement nouvelle et exploratoire afin de décrire l'écologie migratoire de deux espèces sympatriques mais au comportement différent. Il a été démontré que les analyses multi élémentaires permettent de discriminer différents groupes d'individus, utilisant des habitats différents au long de leur vie. Il a également été démontré que certains éléments sont particulièrement intéressants pour identifier la fréquentation de masse d'eaux différentes, plus ou moins contrastées (océaniques, côtières, estuariennes, etc.). Ainsi l'analyse des vertèbres constitue une bonne manière de valoriser les captures préventives de requins afin de mieux comprendre leurs écologies et étudier des aspects peu connus de leur utilisation de l'habitat et de son évolution. Cependant, tous les aspects de la méthode ne sont pas complètement maîtrisés et des analyses complémentaires sont nécessaires pour mieux préciser pleinement les limites et le potentiel cette approche très prometteuse.

Parmi les différents aspects de l'écologie des espèces, nous nous sommes principalement intéressés aux traits d'histoires de vie des deux requins, ainsi qu'à la variabilité interindividuelle de leur écologie trophique et de leur utilisation de l'habitat tout au long de la vie. Les résultats obtenus montrent que les populations des deux espèces pêchées autour de l'île ont une croissance lente et se reproduisent tardivement, atteignant de grandes tailles et des âges élevés. Elles affichent ainsi une stratégie « k », qui les rend vulnérables à la pêche, notamment à la capture des grands adultes reproducteurs. Les modèles bayésiens de von Bertalanffy apportent les meilleures estimations de la croissance et des tailles-à-l'âge locales pour les deux espèces. Leur utilisation a montré que les requins bouledogue et les requins tigre pêchés autour de l'île naissent à des tailles respectives d'environ 92 et 112 cm, et

atteignent respectivement des tailles maximales d'environ 320 et 425 cm. Les deux espèces présentent toutes deux une différence de croissance suivant le sexe, les femelles atteignant des tailles plus élevées que les mâles. Des similitudes existent ainsi entre les stratégies de vie des deux espèces à La Réunion. Cependant elles ont des croissances différentes, les requins tigre pêchés autour de l'île atteignant des longueurs totales bien plus grandes, et étant significativement plus grands à âge égal, que les requins bouledogue capturés par les pêches locales.

L'écologie trophique des deux espèces affiche également des similitudes et des différences. En effet, les deux espèces affichent une augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ au cours de la vie et un effet maternel sur cet isotope est identifié pour leurs premiers stades de vies. Cependant, le requin tigre présente toujours des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ supérieures à celles des requins bouledogue, chez qui par contre les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ sont plus variables et en moyenne plus élevées. Les enveloppes de niches isotopiques des deux espèces indiquent que ces dernières utilisent différemment les ressources alimentaires permettant ainsi de réduire la compétition entre leurs individus sympatriques. De manière générale, les requins bouledogue dépendent de ressources plus côtières que le requin tigre, et ce, quel que soit le stade de vie. L'écologie trophique de cette dernière espèce semble également plus complexe, avec des différences significatives de signature en $\delta^{13}\text{C}$ en fonction du stade de vie et du sexe. Ceci a permis de mettre notamment en évidence la particularité de l'alimentation juvénile chez les requins bouledogue de La Réunion, avec les gammes de $\delta^{13}\text{C}$ les plus larges et des différences marquées entre les deux sexes.

Les analyses des teneurs en éléments traces et en $\delta^{18}\text{O}$ le long des vertèbres ont permis d'expliquer ces différences par des comportements migratoires et des utilisations de l'habitat réunionnais, contrastés entre les deux espèces. Ainsi, le requin bouledogue affiche un comportement très résident autour de l'île et une forte dépendance aux eaux douces pour sa vie juvénile. Les migrations longue-distance semblent rares pour le stock local de cette espèce, avec seulement un individu pêché près de l'île identifié comme venant d'ailleurs. Le requin tigre affiche quant à lui un comportement totalement différent. En effet, même au stade juvénile, cette espèce ne semble pas rester longtemps dans chacun de ses habitats autour de l'île. Au contraire, les requins tigre débarqués à La Réunion, semblent avoir été en déplacement au cours

de la majorité de leur vie, alternant entre différents habitats et profondeurs. Beaucoup d'entre eux semblent avoir grandi dans d'autres habitats que ceux de l'île, avec potentiellement une modification du type d'habitat utilisé selon la taille des individus.

Dans un contexte de gestion des interactions Homme-requins et de conservation des populations de ces deux espèces, cette étude apporte des éléments essentiels pour la compréhension de leur écologie et de leur comportement. Elle confirme l'impact négatif de la pêche de prévention sur la population locale de requin bouledogue. En effet, nos résultats montrent que les requins bouledogue pêchés étaient présents dans les eaux de La Réunion depuis des décennies, c'est-à-dire bien avant l'augmentation des attaques. Le caractère fortement résident de l'espèce à La Réunion explique que la pêche systématique de ses plus grands individus ait réduit la densité de ses individus autour de l'île. Cette dernière affecte d'ailleurs probablement de façon marquée la taille de la population locale, avec des risques forts pour sa conservation sur le long terme. Même s'il est plus complexe à prédire, l'impact de la pêche de prévention sur les densités de requins tigre est non-négligeable lui aussi. En effet, nos résultats montrent que cette dernière contribue probablement à attirer les juvéniles de l'espèce à La Réunion, en remplacement des requins bouledogue adultes qu'elle capture. Cependant, du fait du caractère hautement migrateur de l'espèce, elle risque également d'affecter les pêches de requin tigre dans tout le bassin indopacifique, par le prélèvement ciblé à La Réunion d'adultes migrants susceptibles de contribuer au recrutement de l'espèce sur toute l'étendue géographique de la vaste population identifiée pour cette région du Globe. Ces différents paramètres doivent être pris en compte pour l'aide à la décision dans le cadre des politiques publiques actuelles et futures, que ce soit au niveau de l'île elle-même ou à plus vaste échelle.

BIBLIOGRAPHIE

Bibliographie

- Afonso, A. S., & Hazin, F. H. (2014). Post-release survival and behavior and exposure to fisheries in juvenile tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, from the South Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *454*, 55–62.
- Afonso, A. S., & Hazin, F. H. V. (2015). Vertical Movement Patterns and Ontogenetic Niche Expansion in the Tiger Shark, *Galeocerdo cuvier*. *PLOS ONE*, *10*, e0116720.
- Afonso, A. S., Hazin, F. H. V., Barreto, R. R., Santana, F. M., & Lessa, R. P. (2012). Extraordinary growth in tiger sharks *Galeocerdo cuvier* from the South Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, *81*, 2080–2085.
- Ajemian, M. J., Drymon, J. M., Hammerschlag, N., Wells, R. D., Street, G., Falterman, B., ... Fischer, C. (2020). Movement patterns and habitat use of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) across ontogeny in the Gulf of Mexico. *PLoS One*, *15*, e0234868.
- Albins, M. A., & Hixon, M. A. (2013). Worst case scenario: potential long-term effects of invasive predatory lionfish (*Pterois volitans*) on Atlantic and Caribbean coral-reef communities. *Environmental Biology of Fishes*, *96*, 1151–1157.
- Allen, P. J., Hobbs, J. A., Cech Jr., J. J., Van Eenennaam, J. P., & Doroshov, S. I. (2009). Using Trace Elements in Pectoral Fin Rays to Assess Life History Movements in Sturgeon: Estimating Age at Initial Seawater Entry in Klamath River Green Sturgeon. *Transactions of the American Fisheries Society*, *138*, 240–250.
- Artetxe-Arrate, I., Fraile, I., Farley, J., Darnaude, A. M., Clear, N., Dettman, D. L., ... Murua, H. (2021). Otolith $\delta^{18}\text{O}$ Composition as a Tracer of Yellowfin Tuna (*Thunnus albacares*) Origin in the Indian Ocean. *Oceans*, *2*, 461–476.
- Bae, S. E., & Kim, J.-K. (2020). Otolith microchemistry reveals the migration patterns of the flathead grey mullet *Mugil cephalus* (Pisces: Mugilidae) in Korean waters. *Journal of Ecology and Environment*, *44*, 21.

- Barnes, T., & Gillanders, B. (2013). Combined effects of extrinsic and intrinsic factors on otolith chemistry: Implications for environmental reconstructions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70.
- Barnett, A., Redd, K. S., Frusher, S. D., Stevens, J. D., & Semmens, J. M. (2010). Non-lethal method to obtain stomach samples from a large marine predator and the use of DNA analysis to improve dietary information. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 393, 188–192.
- de Barros, M. S. F., de Oliveira, C. D. L., & da Silva Batista, V. Is restricting catch to young sharks only more sustainable? Exploring a controversial management strategy for bull, tiger, blue and bonnethead sharks. *Fisheries Management and Ecology*.
- Beamish, R. J., & Fournier, D. A. (1981). A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 982–983.
- Beck, M. W., Heck, K. L., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., ... Weinstein, M. P. (2001). The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. *BioScience*, 51, 633.
- Begg, G. A., & Weidman, C. R. (2001). Stable d13C and d18O isotopes in otoliths of haddock *Melanogrammus aeglefinus* from the northwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 216, 223–233.
- Bernard, A. M., Finnegan, K. A., Pavinski Bitar, P., Stanhope, M. J., & Shivji, M. S. (2021). Genomic Assessment of Global Population Structure in a Highly Migratory and Habitat Versatile Apex Predator, the Tiger Shark (*Galeocerdo cuvier*). *The Journal of Heredity*, 112, 497–507.
- Birkmanis, C. A., Freer, J. J., Simmons, L. W., Partridge, J. C., & Sequeira, A. M. M. (2020). Future Distribution of Suitable Habitat for Pelagic Sharks in Australia Under Climate Change Models. *Frontiers in Marine Science*, 7.
- Blaison, A., Jaquemet, S., Guyomard, D., Vangrevelinghe, G., Gazzo, T., Cliff, G., ... 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, 199–208.

- Bonfil, R. (1994). *Overview of world elasmobranch fisheries*. Food & Agriculture Org.
- Bouchon-Navaro, Y., Bouchon, C., Louis, M., & Legendre, P. (2005). Biogeographic patterns of coastal fish assemblages in the West Indies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 315, 31–47.
- Boussarie, G., Bakker, J., Wangensteen, O. S., Mariani, S., Bonnin, L., Juhel, J.-B., ... Robbins, W. D. (2018). Environmental DNA illuminates the dark diversity of sharks. *Science advances*, 4, eaap9661.
- Bozec, Y.-M., Gascuel, D., & Kulbicki, M. (2004). Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (Uvea, Loyalty islands, New Caledonia). *Aquatic Living Resources*, 17, 151–162.
- Branstetter, S. (1990). Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the northwest Atlantic.
- Branstetter, S., Musick, J. A., & Colvocoresses, J. A. (1987). A Comparison Of The Age And Growth Of The Tiger Shark, *Galeocerdo-Cuvieri*, From Off Virginia And From The Northwestern Gulf-Of-Mexico. *FISHERY BULLETIN*, 85, 12.
- Branstetter, S., & Stiles, R. (1987). Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus Zeucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 20, 169–181.
- Brown, C. J., & Roff, G. (2019). Life-history traits inform population trends when assessing the conservation status of a declining tiger shark population. *Biological Conservation*, 239, 108230.
- Brunnschweiler, J., & Van Buskirk, J. (2007). Satellite tagging of bull sharks at Walker's Cay in the Bahamas. *Behavioural Studies of Free-Ranging Sharks: Direct Observation and Satellite Telemetry*, 73.
- Caillet, G. M., & Goldman, K. J. (2004). Age determination and validation in chondrichthyan fishes. *J. C. Carrier, J. A. Musick & M. R. Haithaus (Eds.), Biology of sharks and their relatives* (pp. 399–447). Boca Raton, Florida, United States.

Cailliet, G., & Goldman, K. (2004). Age determination and validation in chondrichthyan fishes. In 'Biology of Sharks and Their Relatives'.(Eds JC Carrier, JA Musick and MR Heithaus.) pp. 399–447. *CRC Press: Boca Raton, FL, 10*, 9780203491317.

Cailliet, G., Goldman, K., Carrier, J., Musick, J., & Heithaus, M. (2004). Biology of sharks and their relatives.

Cailliet, G. M. (1990). Elasmobranch age determination and verification: an updated review. *NOAA Tech. Rep. NMFS, 90*, 157–165.

Cambra, M., Madrigal-Mora, S., Chinchilla, I., Golfín-Duarte, G., Lowe, C. G., & Espinoza, M. (2021). First record of a potential neonate tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) at a remote oceanic island in the Eastern Tropical Pacific. *Journal of Fish Biology, 99*, 1140–1144.

Campana, S. E., Annand, M. C., & Mcmillan, A. I. (1995). Graphical and Statistical Methods for Determining the Consistency of Age Determinations. *Transactions of the American Fisheries Society, 124*, 131–138.

Campana, S. E., Natanson, L. J., & Myklevoll, S. (2002). Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 59*, 450–455.

Campana, S. E., Ferretti, F., & Rosenberg, A. (2016). Sharks and other elasmobranchs. *The first global integrated marine assessment, World Ocean Assessment I, United Nations* (pp. 1437–1451). United Nations New York.

Campana, S., Marks, L., Joyce, W., Hurley, P., Showell, M., & Kulka, D. (1999). *An analytical assessment of the porbeagle shark (Lamna nasus) population in the northwest Atlantic*. Fisheries & Oceans Canada, Canadian Stock Assessment Secretariat.

Casey, J., Pratt Jr, H., & Stillwell, C. (1985). Age and growth of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) from the western North Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 42*, 963–975.

Castro, J. I. (1983). *The sharks of North American waters*. Texas: Texas A & M University Press College Station. Vol. 1.

Chang, W. Y. (1982). A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 39*, 1208–1210.

- Chang, W.-B., Leu, M.-Y., & Fang, L.-S. (1997). Embryos of the whale shark, *Rhincodon typus*: early growth and size distribution. *Copeia*, 1997, 444–446.
- Chapman, B. K., & McPhee, D. (2016). Global shark attack hotspots: Identifying underlying factors behind increased unprovoked shark bite incidence. *Ocean & Coastal Management*, 133, 72–84.
- Chapman, D. D., Firchau, B., & Shivji, M. S. (2008). Parthenogenesis in a large-bodied requiem shark, the blacktip *Carcharhinus limbatus*. *Journal of Fish Biology*, 73, 1473–1477.
- Christiansen, H. (2011). Developing and applying elemental composition of shark vertebrae as a tool for quantifying life history characteristics over ontogeny. 131.
- Chynel, M., Munsch, C., Bely, N., Héas-Moisan, K., Pollono, C., & Jaquemet, S. (2021). Legacy and emerging organic contaminants in two sympatric shark species from Reunion Island (Southwest Indian Ocean): Levels, profiles and maternal transfer. *Science of the Total Environment*, 751, 141807.
- Cliff, G., & Dudley, S. (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.
- Cliff, G., & Dudley, S. F. (2011). Reducing the environmental impact of shark-control programs: a case study from KwaZulu-Natal, South Africa. *Marine and Freshwater Research*, 62, 700–709.
- Clua, E., Meyer, C., Linnell, J., Baksay, S., Haguenaer, A., Vely, M., ... Planes, S. (2021). *Hunting the hunter: using genetic profiling for improved management of shark attacks on humans*.
- Coiraton, C., Amezcua, F., & Ketchum, J. T. (2020). New insights into the migration patterns of the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* based on vertebral microchemistry. *Marine Biology*, 167, 1–18.
- Colman, J. G. (1997). A review of the biology and ecology of the whale shark. *Journal of Fish Biology*, 51, 1219–1234.
- Compagno, L., Dando, M., & Fowler, S. (2005). *A Field Guide to Sharks of the World*.

- Compagno, L. J., Marks, M. A., & Fergusson, I. K. (1997). Threatened fishes of the world: *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758)(Lamnidae). *Environmental Biology of Fishes*, 50, 61.
- Compagno, L. J., & Garrick, J. (1981). *Nasolamia*, new genus, for the shark *Carcharhinus velox* Gilbert, 1898 (Elasmobranchii: Carcharhinidae). Department of Zoology, Victoria University of Wellington.
- Compagno, L. J., Ebert, D. A., & Smale, M. J. (1989). *Guide to the sharks and rays of southern Africa*. London: New Holland Ltd.
- Compagno, L. J. V. (1984). *FAO species catalogue Vol.4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes*. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date Part 2 - Carcharhiniformes. In *FAO Fisheries Synopsis*. Rome: FAO. 125. Rome. p. 655.
- Cortés, E. (1999). Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56, 707–717.
- Cortés, E. (2000). *Life History Patterns and Correlations in Sharks*. *Reviews in Fisheries Science*, 8, 299–344.
- Cortés, E. (2002). Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark populations and their conservation. *Conservation biology*, 16, 1048–1062.
- Creel, S., Christianson, D., Liley, S., & Winnie Jr, J. A. (2007). Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science*, 315, 960–960.
- Cruz-Martínez, A., Chiappa-Carrara, X., & 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.
- Cury, P., Fréon, P., Moloney, C. L., Shannon, L., & Shin, Y. (2005). Processes and patterns of interactions in marine fish populations: an ecosystem perspective. *The Sea*, 13, 475–553.
- Daly, J., Gunn, I., Kirby, N., Jones, R., & Galloway, D. (2007). Ultrasound examination and behavior scoring of captive broadnose sevengill sharks, *Notorynchus cepedianus* (Peron, 1807). *Zoo Biology*, 26, 383–395.

Daly, R., Smale, M. J., Cowley, P. D., & Froneman, P. W. (2014). Residency Patterns and Migration Dynamics of Adult Bull Sharks (*Carcharhinus leucas*) on the East Coast of Southern Africa. *PLOS ONE*, *9*, e109357.

Danchin, E., Giraldeau, L.-A., & Cézilly, F. (2005). *Ecologie Comportementale. Cours et Questions de réflexion*.

Darnaude, A. M., & Hunter, E. (2018). Validation of otolith $\delta^{18}\text{O}$ values as effective natural tags for shelf-scale geolocation of migrating fish. *Marine Ecology Progress Series*, *598*, 167–185.

Dean, M. N., Ekstrom, L., Monsonego-Ornan, E., Ballantyne, J., Witten, P. E., Riley, C., ... Omelon, S. (2015). Mineral homeostasis and regulation of mineralization processes in the skeletons of sharks, rays and relatives (Elasmobranchii). *Seminars in Cell & Developmental Biology*, *46*, 51–67.

Dean, M. N., & Summers, A. P. (2006). Mineralized cartilage in the skeleton of chondrichthyan fishes. *Zoology*, *109*, 164–168.

Dicken, M. L., Hussey, N. E., Christiansen, H. M., Smale, M. J., Nkabi, N., Cliff, G., & Wintner, S. P. (2017). Diet and trophic ecology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) from South African waters. *PLOS ONE*, *12*, e0177897.

Driggers, W. B., Jr, G. W. I., Grace, M. A., Gledhill, C. T., Henwood, T. A., Horton, C. N., & Jones, C. M. (2008). Pupping areas and mortality rates of young tiger sharks *Galeocerdo cuvier* in the western North Atlantic Ocean. *Aquatic Biology*, *2*, 161–170.

Duarte, C., Navarro, J., Acuña, K., Torres, R., Manríquez, P., Lardies, M., ... Aguilera, V. (2014). Combined effects of temperature and ocean acidification on the juvenile individuals of the mussel *Mytilus chilensis*. *Journal of Sea Research*, *85*, 308–314.

Dudgeon, C. L., Coulton, L., Bone, R., Ovenden, J. R., & Thomas, S. (2017). Switch from sexual to parthenogenetic reproduction in a zebra shark. *Scientific Reports*, *7*, 40537.

Dudley, S., & Cliff, G. (1993). Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 7. The blacktip shark *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes). *South African Journal of Marine Science*, *13*, 237–254.

Dudley, S. F., & Cliff, G. (2010). Shark control: methods, efficacy, and ecological impact. *Sharks and Their Relatives II* (pp. 583–608). CRC Press.

Dudley, S. F., & Simpfendorfer, C. A. (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*, 225–240.

Dudley, S., & Gribble, N. (1999). Case studies of the management of elasmobranch fisheries. Part 2. *FAO Fisheries Technical Paper*, 480–920.

Dufour, E., & Gerdeaux, D. (2001). Apports des isotopes stables ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, $^{36}\text{S}/^{34}\text{S}$, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) aux études écologiques sur les poissons. *Cybium*, *25*, 369–382.

Dulvy, N. K., Pacoureau, N., Rigby, C. L., Pollom, R. A., Jabado, R. W., Ebert, D. A., ... Simpfendorfer, C. A. (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology*, *31*, 4773–4787.e8.

Dulvy, N. K., Simpfendorfer, C. A., Davidson, L. N., Fordham, S. V., Bräutigam, A., Sant, G., & Welch, D. J. (2017). Challenges and priorities in shark and ray conservation. *Current Biology*, *27*, R565–R572.

Elsdon, T., & Gillanders, B. (2002). Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: Challenges for determining environmental histories of fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences - CAN J FISHERIES AQUAT SCI*, *59*, 1796–1808.

Elsdon, T. S., Wells, B. K., Campana, S. E., Gillanders, B. M., Jones, C. M., Limburg, K. E., ... Walther, B. D. (2008). Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences. *Oceanography and marine biology* (pp. 303–336). CRC Press.

Emmons, S. M., D'Alberto, B. M., Smart, J. J., & Simpfendorfer, C. A. (2021). Age and growth of tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) from Western Australia. *Marine and Freshwater Research*.

Espinoza, M., Heupel, M. R., Tobin, A. J., & Simpfendorfer, C. A. (2016). Evidence of partial migration in a large coastal predator: opportunistic foraging and reproduction as key drivers? *PloS one*, *11*, e0147608.

- Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., ... Jackson, J. B. (2011). Trophic downgrading of planet Earth. *science*, 333, 301–306.
- Estrada, J. A., Rice, A. N., Natanson, L. J., & Skomal, G. B. (2006). Use of Isotopic Analysis of Vertebrae in Reconstructing Ontogenetic Feeding Ecology in White Sharks. *Ecology*, 87, 829–834.
- Estupiñán-Montaño, C., Galván-Magaña, F., Sánchez-González, A., Elorriaga-Verplancken, F. R., Delgado-Huertas, A., & Páez-Rosas, D. (2019). Dietary ontogeny of the blue shark, *Prionace glauca*, based on the analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in vertebrae. *Marine Biology*, 166, 101.
- Estupiñán-Montaño, C., Estupiñán-Ortiz, J., Cedeño-Figueroa, L., Galván-Magaña, F., & Polo-Silva, C. (2017). Diet of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, and the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the eastern Pacific Ocean. *Turkish Journal of Zoology*, 47, 1111–1117.
- Evans, G. T., & Hoenig, J. M. (1998). Testing and viewing symmetry in contingency tables, with application to readers of fish ages. *Biometrics*, 54, 620–629.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 40, 503–537.
- Ferretti, F., Worm, B., Britten, G. L., Heithaus, M. R., & Lotze, H. K. (2010). Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters*, 13, 1055–1071.
- Fišer, C. (2019). Chapter 77 - Life histories. In W. B. White, D. C. Culver, & T. Pipan (Eds.), *Encyclopedia of Caves (Third Edition)* (pp. 652–657). Academic Press.
- Fourmanoir, P. (1961). Requins de la côte ouest de Madagascar. *Mem. Inst. Sci. Madagascar (Ser. F)*, 4, 1–81.
- Fowler, A., Campana, S., Thorrold, S., & Jones, C. (1995). Experimental assessment of the effect of temperature and salinity on elemental composition of otoliths using solution-based ICPMS. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences - CAN J FISHERIES AQUAT SCI*, 52, 1421–1430.
- Fowler, S. L., & Cavanagh, R. D. (2005). *Sharks, rays and chimaeras: the status of the Chondrichthyan fishes: status survey*. IUCN. Vol. 63.

- Frisch, A. J., Ireland, M., Rizzari, J. R., Lönnstedt, O. M., Magnenat, K. A., Mirbach, C. E., & Hobbs, J.-P. A. (2016). Reassessing the trophic role of reef sharks as apex predators on coral reefs. *Coral Reefs*, *35*, 459–472.
- Fritts, H. C., Blasing, T. J., Hayden, B. P., & Kutzbach, J. E. (1971). Multivariate Techniques for Specifying Tree-Growth and Climate Relationships and for Reconstructing Anomalies in Paleoclimate. *Journal of Applied Meteorology (1962-1982)*, *10*, 845–864.
- Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*.
- Gallagher, A. J., Staaterman, E. R., Cooke, S. J., & Hammerschlag, N. (2017). Behavioural responses to fisheries capture among sharks caught using experimental fishery gear. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *74*, 1–7.
- Gao, Y., Schwarcz, H. P., Brand, U., & Moksness, E. (2001). Seasonal Stable Isotope Records of Otoliths from Ocean-pen Reared and Wild Cod, *Gadus morhua*. *Environmental Biology of Fishes*, *61*, 445–453.
- Garrick, J. A. F. (1982). *Sharks of the Genus Carcharhinus*. NOAA technical Report NMFS Circ 445. p. 194.
- Gausmann, P. (2021). Synopsis of global fresh and brackish water occurrences of the bull shark *Carcharhinus leucas* Valenciennes, 1839 (Pisces: Carcharhinidae), with comments on distribution and habitat use. *42*, 55–213.
- Goldman, K. J. (2005). 6. Age and growth of elasmobranch fishes. *Management techniques for elasmobranch fisheries* (pp. 76–102)FAO Fisheries Technical Paper, 474.
- Gompertz, B. (1825). XXIV. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. In a letter to Francis Baily, Esq. F. R. S. &c. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, *115*, 513–583.
- Green, B. S., Mapstone, B. D., Carlos, G., & Begg, G. A. (2009). Introduction to otoliths and fisheries in the tropics. *Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology* (pp. 1–22). Springer.

- Grubbs, R. D. (2010). Ontogenetic Shifts in Movements and Habitat Use. *Sharks and their relatives II: Biodiversity, adaptive physiology, and conservation* (pp. 319–350).
- Guyomard, D., Perry, C., Tournoux, P. U., Cliff, G., Peddemors, V., & Jaquemet, S. (2019). An innovative fishing gear to enhance the release of non-target species in coastal shark-control programs: the SMART (shark management alert in real-time) drumline. *Fisheries Research*, *216*, 6–17.
- Hale, L., Dudgeon, J., Mason, A., & Lowe, C. (2007). Elemental signatures in the vertebral cartilage of the round stingray, *Urobatis halleri*, from Seal Beach, California. *Environmental Biology of Fishes* (pp. 317–325).
- Hamlett, W. C., Jones, C. J., & Paulesu, L. (2005). Placentatrophs in sharks. *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthys*, 463–502.
- Hammerschlag, N., Gallagher, A. J., Wester, J., Luo, J., & Ault, J. S. (2012). Don't bite the hand that feeds: assessing ecological impacts of provisioning ecotourism on an apex marine predator. *Functional Ecology*, *26*, 567–576.
- Hammerschlag, N., Gallagher, A. J., & Carlson, J. K. (2013). A revised estimate of daily ration in the tiger shark with implication for assessing ecosystem impacts of apex predators. *Functional Ecology*, *27*, 1273–1274.
- Hammerschlag, N., Skubel, R. A., Sulikowski, J., Irschick, D. J., & Gallagher, A. J. (2018). A comparison of reproductive and energetic states in a marine apex predator (the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*). *Physiological and Biochemical Zoology*, *91*, 933–942.
- Hammerschlag, N., & Sulikowski, J. (2011). Killing for conservation: the need for alternatives to lethal sampling of apex predatory sharks. *Endangered Species Research*, *14*, 135–140.
- Harry, A. V. (2018). Evidence for systemic age underestimation in shark and ray ageing studies. *Fish and Fisheries*, *19*, 185–200.
- Harvey, E. S., McLean, D., Frusher, S., Haywood, M. D. E., Newman, S. J., & Williams, A. (2013). *The use of BRUVs as a tool for assessing marine fisheries and ecosystems: a review of the hurdles and potential: 2011 national workshop*. Project. Perth, Western Australia] :

[Deakin, Australian Capital Territory: The University of Western Australia ; Fisheries Research and Development Corporation.

Hazin, F. H., Afonso, A. S., CASTILHO, P. C., Ferreira, L. C., & Rocha, B. C. (2013). Regional movements of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, off northeastern Brazil: inferences regarding shark attack hazard. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *85*, 1053–1062.

Heithaus, M. R. (2001). The Biology of Tiger Sharks, *Galeocerdo Cuvier*, in Shark Bay, Western Australia: Sex Ratio, Size Distribution, Diet, and Seasonal Changes in Catch Rates. *Environmental Biology of Fishes*, *61*, 25–36.

Heithaus, M. R., & Dill, L. M. (2002). Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, *83*, 480–491.

Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., Bejder, L., & Dill, L. M. (2005). Biology of sea turtles under risk from tiger sharks at a foraging ground. *Marine Ecology Progress Series*, *288*, 285–294.

Heithaus, M. R., Wirsing, A. J., Dill, L. M., & Heithaus, L. I. (2007). Long-term movements of tiger sharks satellite-tagged in Shark Bay, Western Australia. *Marine Biology*, *151*, 1455–1461.

Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., & Worm, B. (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in ecology & evolution*, *23*, 202–210.

Heupel, M., Whittier, J., & Bennett, M. (1999). Plasma steroid hormone profiles and reproductive biology of the epaulette shark, *Hemiscyllium ocellatum*. *Journal of Experimental Zoology*, *284*, 586–594.

Heupel, M., Knip, D., Simpfendorfer, C., & Dulvy, N. (2014). Sizing up the ecological role of sharks as predators. *Marine Ecology Progress Series*, *495*, 291–298.

Heupel, M., Carlson, J., & Simpfendorfer, C. (2007). Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series*, *337*, 287–297.

Hicks, A. S., Closs, G. P., & Swearer, S. E. (2010). Otolith microchemistry of two amphidromous galaxiids across an experimental salinity gradient: A multi-element approach

for tracking diadromous migrations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *394*, 86–97.

Holland, K. N., Anderson, J. M., Coffey, D. M., Holmes, B. J., Meyer, C. G., & Royer, M. A. (2019). A Perspective on Future Tiger Shark Research. *Frontiers in Marine Science*, *6*.

Holmes, B., Peddemors, V., Gutteridge, Geraghty, P., Chan, Tibbetts, I., & Bennett, M. (2015). Age and growth of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* off the east coast of Australia. *Journal of Fish Biology*, *87*, 422–448.

Holmes, B. J., Pepperell, J. G., Griffiths, S. P., Jaine, F. R. A., Tibbetts, I. R., & Bennett, M. B. (2014). Tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) movement patterns and habitat use determined by satellite tagging in eastern Australian waters. *Marine Biology*, *161*, 2645–2658.

Hussey, N. E. (2011). Stable isotope profiles of large marine predators: viable indicators of trophic position, diet, and movement in sharks? 2011.

Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J., & Husson, M. F. (2016). Package ‘factominer’. *An R package*, *96*, 698.

Hutto, R. L. (1985). Seasonal changes in the habitat distribution of transient insectivorous birds in southeastern Arizona: competition mediated? *The Auk*, *102*, 120–132.

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, *80*, 595–602.

Jaquemet, S., Smale, M. J., Blaison, A., Guyomard, D., & Soria, M. (2012). First observation of a pregnant tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) in Reunion Island, western Indian Ocean. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, *11*, 205–207.

Kajiura, S. M. (2001). Head Morphology and Electrosensory Pore Distribution of Carcharhinid and Sphyrnid Sharks. *Environmental Biology of Fishes*, *61*, 125–133.

Kalish, J. M. (1989). Otolith microchemistry: validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *132*, 151–178.

Kerr, L. A., Andrews, A. H., Cailliet, G. M., Brown, T. A., & Coale, K. H. (2006). Investigations of $\Delta^{14}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ in vertebrae of white shark (*Carcharodon carcharias*) from the eastern North Pacific Ocean. In J. K. Carlson & K. J. Goldman (Eds.), *Special Issue: Age and Growth of Chondrichthyan Fishes: New Methods, Techniques and Analysis* (pp. 337–353). Dordrecht: Springer Netherlands/Developments in Environmental Biology of Fishes.

Kim, S. L., & Koch, P. L. (2012). Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes*, *95*, 53–63.

Kitagawa, T., Ishimura, T., Uozato, R., Shirai, K., Amano, Y., Shinoda, A., ... Kimura, S. (2013). Otolith $\delta^{18}\text{O}$ of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* as an indicator of ambient water temperature. *Marine Ecology Progress Series*, *481*, 199–209.

Kneebone, J., Natanson, L. J., Andrews, A. H., & Howell, W. H. (2008). Using bomb radiocarbon analyses to validate age and growth estimates for the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the western North Atlantic. *Marine Biology*, *154*, 423–434.

Kolasinski, J., Rogers, K., Cuet, P., Barry, B., & Frouin, P. (2011). Sources of particulate organic matter at the ecosystem scale: a stable isotope and trace element study in a tropical coral reef. *Marine Ecology Progress Series*, *443*, 77–93.

Krausman, P. R. (1999). Some basic principles of habitat use. *Grazing behavior of livestock and wildlife*, *70*, 85–90.

Lagabrielle, E., Allibert, A., Kiszka, J. J., Loiseau, N., Kilfoil, J. P., & Lemahieu, A. (2018a). Environmental and anthropogenic factors affecting the increasing occurrence of shark-human interactions around a fast-developing Indian Ocean island. *Scientific Reports*, *8*, 3676.

Lagabrielle, E., Allibert, A., Kiszka, J. J., Loiseau, N., Kilfoil, J. P., & Lemahieu, A. (2018b). Environmental and anthropogenic factors affecting the increasing occurrence of shark-human interactions around a fast-developing Indian Ocean island. *Scientific reports*, *8*, 1–13.

Le Croizier, G., Lorrain, A., Sonke, J. E., Jaquemet, S., Schaal, G., Renedo, M., ... Point, D. (2020). Mercury isotopes as tracers of ecology and metabolism in two sympatric shark species. *Environmental Pollution*, *265*, 114931.

- Le Manach, F., Bach, P., Barret, L., Guyomard, D., Fleury, P.-G., Sabarros, P., & Pauly, D. (2015). Reconstruction of the domestic and distant-water fisheries catch of La Réunion (France), 1950–2010. (pp. 83–98).
- Lea, J. S. E., Wetherbee, B. M., Queiroz, N., Burnie, N., Aming, C., Sousa, L. L., ... Shivji, M. S. (2015). Repeated, long-distance migrations by a philopatric predator targeting highly contrasting ecosystems. *Scientific Reports*, 5, 11202.
- Lemahieu, A. (2015). Fréquentation et usages littoraux dans la Réserve Naturelle Marine de La Réunion.
- Lesturgie, P., Planes, S., & Mona, S. (2022). Coalescence times, life history traits and conservation concerns: An example from four coastal shark species from the Indo-Pacific. *Molecular Ecology Resources*, 22, 554–566.
- Levin, S. A. (1976). Population dynamic models in heterogeneous environments. *Annual review of ecology and systematics*, 287–310.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, 68, 619–640.
- Livernois, M. C., Fodrie, F. J., Heck, K. L., & Powers, S. P. (2019). Emergent intraspecific multiple predator effects shape estuarine trophic dynamics across a gradient of habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 511, 120–128.
- Livernois, M. C., Mohan, J. A., TinHan, T. C., Richards, T. M., Falterman, B. J., Miller, N. R., & Wells, R. J. D. (2021). Ontogenetic Patterns of Elemental Tracers in the Vertebrae Cartilage of Coastal and Oceanic Sharks. *Frontiers in Marine Science*, 8.
- Logan, J. M., & Lutcavage, M. E. (2010). Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*, 644, 231–244.
- Longhurst, A. (2007). The Indian Ocean-Indian South Subtropical Gyre Province (ISSG). *Ecological Geography of the Sea* (p. 285). Elsevier USA.
- Loor-Andrade, P., Galván-Magaña, F., Elorriaga-Verplancken, F. R., Polo-Silva, C., & Delgado-Huertas, A. (2015). Population and individual foraging patterns of two hammerhead sharks

using carbon and nitrogen stable isotopes: Foraging patterns of two hammerhead sharks. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 29, 821–829.

Lowe, C., Wetherbee, B., Crow, G., & Tester, A. (1996). Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes*, 47, 203–211.

Mariani, S., Fernandez, C., Baillie, C., Magalon, H., & Jaquemet, S. (2021). Shark and ray diversity, abundance and temporal variation around an Indian Ocean Island, inferred by eDNA metabarcoding. *Conservation Science and Practice*, 3, e407.

Martin, G. B., & Thorrold, S. R. (2005). *Temperature and salinity effects on magnesium, manganese, and barium incorporation in otoliths of larval and early juvenile spot *Leiostomus xanthurus**. Inter-Research.

Martin, U. M., & Jaquemet, S. (2019). Effects of urea and lipid removal from *Carcharhinus leucas* and *Galeocerdo cuvier* white muscle on carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 18, 47–56.

Matich, P., & Heithaus, M. R. (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*, 199–213.

Matich, P., Heithaus, M. R., & Layman, C. A. (2010). Size-based variation in intertissue comparisons of stable carbon and nitrogen isotopic signatures of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 877–885.

McMillan, M. N., Izzo, C., Wade, B., & Gillanders, B. M. (2017). Elements and elasmobranchs: hypotheses, assumptions and limitations of elemental analysis. *Journal of Fish Biology*, 90, 559–594.

McPhee, D. (2014). Unprovoked shark bites: Are they becoming more prevalent? *Coastal Management*, 42, 478–492.

Meyer, C. G., Papastamatiou, Y. P., & Holland, K. N. (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, 1857–1868.
- Meyer, C. G., O'Malley, J. M., Papastamatiou, Y. P., Dale, J. J., Hutchinson, M. R., Anderson, J. M., ... Holland, K. N. (2014). Growth and Maximum Size of Tiger Sharks (*Galeocerdo cuvier*) in Hawaii. *PLOS ONE*, 9, 9.
- Miller, J. (2009). The effects of temperature and water concentration on the otolith incorporation of barium and manganese in black rockfish *Sebastes melanops*. *Journal of Fish Biology*, 75, 39–60.
- Mohan, J. A., TinHan, T. C., Miller, N. R., & David Wells, R. J. (2017). Effects of sample cleaning and storage on the elemental composition of shark vertebrae. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 31, 2073–2080.
- Musick, J. A. (1999). *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals*. *American Fisheries Society Symposium 23*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA.
- Musick, J. A. (2010). Chondrichthyan reproduction. *Reproduction and sexuality in marine fishes*, 3–20.
- Musick, J. A., Ellis, J. K., & Hamlett, W. (2005). Reproductive evolution of chondrichthyans. *HAMLETT, WC, Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes, sharks, batoids and chimaeras*, 45–71.
- Nakamura, I., Watanabe, Y., Papastamatiou, Y., Sato, K., & Meyer, C. (2011). Yo-yo vertical movements suggest a foraging strategy for tiger sharks *Galeocerdo cuvier*. *Marine Ecology Progress Series*, 424, 237–246.
- Natanson, L. J., Casey, J. G., Kohler, N., & Colket, T. (1999). Growth of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the western North Atlantic based on tag returns and length frequencies; and a note on the effect of tagging. *Fish Bull*, 944–953.
- Natanson, L. J., & Deacy, B. M. (2019). Using oxytetracycline validation for confirmation of changes in vertebral band-pair deposition rates with ontogeny in sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in the western North Atlantic Ocean.

- Natanson, L. J., Adams, D. H., Winton, M. V., & Maurer, J. R. (2014). Age and Growth of the Bull Shark in the Western North Atlantic Ocean. *Transactions of the American Fisheries Society*, *143*, 732–743.
- Neer, J. A., Thompson, B. A., & Carlson, J. K. (2005). Age and growth of *Carcharhinus leucas* in the northern Gulf of Mexico: incorporating variability in size at birth. *Journal of Fish Biology*, *67*, 370–383.
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *5*, 429–436.
- Niella, Y., Wiefels, A., Almeida, U., Jaquemet, S., Lagabrielle, E., Harcourt, R., ... Guyomard, D. (2021). Dynamics of marine predators off an oceanic island and implications for management of a preventative shark fishing program. *Marine Biology*, *168*, 42.
- Nielsen, J., Hedeholm, R. B., Heinemeier, J., Bushnell, P. G., Christiansen, J. S., Olsen, J., ... Steffensen, K. F. (2016). Eye lens radiocarbon reveals centuries of longevity in the Greenland shark (*Somniosus microcephalus*). *Science*, *353*, 702–704.
- Ogle, K., Barber, J. J., Barron-Gafford, G. A., Bentley, L. P., Young, J. M., Huxman, T. E., ... Tissue, D. T. (2015). Quantifying ecological memory in plant and ecosystem processes. *Ecology letters*, *18*, 221–235.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... Wagner, H. (2013). Package 'vegan'. *Community ecology package, version, 2*, 1–295.
- Panfili, J., De Pontual, H., Troadec, H., & Wrigh, P. J. (2002). *Manual of Fish Sclerochronology*, Ifremer-IRD coedition. Brest, France.
- Pangle, K. L., Ludsin, S. A., & Fryer, B. J. (2010). Otolith microchemistry as a stock identification tool for freshwater fishes: testing its limits in Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *67*, 1475–1489.
- Papastamatiou, Y. P., Meyer, C. G., Carvalho, C., Dale, J. J., Hutchinson, M. R., & Holland, K. N. (2013). Partial Migration in Tiger Sharks. *The Bulletin of the Ecological Society of America*, *94*, 250–251.

- Parker, H. W., & Stott, F. (1965). Age, size and vertebral calcification in the basking shark, *Cetorhinus maximus* (Gunnerus). *Zoologische mededelingen*, *40*, 305–319.
- Payne, N. L., Meyer, C. G., Smith, J. A., Houghton, J. D., Barnett, A., Holmes, B. J., ... Coffey, D. M. (2018). Combining abundance and performance data reveals how temperature regulates coastal occurrences and activity of a roaming apex predator. *Global change biology*, *24*, 1884–1893.
- Pentreath, R. J. (1973). The accumulation from sea water of ⁶⁵Zn, ⁵⁴Mn, ⁵⁸Co and ⁵⁹Fe by the thornback ray, *Raja clavata* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *12*, 327–334.
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *18*, 293–320.
- Pethybridge, H., Daley, R. K., & Nichols, P. D. (2011). Diet of demersal sharks and chimaeras inferred by fatty acid profiles and stomach content analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *409*, 290–299.
- Pinault, M., Chabanet, P., Loiseau, N., Durville, P., Galzin, R., & Quod, J.-P. (2013). Influence des facteurs environnementaux sur la structure des peuplements ichthyologiques de l'île de La Réunion (Sud-Ouest de l'océan Indien).
- Pirog, A., Magalon, H., Poirout, T., & Jaquemet, S. (2019a). Reproductive biology, multiple paternity and polyandry of the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Journal of Fish Biology*, *95*, 1195–1206.
- Pirog, A., Magalon, H., Poirout, T., Jaquemet, S., Pirog, A., Magalon, H., ... Jaquemet, S. (2020). New insights into the reproductive biology of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* and no detection of polyandry in Reunion Island, western Indian Ocean. *Marine and Freshwater Research*, *71*, 1301–1312.
- Pirog, A., Jaquemet, S., Ravigné, V., Cliff, G., Clua, E., Holmes, B. J., ... Magalon, H. (2019b). Genetic population structure and demography of an apex predator, the tiger shark *Galeocerdo cuvier*. *Ecology and Evolution*, *9*, 5551–5571.

- Pirog, A., Ravigné, V., Fontaine, M. C., Rieux, A., Gilabert, A., Cliff, G., ... Magalon, H. (2019c). Population structure, connectivity, and demographic history of an apex marine predator, the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Ecology and Evolution*, *9*, 12980–13000.
- Pistevos, J. C. A., Reis-Santos, P., Izzo, C., Gillanders, B. M., Pistevos, J. C. A., Reis-Santos, P., ... Gillanders, B. M. (2019). Element composition of shark vertebrae shows promise as a natural tag. *Marine and Freshwater Research*, *70*, 1722–1733.
- Post, D. M. (2002). Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology*, *83*, 703–718.
- Quod, J.-P., Turquet, J., Conejero, S., & Ralijaona, C. (2000). Ciguatera risk assessment in the Indian Ocean following the 1998 coral bleaching event. *Coral Reef Degradation in the Indian Ocean: Status Report*.
- R. Heithaus, M., & M. Dill, L. (2006). Does tiger shark predation risk influence foraging habitat use by bottlenose dolphins at multiple spatial scales? *Oikos*, *114*, 257–264.
- Randall, J. E. (1992). Review of the biology of the Tiger Shark (*Galeocerdo cuvier*). *Marine and Freshwater Research*, *43*, 21–31.
- Raoult, V., Peddemors, V. M., Zahra, D., Howell, N., Howard, D. L., de Jonge, M. D., & Williamson, J. E. (2016). Strontium mineralization of shark vertebrae. *Scientific Reports*, *6*, 29698.
- Raoult, V., Howell, N., Zahra, D., Peddemors, V. M., Howard, D. L., Jonge, M. D. de, ... Williamson, J. E. (2018). Localized zinc distribution in shark vertebrae suggests differential deposition during ontogeny and across vertebral structures. *PLOS ONE*, *13*, e0190927.
- Reid, D., & Krogh, M. (1992). Assessment of catches from protective shark meshing off NSW beaches between 1950 and 1990. *Marine and Freshwater Research*, *43*, 283–296.
- Reinero, F. R., Milazzo, C., Minervino, M., Marchio, C., Filice, M., Bevacqua, L., ... Sperone, E. (2022). Parasitic Load, Hematological Parameters, and Trace Elements Accumulation in the Lesser Spotted Dogfish *Scyliorhinus canicula* from the Central Tyrrhenian Sea. *Biology*, *11*, 663.
- Ricker, W. (1979). 11 – Growth Rates and Models.

Ridewood, W. G., & MacBride, E. W. (1921). VIII.—On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 210, 311–407.

Rodriguez de la Cruz, C., Castillo-Geniz, J. L., & Marquez-Farias, F. (1996). Evaluacion de la Pesqueria de Tiburon en el Golfo de Mexico. Consejo Nacional de Ciencia y tecnologia. Informe final del proyecto de investigacion 116002-5-1314N9206, 199p. 1996.

Roff, G., Doropoulos, C., Rogers, A., Bozec, Y.-M., Krueck, N. C., Aurellado, E., ... Mumby, P. J. (2016). The Ecological Role of Sharks on Coral Reefs. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 395–407.

Sakamoto, T., Komatsu, K., Yoneda, M., Ishimura, T., Higuchi, T., Shirai, K., ... Kawabata, A. (2017). Temperature dependence of $\delta^{18}\text{O}$ in otolith of juvenile Japanese sardine: Laboratory rearing experiment with micro-scale analysis. *Fisheries Research*, 194, 55–59.

Schmidt, K., McClelland, J., Mente, E., Montoya, J., Atkinson, A., & Voss, M. (2004). Trophic-level interpretation based on $\delta^{15}\text{N}$ values: Implications of tissue-specific fractionation and amino acid composition. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, 266, 43–58.

Schroeder, R. (2011). Utilisation of vertebral microchemistry techniques to determine population structure of two inshore shark species along the east coast of Queensland, Australia (rmasters). James Cook University, 194 pp.
<https://researchonline.jcu.edu.au/32088/>.

Shepherd, T. D., & Myers, R. A. (2005). Direct and indirect fishery effects on small coastal elasmobranchs in the northern Gulf of Mexico. *Ecology letters*, 8, 1095–1104.

Sherman, C. S., Heupel, M. R., Moore, S. K., Chin, A., & Simpfendorfer, C. A. (2020). When sharks are away, rays will play: effects of top predator removal in coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 641, 145–157.

Shiao, J.-C., Wang, S.-W., Yokawa, K., Ichinokawa, M., Takeuchi, Y., Chen, Y.-G., & Shen, C.-C. (2010). Natal origin of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* inferred from otolith oxygen isotope composition. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 207–219.

- Shirai, K., Koyama, F., Murakami-Sugihara, N., Nanjo, K., Higuchi, T., Kohno, H., ... Sano, M. (2018). Reconstruction of the salinity history associated with movements of mangrove fishes using otolith oxygen isotopic analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 593, 127–139.
- Simpfendorfer, C. A., & Heupel, M. R. (2004). Assessing habitat use and movement. *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, 553–572.
- Simpfendorfer, C., Cortés, E., Heupel, M., Brooks, E., Babcock, E., Baum, J., ... Fordham, S. (2008). *An integrated approach to determining the risk of overexploitation for data-poor pelagic Atlantic sharks*. ICCAT SCRS/2008/140.
- Smart, J. J. (2019). *AquaticLifeHistory: Fisheries life history analysis using contemporary methods*.
- Smart, J. J., & Grammer, G. L. (2021). Modernising fish and shark growth curves with Bayesian length-at-age models. *PLOS ONE*, 16, e0246734.
- Smith, W. D., Miller, J. A., & Heppell, S. S. (2013). Elemental Markers in Elasmobranchs: Effects of Environmental History and Growth on Vertebral Chemistry. *PLOS ONE*, 8, e62423.
- Smith, W. D., Miller, J. A., Márquez-Farías, J. F., & Heppell, S. S. (2016). Elemental signatures reveal the geographic origins of a highly migratory shark: prospects for measuring population connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 556, 173–193.
- Snelson, F. F., Mulligan, T. J., & Williams, S. E. (1984). Food habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida coastal lagoons. *Bulletin of Marine Science*, 34, 71–80.
- Soria, M., Jaquemet, S., Trystram C., Chabanet, P., Bourjea J., Jean C., Ciccione S., Dalleau M., Bigot, L., Hemery, A., Blaison A., Lemahieu, A., Dulau, V., Estrad, V., Magalon, H., Reveillon, C., Pennober, G., Goutorbe, S., Cambert, H., Turquet, J., Cotel, P., Pirog, A., Verlinder, N. (2015). Etude du comportement des requins bouledogue (*carcharhinus leucas*) et tigre (*Galeocerdo cuvier*) à La Réunion : *rapport scientifique final du Programme CHARC (Connaissance de l'écologie et de l'Habitat de deux espèces de Requins Côtiers sur la côte ouest de La Réunion)*. Synthèse des études sur les facteurs Biotiques et abiotiques analysés au cours du programme CHARC : annexe. Saint-Denis IRD, 130+ 149 p. multigr.

Soria, M., Tremblay, Y., Blaison, A., Forget, F., Crochelet, E., & Dagorn, L. (2021). Large-scale movements and site fidelity of two bull sharks *Carcharhinus leucas* estimated from a double-tagging experiment at Réunion Island (southwest Indian Ocean). *African Journal of Marine Science*, *43*, 1–6.

Stearns. (1992a). *Stearns: The evolution of life histories - Google Scholar*.

Stearns, S. C. (1992b). *The evolution of life histories*, Oxford University press. Oxford, UK.

Sulikowski, J. A., Wheeler, C. R., Gallagher, A. J., Prohaska, B. K., Langan, J. A., & Hammerschlag, N. (2016). Seasonal and life-stage variation in the reproductive ecology of a marine apex predator, the tiger shark *Galeocerdo cuvier*, at a protected female-dominated site. *Aquatic Biology*, *24*, 175–184.

Taglioni, F., Guiltat, S., Teurlai, M., Delsaut, M., & Payet, D. (2019). A spatial and environmental analysis of shark attacks on Reunion Island (1980–2017). *Marine Policy*, *101*, 51–62.

Tanner, S. E., Reis-Santos, P., Vasconcelos, R. P., Fonseca, V. F., França, S., Cabral, H. N., & Thorrold, S. R. (2013). Does otolith geochemistry record ambient environmental conditions in a temperate tidal estuary? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *441*, 7–15.

Taylor, L. R. (1975). Longevity, Fecundity and Size; Control of Reproductive Potential in a Polymorphic Migrant, *Aphis fabae* Scop. *Journal of Animal Ecology*, *44*, 135–163.

Thiann-Bo Morel, M. (2019). Tensions entre justice environnementale et justice sociale en société postcoloniale. Le cas du risque requin. *VertigO*, *19*.

Thorrold, S. R., Campana, S. E., Jones, C. M., & Swart, P. K. (1997). Factors determining $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *61*, 2909–2919.

Tillett, B. J., Meekan, M. G., Field, I. C., Hua, Q., & Bradshaw, C. J. (2011). Similar life history traits in bull (*Carcharhinus leucas*) and pig-eye (*C. amboinensis*) sharks. *Marine and Freshwater Research*, *62*, 850–860.

- TinHan, T. C., & Wells, R. J. D. (2021). *Frontiers | Spatial and Ontogenetic Patterns in the Trophic Ecology of Juvenile Bull Sharks (Carcharhinus leucas) From the Northwest Gulf of Mexico*. 2021.
- Towner, A., Watson, R., Kock, A., Papastamatiou, Y., Sturup, M., Gennari, E., ... Smale, M. (2022). Fear at the top: killer whale predation drives white shark absence at South Africa's largest aggregation site. *African Journal of Marine Science*, *44*, 139–152.
- Trofimova, T., Alexandroff, S. J., Mette, M. J., Tray, E., Butler, P. G., Campana, S. E., ... de Winter, N. (2020). Fundamental questions and applications of sclerochronology: Community-defined research priorities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *245*, 106977.
- Troughton, J. H., Card, K. A., & Hendy, C. H. (1974). Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. *Annu Rep Dep Plant Biol Carnegie Inst*.
- Trystram, C., Rogers, K. M., Soria, M., & Jaquemet, S. (2017). Feeding patterns of two sympatric shark predators in coastal ecosystems of an oceanic island. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *74*, 216–227.
- Türtscher, J., Jambura, P. L., López-Romero, F. A., Kindlimann, R., Sato, K., Tomita, T., & Kriwet, J. (2022). Heterodonty and ontogenetic shift dynamics in the dentition of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* (Chondrichthyes, Galeoceridae). *Journal of Anatomy*, *241*, 372–392.
- University), C. S. (James C., & Luciana Ferreira (University of Western Australia, W. A. (2018). IUCN Red List of Threatened Species: *Galeocerdo cuvier*. *IUCN Red List of Threatened Species*.
- Vas, P., Stevens, J. D., Bonwick, G. A., & Tizini, O. A. (1990). Cd, Mn, and Zn concentrations in vertebrae of blue shark and shortfin mako in Australian coastal waters. *Marine Pollution Bulletin*, *21*, 203–206.
- Vaudo, J. J., Wetherbee, B. M., Harvey, G., Nemeth, R. S., Aming, C., Burnie, N., ... Shivji, M. S. (2014). Intraspecific variation in vertical habitat use by tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in the western North Atlantic. *Ecology and Evolution*, *4*, 1768–1786.
- Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human biology*, *10*, 181–213.

- Walter, J. P., & Ebert, D. A. (1991). Preliminary estimates of age of the bronze whaler *Carcharhinus brachyurus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) from southern Africa, with a review of some life history parameters. *South African Journal of Marine Science*, *10*, 37–44.
- Ward, P., & Myers, R. A. (2005). Shifts in open-ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. *Ecology*, *86*, 835–847.
- Wearmouth, V., & Sims, D. (2010). SEXUAL SEGREGATION IN ELASMOBRANCHS/SEGREGAZIONE SESSUALE NEGLI ELASMOBRANCHI. *Biologia Marina Mediterranea*, *17*, 236.
- Weigmann, S. (2016). Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of fish biology*, *88*, 837–1037.
- Werner, E. E., & Gilliam, J. F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual review of ecology and systematics*, *15*, 393–425.
- Werry, J. M. (2010). Habitat ecology of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, on urban coasts in eastern Queensland, Australia. Griffith University Gold Coast campus, 237 pp.
- Werry, J. M., Planes, S., Berumen, M. L., Lee, K. A., Braun, C. D., & Clua, E. (2014). Reef-fidelity and migration of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, across the Coral Sea. *PLoS One*, *9*, e83249.
- Werry, J. M., Lee, S. Y., Otway, N. M., Hu, Y., & Sumpton, W. (2011). A multi-faceted approach for quantifying the estuarine–nearshore transition in the life cycle of the bull shark, *Carcharhinus leucas*. *Marine and Freshwater Research*, *62*, 1421–1431.
- Wetherbee, B. M., Lowe, C. G., & Crow, G. L. (1994). A review of shark control in Hawaii with recommendations for future research.
- Whitney, N. M., & Crow, G. L. (2007). Reproductive biology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) in Hawaii. *Marine Biology*, *151*, 63–70.
- Williams, J. J., Papastamatiou, Y. P., Caselle, J. E., Bradley, D., & Jacoby, D. M. (2018). Mobile marine predators: an understudied source of nutrients to coral reefs in an unfished atoll. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *285*, 20172456.

- Wilson, E. E., & Wolkovich, E. M. (2011). Scavenging: how carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*, 129–135.
- Wintner, S., & Dudley, S. (2000). Age and growth estimates for the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from the east coast of South Africa. *Marine and Freshwater Research*, *51*, 43–53.
- Wintner, S. P., Dudley, S. F. J., Kistnasamy, N., & Everett, B. (2002). Age and growth estimates for the Zambezi shark, *Carcharhinus leucas*, from the east coast of South Africa. *Marine and Freshwater Research*, *53*, 557.
- Wirsing, A. J., Heithaus, M. R., & Dill, L. M. (2007a). Fear factor: do dugongs (*Dugong dugon*) trade food for safety from tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*)? *Oecologia*, *153*, 1031–1040.
- Wirsing, A. J., Heithaus, M. R., & Dill, L. M. (2007b). Living on the edge: dugongs prefer to forage in microhabitats that allow escape from rather than avoidance of predators. *Animal Behaviour*, *74*, 93–101.
- Wourms, J. P. (1981). Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist*, *21*, 473–515.
- Zhu, Y., Pires, K. M., Whitehead, K. J., Olsen, C. D., Wayment, B., Zhang, Y. C., ... Thomas, G. (2013). Mechanistic target of rapamycin (Mtor) is essential for murine embryonic heart development and growth. *PloS one*, *8*, e54221.