



**HAL**  
open science

# Importance fonctionnelle des zones côtières dans le cycle de vie du requin-taupe commun *Lamna nasus* : cas des femelles du Trégor-Goëlo

Sandrine Serre

## ► To cite this version:

Sandrine Serre. Importance fonctionnelle des zones côtières dans le cycle de vie du requin-taupe commun *Lamna nasus* : cas des femelles du Trégor-Goëlo. *Ecologie, Environnement*. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2023. Français. NNT : 2023BRES0050 . tel-04772447

**HAL Id: tel-04772447**

**<https://theses.hal.science/tel-04772447v1>**

Submitted on 8 Nov 2024

**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.



# THÈSE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

ÉCOLE DOCTORALE N° 598  
*Sciences de la Mer et du Littoral*  
Spécialité : *Écologie marine*

Par

**Sandrine SERRE**

## Importance fonctionnelle des zones côtières dans le cycle de vie du requin-taube commun, *Lamna nasus* : cas des femelles du Trégor-Goëlo

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 7 novembre 2023

Unité de recherche : LEMAR

### Rapporteurs avant soutenance :

Marie-Laure BEGOUT Cadre de recherche, IFREMER  
Frédéric MENARD Directeur de recherche, IRD

### Composition du Jury :

Présidente :	Emmanuelle CAM	Professeure, Université de Bretagne Occidentale
Examineurs :	Marie-Laure BEGOUT	Cadre de recherche, IFREMER
	Frédéric MENARD	Directeur de recherche, IRD
	Jérôme SPITZ	Chargé de recherche, CNRS
	Mathieu WOILLEZ	Cadre de recherche, IFREMER
Dir. de thèse :	François LE LOC'H	Directeur de recherche, IRD
Co-dir. de thèse :	Gauthier SCHAAL	Maitre de conférences, Université de Bretagne Occidentale

### Invité(s) :

Co-encadrant : Éric STEPHAN Coordinateur, Association Pour l'Étude et la Conservation des Sélaciens



---

## Remerciements

Au moment où ce chapitre de ma vie professionnelle se referme pour mieux s'ouvrir vers de nouveaux horizons, je constate que mes proches, mes encadrants et mes collègues sont là, encore et toujours, qu'ils m'ont accompagnés et soutenue pendant mon cheminement sur les sentiers escarpés de la thèse de doctorat. Faire le bilan de tout ce que les uns et les autres m'ont apporté au cours de ces trois dernières années est un exercice que je trouve périlleux quand un sourire inopiné, un simple « je suis là si tu as besoin » ou une discussion de plusieurs heures apportent chacun l'énergie et la motivation nécessaires pour avancer.

En premier lieu, je souhaite remercier mes trois encadrants : François Le Loc'h, Gauthier Schaal et Éric Stéphan d'avoir accepté de m'accompagner dans cette reprise d'études. Leur bienveillance, leur soutien, leur écoute active et leur présence aux moments opportuns m'ont permis de tenir la barre et de surmonter les écueils inhérents aux travaux de recherche. Un grand merci à tous les trois pour cette expérience de trois ans.

Si cette thèse est placée sous le signe de la Trinité, ou plutôt du nombre minimal d'échantillons nécessaires pour faire une moyenne, cela se confirme par la composition de mon comité de suivi individuel : Matthieu Authier, Johann Mourier et Tiphaine Chouvelon. Merci à tous les trois d'avoir accepté d'apporter un regard extérieur bienveillant et constructif sur mes travaux de recherche. Vous savoir à mes côtés a été un pilier dans l'aboutissement de mes recherches.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon jury : Marie-Laure Begout, Frédéric Ménard, Emmanuelle Cam, Jérôme Spitz et Mathieu Woillez, d'avoir accepté d'évaluer mon travail et de venir dans la cité du Ponant, complètement à l'ouest.

Par ailleurs, cette thèse n'aurait vu le jour sans l'APECS (Association Pour l'Étude et la Conservation des Sélaciens) et le projet LAMNA. Ce projet est le fruit de partenariats scientifiques, techniques et financiers impliquant de nombreux acteurs de la société civile, de la politique et du domaine scientifique.





---

Les campagnes de terrain qui ont permis l'échantillonnage de haute voltige avec lequel j'ai pu travailler n'auraient pas eu lieu sans le concours de nombreuses personnes. Tout d'abord, les équipes de pêcheurs volontaires de Mathieu Le Bouter. Merci pour votre implication et la mise en œuvre de vos compétences dans le développement et l'amélioration permanente des techniques de pêche des « requins fish ». Avec vous, j'ai découvert le monde des passionnés de la pêche, notamment de la pêche en mer. Vous m'avez offert l'opportunité de pratiquer votre art avec du matériel de compétition, alors merci à vous : Mathieu, Milan, Ronan, Pierrick, Joris, Fabien, Pierre, Livier, Gaëtan, Malo, Samuel, Julien, Laurent, Michaël, Guillaume,...

Ensuite, les équipes de bénévoles de l'APECS qui se sont relayées sans relâche sur le terrain dans toutes les conditions météorologiques possibles. Un merci tout spécialement à Ronan pour sa présence (et son bateau) et Christine pour son implication sur l'eau comme sur terre apportant un soutien logistique inestimable.

De même, un merci à Quentin Le Hervé du Conservatoire du Littoral pour sa facilitation des missions et son soutien pratique sur le terrain. De même, le personnel de la réserve naturelle des 7 Îles et leur bateau qui nous ont épaulés sur le terrain mais qui ont aussi apporté leurs connaissances de la zone de travail, notamment l'iconique Armel et la pilote Julie.

Ces campagnes ont été superbement mémorisées sur de nombreux téléphones, appareils photographiques, drones et caméras, notamment ceux de Yannick Chérel et Sébastien Barrio qui ont fourni des illustrations de choix à mes présentations et se sont glissées ici et là dans mon manuscrit.

Je tiens à remercier chaleureusement l'ensemble de mes collègues du LEMAR qui ont su rendre le cadre de travail sympathique et avenant au delà de l'écran de mon ordinateur, que ce soit pour les pauses café, aux journées du LEMAR ou aux divers pots de départ et d'arrivée. Je comprends bien pourquoi les doctorants qui passent par le LEMAR envisagent d'y revenir.

J'ai une mention toute particulière pour ceux qui m'ont épaulée dans les activités de laboratoire, notamment avec les isotopes : Jean-Marie et Fany. Je remercie l'Observatoire, notamment Marion et Vincent, pour avoir mis à disposition des clefs et des paillasses dans le laboratoire et supporté mes dissections de poissons pélagiques au milieu de votre benthos. Vincent, cette thèse a été écrite en  $\LaTeX$ .

Merci à l'équipe des chercheurs qui analysent les assemblages de paires de bases, notamment Grégory, Amélia et Yann qui ont contribué à tour de rôle à me faire partager leur enthousiasme pour leur thématique de recherche. De même, mes pérégrinations en bash sur le super calculateur de l'Ifremer et dans les tréfonds des données d'océanographie ont été accompagnées avec pédagogie et bienveillance par Jérémy Collin.

Quand je suis arrivée, Gauthier était porteur de l'ELASMOSQUAD dans lequel était impliqués deux « requinologues » avec lesquels j'ai eu de nombreuses discussions passionnées et passionnantes : Lucien et Gaël. Merci à vous pour nos échanges. Dans la série des « requinologues », merci à Pierre L. pour les conversations autour de nos thèses respectives qui s'articulent dans le Trégor-Goëlo et à Atlantine pour son enthousiasme dans l'étude des raies

---

pédagogiques que j'ai eu le plaisir de rencontrer lors d'une campagne Diable de Mer de l'association AILERONS.

Le travail d'un doctorant est très largement partagé avec l'ensemble de son bureau, voire subi. C'est pourquoi j'adresse un grand merci à mes co-bureaux de m'avoir supportée malgré un syndrome Gilles de La Tourette chronique : Juyoumo et Sclérosa qui se reconnaîtront, Clémence, Aurélie, Morgan, Justine, Ronan, Youssef, Yasmine, Cynthia et la relève, Léa.

Pour faire de la recherche, il faut s'alimenter et ce malgré le COVID. Ainsi, je remercie la dream team des repas à la BLP qui m'a soutenue jusque dans les moindres détails pragmatiques du rendu du manuscrit, les locataires du bâtiments B que je n'ai pas encore cités : Anaïs, Odeline, Zahira, Mathilde et Pierre B.

Ma science se fait au gré des rencontres, des discussions et de la préparation d'un café, alors l'ensemble des doctorants, post-doctorants, chercheurs, ingénieurs, techniciens et étudiants qui ont croisé mon chemin professionnel a influencé à un moment donné ma trajectoire tel l'effet papillon. Je voulais citer des noms mais je me suis retrouvée avec l'ensemble des personnels permanents et non-permanents du LEMAR de ces trois dernières années.

Cela dit, une thèse ce n'est pas que le monde professionnel, c'est aussi le soutien des proches d'ici et d'ailleurs. La rédaction de ce manuscrit a été l'occasion d'apprécier le soutien notamment de ma sœur, Coline, sans qui le français et l'anglais de cette thèse ne seraient pas ce qu'ils sont. Les fautes restantes sont de mon entière responsabilité.

Je voudrais aussi remercier mes amis du cercle brestois : Adriana, Anna, Alexandra, Aurélien, Clara, Florent, François, Karine, Kévin, Marc, Martial, Nolwenn, Phénia, Rocio, Steven, Sven, Thierry, et tout particulièrement celles qui m'ont accueillie sous leur toit : Émilie, Emma, Laura et Julie. En s'éloignant géographiquement de Brest, je remercie ceux qui font partis de ma vie depuis plus de dix ans, voire depuis le début, qu'ils soient en Bretagne, à La Réunion, à Paris, Bordeaux, Marseille, Montpellier, St Chamond, en Europe ou de l'autre côté de l'océan : mes parents, mon grand-père, Christophe, Éric, Cathy, Dominique, Martine, Sylvette, Alex, Anne C., Anne G., Anouk, Béné, Blandine, Camille, Cécile, Chahin, Éléonore, Ève, Georges, Ginou, Gwenn, Jean-Baptiste, Leïla, Louise, Maria, Ophélie, Paul F., Paul S., Sébastien, Stéphane, Virgile, Yaya, Yousri. Je suis heureuse d'être si bien entourée.



---

## Publications et conférences

### Articles

#### Articles en préparation

**Serre, S.**, Authier, M., Mourier, J., Schaal, G., Celle, N., Stephan, É., Le Loc'h, F. (in prep.). Importance of the English Channel and individual variability in residency patterns of coastal female porbeagle sharks.

**Serre, S.**, Authier, M., Mourier, J., Schaal, G., Stephan, É., Le Loc'h, F. (in prep.). Bathymetry drives vertical behaviour of female porbeagle sharks in relation with environmental conditions.

**Serre, S.**, Schaal, G., Stephan, É., Celle, N., Sardenne, F., Munaron, J.-M., Le Loc'h, F. (in prep.). Inter- and intra-individual variability of stable isotope compositions in female porbeagle sharks (*Lamna nasus*) reveals contrasted uses of coastal waters.

#### Articles revus par des pairs, non-inclus dans cette thèse

Le Croizier, G., Sonke, J. E., Lorrain, A., **Serre, S.**, Besnard, L., Schaal, G., Amezcua-Martinez, F., Point, D. (2022). Mercury stable isotopes suggest reduced foraging depth in oxygen minimum zones for blue sharks. *Marine Pollution Bulletin* **181**, p. 113892.

DOI : [10.1016/j.marpolbul.2022.113892](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113892).

Le Marchand, M., Ben Rais Lasram, F., Aраignous, E., Saint-Béat, B., Lassalle, G., Michelet, N., **Serre, S.**, Safi, G., Lejart, M., Niquil, N., Le Loc'h, F. (2022). Potential combined impacts of climate change and non-indigenous species arrivals on Bay of Biscay trophic network structure and functioning. *Journal of Marine Systems* **228**, p. 103704.

DOI : [10.1016/j.jmarsys.2022.103704](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2022.103704).

**Serre, S.**, Jung, A., Cherel, Y., Gamblin, C., Hennache, C., Le Loc'h, F., Lorrain, A., Priac, A., Schaal, G., Stephan, E. (under revision). Stable isotopes reveal intrapopulation heterogeneity of porbeagle shark (*Lamna nasus*). *Regional Studies in Marine Science*.

---

## Conférences scientifiques

### Présentations

Preciado, I., López-López, L., Rabanal, I., Ortiz, J. J., Torres, M. Á., Muñoz, I., García, E., García-Aguilar, O., García Rebollo, J. M., Garrido, S., Iglesias, D., Le Loc'h, F., Mendes, H., Metaireau, H., Parra, Z., **Serre, S.**, Valls, M., Vivas, M. (2023). Scale matters : assessing and quantifying variations in the functioning of marine food webs using a spatiotemporal approach. *Theme session O - A region to be managed : the case of the Bay of Biscay and the Iberian Coast under environmental and socio-economic stressors*. ICES Annual Science Conference. Bilbao, Spain.

**Serre, S.**, Schaal, G., Stephan, E., Le Loc'h, F. (2021). A closer look to coastal aggregation of porbeagle sharks in the English Channel. *Abstracts of the European Elasmobranch Association annual scientific conference. Are we there yet? What developments in the science and policy landscape have delivered for shark and ray conservation*. Leiden, The Netherlands.

### Posters

**Serre, S.**, Schaal, G., Stephan, E., Le Loc'h, F. (2022). Seasonal movements of porbeagle sharks (*Lamna nasus*) in the Northeastern Atlantic Ocean. *SFE<sup>2</sup> GfÖ EEF Joint meeting, International Conference on Ecological Science*. Ecology and Evolution : New perspectives and societal challenges. Metz.

**Serre, S.**, Schaal, G., Stephan, E., Le Loc'h, F. (2023). Unveiling the 3D movements of porbeagle sharks (*Lamna nasus*) by coupling data with heterogeneous spatio-temporal resolutions. ICFT2023 International Conference on Fish Telemetry. Sète.

---

## Stages et communication

### Encadrements de stage

- Ballandras, E. (2021). Contribution à la caractérisation des déplacements d'un individu de requin-taupe commun *Lamna nasus*. Master 1. Université de La Rochelle, p. 27.
- Cloirec, K. (2021). Caractérisation des mouvements verticaux d'un grand prédateur marin épipelagique en mer épicontinentale : le Requin-taupe commun (*Lamna nasus*). Master 1. Université de La Rochelle, p. 27.
- Gineste, M. (2022). Etude du régime alimentaire du requin taupe commun (*Lamna nasus*). Licence 3. Université Catholique de l'Ouest.
- Gonidec-Le Bris, É. (2022). Comparaison des méthodes de traitement de tissus de Requins-taupe commun pour l'étude de son écologie trophique. Master 1. Université de Bretagne Occidentale.
- Metaireau, H. (2022). Étude de la structure trophique du Golfe de Gascogne à travers les taxa, les compartiments benthodémersal et pélagique, et la taille des espèces marines avec l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote. Licence 3. Université de La Rochelle, p. 19.
- Petit, O. (2021). Écologie trophique du requin-taupe commun : de la répartition de l'espèce à l'étude des communautés associées. Master 1. Université de Bretagne Occidentale, p. 66.

### Communications

- Les parcours en 3 D des requins-taupes de la Manche. Radio Evasion, Le Faou. (6 mars 2023). Radio Evasion, Le Faou. [Lien internet](#).
- En Bretagne, le requin-taupe a bien ses habitudes dans les eaux côtières des Côtes-d'Armor. Ouest-France. (21 fév. 2023). Ouest-France. [Lien internet](#).
- Sur la piste du requin-taupe commun. Conférence UBO-SUAPS, Brest. (16 fév. 2023). Conférence UBO-SUAPS, Brest. [Lien internet](#).
- Dans le sillage des requins-taupes avec Sandrine Serre, chercheuse au Lemar. Radio Evasion, Le Faou. (8 nov. 2022). Radio Evasion, Le Faou. [Lien internet](#).



# Table des matières

<b>1</b>	<b>Contexte et introduction des travaux de recherche</b>	<b>19</b>
1.1	Enjeux liés aux espèces mobiles en milieu marin . . . . .	20
1.2	Écologie du mouvement et zones fonctionnelles . . . . .	21
1.3	Intérêt de l'étude des zones fonctionnelles du requin-taupe commun . . . . .	23
1.4	Objectifs et hypothèses . . . . .	25
<b>2</b>	<b>État des connaissances sur le requin-taupe commun, <i>Lamna nasus</i> (Bonaparte, 1788)</b>	<b>29</b>
2.1	Populations de requin-taupe commun . . . . .	31
2.1.1	Le requin-taupe commun dans les eaux mondiales . . . . .	31
2.1.2	Le requin-taupe commun en Atlantique nord . . . . .	32
2.2	Traits de vie du requin-taupe commun . . . . .	34
2.2.1	Les traits morphologiques . . . . .	35
2.2.2	Les traits reproductifs . . . . .	38
2.2.3	Les traits physiologiques . . . . .	40
2.2.4	Les traits comportementaux . . . . .	42
2.3	Requin-taupe commun et humain . . . . .	44
2.3.1	Le requin-taupe commun et la pêche . . . . .	44
2.3.2	Le requin-taupe commun et les citoyens . . . . .	46
<b>3</b>	<b>Matériels et méthodes</b>	<b>49</b>
3.1	Zones d'étude . . . . .	50
3.1.1	L'Atlantique nord-est . . . . .	51
3.1.2	La Manche . . . . .	52
3.1.3	Le Trégor-Goëlo . . . . .	54
3.2	Grands principes des protocoles . . . . .	55
3.2.1	Les compositions en isotopes stables du carbone et du l'azote . . . . .	55
3.2.2	Les balises archives . . . . .	56
3.2.3	L'éthique animale . . . . .	58



<b>4</b>	<b>Compositions en isotopes stables du muscle et du sang des femelles de requin-taube commun du Trégor-Goëlo, traceurs d'histoires de vie différentes</b>	<b>61</b>
4.1	Introduction . . . . .	62
4.2	Inter- and intra-individual variability of stable isotope compositions . . . . .	64
4.2.1	Introduction . . . . .	65
4.2.2	Material and methods . . . . .	66
4.2.3	Results . . . . .	68
4.2.4	Discussion . . . . .	72
4.3	Conclusion . . . . .	74
<b>5</b>	<b>Patrons de résidence des femelles de requin-taube commun du Trégor-Goëlo, révélateurs de présence récurrente dans les eaux de la Manche</b>	<b>77</b>
5.1	Introduction . . . . .	78
5.2	Importance of the English Channel and individual variability . . . . .	79
5.2.1	Introduction . . . . .	80
5.2.2	Material and method . . . . .	81
5.2.3	Results . . . . .	83
5.2.4	Discussion . . . . .	89
5.3	Conclusion . . . . .	92
<b>6</b>	<b>Comportements verticaux journaliers des femelles de requin-taube commun du Trégor-Goëlo, entre prospection alimentaire et adaptation aux conditions environnementales</b>	<b>95</b>
6.1	Introduction . . . . .	96
6.2	Bathymetry drives vertical behaviour . . . . .	97
6.2.1	Introduction . . . . .	98
6.2.2	Material and method . . . . .	99
6.2.3	Results . . . . .	104
6.2.4	Discussion . . . . .	109
6.3	Conclusion . . . . .	112
<b>7</b>	<b>Discussion et perspectives</b>	<b>115</b>
7.1	Discussion . . . . .	116
7.1.1	Les biais de l'échantillonnage . . . . .	116
7.1.2	Les eaux épi-continentales de la Manche, une zone d'alimentation . . . . .	117
7.1.3	Les eaux épi-continentales de la Manche, une zone de résidence indépendante du cycle de reproduction . . . . .	118
7.1.4	Les eaux épi-continentales de la Manche, une habitat pour l'ensemble des stades de vie des femelles . . . . .	119
7.2	Perspectives . . . . .	121

7.2.1	Les femelles de requin-taupe commun de la Manche . . . . .	121
7.2.2	Les zones d'accouplement et de nourriceries des requins-taupes communs	122
7.2.3	L'écologie et la biologie du requin-taupe commun de l'Atlantique nord-est	123
7.2.4	Les scénarios d'évolution climatique et de changements des activités humaines en mer . . . . .	124
<b>Bibliographie</b>		<b>161</b>
<b>A Projet LAMNA - Communiqué de presse de l'APECS</b>		<b>163</b>
<b>B Description par Bonnaterre (1788)</b>		<b>171</b>



# Table des figures

1.1	Les composantes du mouvement d'un individu . . . . .	21
1.2	Chronologie des principales mesures de gestion du requin-taupe commun en Atlantique nord . . . . .	24
2.1	Illustration de requin-taupe commun . . . . .	30
2.2	Distribution mondiale du requin-taupe commun . . . . .	32
2.3	Unités de gestion du requin-taupe commun . . . . .	33
2.4	Description illustrée du requin-taupe commun . . . . .	35
2.5	Longueurs mesurées . . . . .	37
2.6	Les sens du requin-taupe commun . . . . .	43
2.7	Illustration par Rondelet (1554) . . . . .	44
2.8	Indicateurs d'évaluation du stock de requin-taupe commun en Atlantique nord-est de 1922 à 2022 . . . . .	45
3.1	Carte marine de l'Atlantique nord-est . . . . .	50
3.2	Localisation de la zone d'échantillonnage . . . . .	52
3.3	Courants de marée en Manche . . . . .	53
3.4	Carte marine du site d'étude . . . . .	54
3.5	Illustration des variations de niche isotopique du requin peau bleue, <i>Prionace glauca</i> . . . . .	55
3.6	Illustration du fonctionnement des balises archives . . . . .	57
3.7	Les méthodes déployées sur un requin-taupe commun . . . . .	59
4.1	Location of study site along the French coast of Northern Brittany in the English Channel (open circle). . . . .	67
4.2	Isotopic niche area (‰ <sup>2</sup> ) for muscle and blood from 17 female porbeagle sharks. . . . .	69
4.3	Clustering of isotopic compositions in female porbeagle sharks . . . . .	69
4.4	Differences of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in blood and muscle for 17 female porbeagle sharks amongst 3 clusters from this study. . . . .	70
4.5	Difference between muscle and blood values of (A) C/N, (B) $\delta^{13}\text{C}$ and (C) $\delta^{15}\text{N}$ . . . . .	71
4.6	Résumé graphique des analyses d'isotopes stables . . . . .	75

TABLE DES FIGURES

---

5.1	Model scores for different speed limits . . . . .	82
5.2	Integrated Complete-data Likelihood values for different stochastic block models	83
5.3	Reconstructed tracks of 19 tagged female porbeagle sharks . . . . .	85
5.4	Average (A) and standard deviation (B) of monthly density distributions across deployments for 19 female porbeagle sharks . . . . .	86
5.5	Reorganised matrix of data . . . . .	86
5.6	Female porbeagle shark residency areas identified using stochastic block model (A) and after manual re-identification of patchy areas (B) . . . . .	87
5.7	Monthly percentage of time spent in the residency areas or travelling by each tagged female porbeagle shark . . . . .	88
5.8	Résumé graphique des résidences des femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo . . . . .	93
6.1	Posterior distribution and trace plots of broken stick analysis . . . . .	102
6.2	Silhouette scores from partitional dynamique time warping clustering . . . . .	103
6.3	Environmental variable importance in classification random forest analysis . . . . .	104
6.4	Daily averaged locations of female porbeagle sharks . . . . .	104
6.5	Relationships between seabed and maximum depth and between minimum and maximum depth . . . . .	105
6.6	Prototypes of 10-min normalised depth profiles for each behaviour identified . . . . .	106
6.7	Samples of normalised depth profiles from female porbeagle sharks . . . . .	106
6.8	Decision tree for daily behaviour attribution . . . . .	108
6.9	Résumé graphique des comportements verticaux journaliers des femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo . . . . .	114
7.1	Tailles des requins-taupes communs capturés accidentellement par les flottilles françaises entre 2009 et 2020 . . . . .	117
B.1	Illustration du Nez, <i>Squalus nasus</i> (Bonnaterre 1788) . . . . .	173

# Liste des tableaux

2.1	Traits de vie du requin-taupe commun . . . . .	35
2.2	Longueur maximale du requin-taupe commun . . . . .	37
2.3	Paramètres reproductifs du requin-taupe commun . . . . .	39
4.1	Composition of clustering partitions . . . . .	70
5.1	Tag deployment information for 19 female porbeagle sharks ordered by fork length (FL, in cm) . . . . .	84
6.1	Tag deployment information for 19 female porbeagle sharks, sorted by tagging date . . . . .	100
6.2	Values range and mean $\pm$ standard deviation (SD) for each environmental variable for DVM and neutral daily depth profiles . . . . .	107



# Chapitre 1

## Contexte et introduction des travaux de recherche

Il ne faut jamais concevoir un déplacement comme un simple trajet d'un point à un autre.

---

Peter Høeg, *Smilla et l'amour de la neige* (1996)

### Sommaire

---

1.1 Enjeux liés aux espèces mobiles en milieu marin . . . . .	20
1.2 Écologie du mouvement et zones fonctionnelles . . . . .	21
1.3 Intérêt de l'étude des zones fonctionnelles du requin-taupe commun . . . . .	23
1.4 Objectifs et hypothèses . . . . .	25

---



Couvrant les deux tiers de notre planète bleue, les océans, mers et zones côtières constituent à eux seuls l'objectif 14 (« Vie aquatique : conserver et exploiter de manière durable les océans, les mers et les ressources marines aux fins du développement durable ») des objectifs internationaux du développement durable adoptés par les États membres des Nations Unies en 2015 (ONU 2015). De plus, en 2019, la Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES) a rendu son rapport d'évaluation détaillant les moteurs directs du déclin de la nature : les changements d'usage de l'eau et de la terre, l'exploitation des ressources biologiques, le changement climatique, la pollution et les espèces envahissantes non indigènes (IPBES 2019). Les propositions d'action portent sur l'amélioration de l'approche écosystémique de la nature, la planification spatiale des activités humaines, la mise en place de quotas de prélèvements efficaces, la protection et la gestion des zones clés de biodiversité, la réduction des effluents polluants dans les océans ainsi que le travail rapproché entre producteurs et consommateurs. Dans la continuité, en 2021, les Nations Unies ont proclamé la décennie des Nations Unies pour les sciences océaniques au service du développement durable (2021-2030) coordonnée par la Commission océanographique intergouvernementale (COI) notamment afin de « renforcer l'utilisation durable des ressources océaniques et marines » et d'« approfondir les connaissances scientifiques ».

Ainsi la connaissance et la compréhension des espèces marines s'inscrivent dans la réalisation des objectifs internationaux liés aux écosystèmes océaniques et à la biodiversité.

## 1.1 Enjeux liés aux espèces mobiles en milieu marin

Les espèces mobiles présentent un défi majeur pour la gestion et la conservation avec comme enjeu la mise en place de mesures et de suivis adaptés (Breen *et al.* 2015 ; Hays *et al.* 2019, 2016 ; Runge *et al.* 2015). En milieu marin, les connaissances sur les dynamiques spatio-temporelles des espèces sont contraintes par l'accès aux organismes avec une difficulté croissante de la côte vers le large et de la surface vers le fond. Les espèces marines mobiles relient des environnements variés au cours de leur cycle de vie et leurs déplacements sont affectés par les modifications d'habitats, les risques induits lors des déplacements et les modifications du calendrier des déplacements (Hays *et al.* 2016 ; Robinson *et al.* 2009 ; Runge *et al.* 2014). Ainsi la compréhension des facteurs de déplacement et la fonctionnalité des habitats fréquentés au cours du cycle de vie des espèces mobiles est un des défis pour répondre aux besoins de connaissance associés à ces organismes (Hays *et al.* 2016 ; Mull *et al.* 2022 ; Speed *et al.* 2010).

La fonctionnalité des habitats pour les espèces mobiles est une clé pour la mise en œuvre de mesures appropriées en fonction de l'importance pour les espèces considérées et repose sur des approches intégrées et concertées (Breen *et al.* 2015 ; Dunn *et al.* 2019 ; Heupel *et al.* 2019 ; Sanderson *et al.* 2002). Parmi les espèces marines mobiles, la mégafaune regroupe les animaux

de grande taille qui vivent longtemps (longévives) et se reproduisent peu et tardivement. Au sein de la mégafaune marine, les Élasmobranches regroupent des espèces charismatiques et vulnérables (Baum *et al.* 2003 ; Dulvy *et al.* 2021 ; Pacoureau *et al.* 2021) dont la gestion et la conservation sont largement limitées par le manque de connaissances (Breen *et al.* 2015 ; Fordham *et al.* 2022 ; Hays *et al.* 2016).

Ainsi, la fonctionnalité des écosystèmes fréquentés par les Élasmobranches reste un enjeu crucial de connaissance. Il existe un pan de l'écologie dont l'objectif est de comprendre les moteurs et les dynamiques spatio-temporelles des déplacements : l'écologie du mouvement (Cooke 2008 ; Costa *et al.* 2012 ; Jeltsch *et al.* 2013).

## 1.2 Écologie du mouvement et zones fonctionnelles

Le mouvement des organismes est défini comme le changement d'emplacement dans l'espace d'un individu conditionné par de multiples processus agissant à différentes échelles spatio-temporelles. Le mouvement est constitué de quatre composantes basiques : l'état interne de l'organisme (physiologique, neurologique), la mobilité (traits biomécaniques, machinerie morphologique), la capacité de navigation (traits cognitifs ou sensoriels nécessaires à l'obtention et à l'usage des informations) et les facteurs externes (facteurs biotiques et abiotiques) (Dickinson *et al.* 2000 ; Milner-Gulland *et al.* 2011 ; Nathan *et al.* 2008).

Ainsi, l'écologie du mouvement est un paradigme scientifique qui embrasse les différents aspects du déplacement des organismes de leur état interne, leurs traits et leur environnement (Hansson et Åkesson 2014 ; Nathan *et al.* 2008) reliés entre eux par différents processus : la navigation, la locomotion et le mouvement *sensu stricto* ou déplacement (figure 1.1).

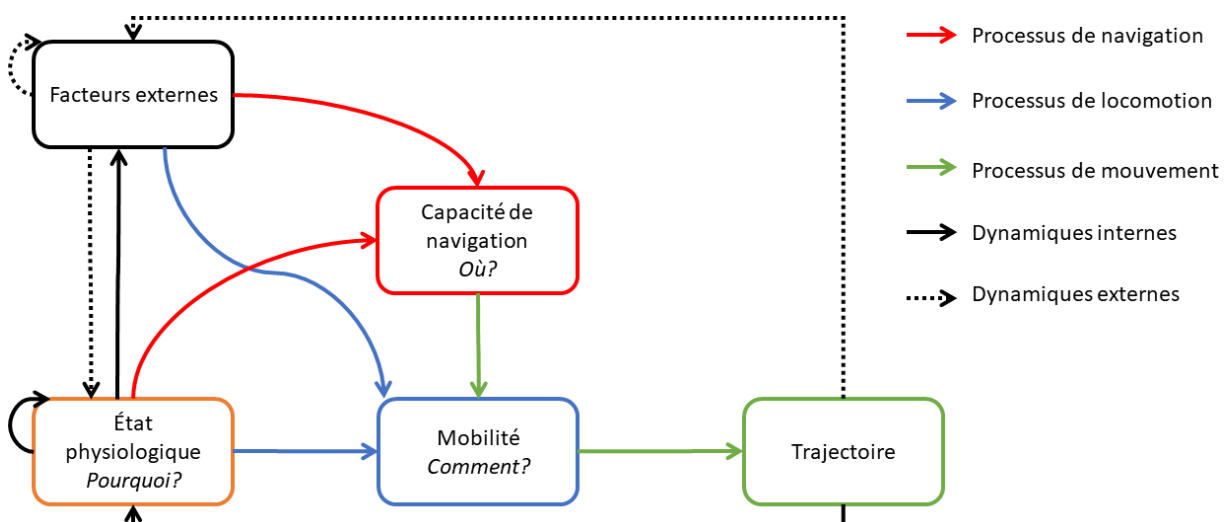


FIG. 1.1 : Les quatre composantes du mouvement d'un individu, les processus impliqués et les dynamiques d'influence. Adapté de Nathan *et al.* (2008)

Les espèces sont distribuées dans une zone géographique définie comme l'aire de répartition. Au sein de cette aire, différentes populations constituées d'individus sont co-occurentes. Les individus et les populations utilisent l'espace de façon différentielle. En effet, les individus se meuvent à des échelles spatio-temporelles variées de la prospection alimentaire journalière à la migration. Ainsi l'étude du mouvement est une articulation perpétuelle entre l'espace et le temps (Hansson et Åkesson 2014 ; Milner-Gulland *et al.* 2011).

Au sein d'une population d'individus qui réside dans une zone et en exploite les ressources, chaque individu décrit des trajectoires dans cet espace entre moments de repos, d'alimentation ou d'interaction avec ses conspécifiques. Il s'agit d'un domaine vital dont l'utilisation est adaptative par les individus et dépend de compromis écologiques tels que la compétition pour la ressource, la résistance au jeûne ou la tolérance thermique (Cooke *et al.* 2022 ; Wu et Seebacher 2022). L'éloignement à ce domaine vital est un déplacement qui peut être réalisé par tout ou partie du groupe (migration partielle) et dont la variation des traits migratoires tels que le calendrier, la destination ou la durée de migration peut générer une migration différentielle au sein d'une même population d'individus. Le retour, à l'issue d'un déplacement migratoire, dans une zone connue de référence est appelé « homing » avec un cas particulier : la philopatrie où la zone connue de référence est la zone de naissance (Breed et Moore 2012 ; Chapman *et al.* 2015 ; Van der Merwe *et al.* 2022).

La navigation et le déplacement des individus sont la résultante de plusieurs phénomènes incluant des facteurs génétiques, cognitifs et environnementaux. Dans le cas des espèces longévives les facteurs cognitifs d'apprentissage présentent une dimension importante. En effet, l'individu, par ses capacités d'exploration de son environnement et d'apprentissage, pourra mettre en place une carte dite en mosaïque permettant de relier spatialement des caractéristiques paysagères associées aux domaines vitaux (Hansson et Åkesson 2014). Les animaux tracent leurs routes sur la base de divers indices apportés par l'environnement et en fonction de leurs capacités sensorielles à détecter ces indices. Conventionnellement, le concept de carte-boussole permet de définir les éléments essentiels du déplacement (Breed et Moore 2012 ; Kramer 1953, 1957). La navigation résulte d'un processus qui dépend de la capacité d'un individu à définir sa position sur une carte et à utiliser une boussole indépendante du mécanisme de positionnement. A partir de la position, la carte fournit la direction de l'objectif et la boussole permet de suivre le cap à prendre.

Ainsi l'écologie du mouvement est la compréhension des dynamiques spatio-temporelles de l'usage des espaces par les individus, des domaines vitaux aux couloirs de migration (Acevedo-Gutiérrez 2009 ; Hansson et Åkesson 2014 ; Matthiopoulos 2003 ; Simpfendorfer et Heupel 2012). Les zones utilisées par les animaux marins mobiles sont définies par leur fonctionnalité, c'est-à-dire leur contribution à la survie de l'individu et de l'espèce. Plusieurs grandes fonctionnalités majeures sont définies pour les espèces marines et un habitat peut couvrir une à plusieurs fonctionnalités, de même, les usages peuvent être discrets dans le temps :

- Les zones d'alimentation sont des habitats dans lesquels les individus prospectent pour trouver des proies et subvenir à leurs besoins énergétiques. (Acevedo-Gutiérrez 2009 ; Munroe *et al.* 2022).
- Les zones de reproduction sont des habitats dont la fonctionnalité majeure est la mise en présence de mâles et de femelles d'une même espèce et permettant le flux de gènes (Chapman *et al.* 2015 ; Pratt et Carrier 2001).
- Les zones de gestation sont des habitats permettant aux femelles gestantes de subvenir à leur besoins énergétiques et de fournir un environnement favorable au développement des embryons (Hight et Lowe 2007 ; Tokunaga *et al.* 2022).
- Les nourriceries sont des habitats essentiels pour maximiser la survie des juvéniles en apportant un refuge contre les prédateurs et fournissant des ressources alimentaires (Dahlgren *et al.* 2006 ; Heupel *et al.* 2019).
- Les corridors écologiques sont des zones régulièrement utilisées par une espèce pour transiter entre des habitats non connectés (Gilbert-Norton *et al.* 2010 ; Resasco 2019 ; Taylor *et al.* 1993).

Il existe différentes méthodes pour tracer les espèces dans le temps et dans l'espace, telles que les biomarqueurs (chapitres 3 et 4) ou le suivi par télémétrie (chapitres 3, 5 et 6).

### 1.3 Intérêt de l'étude des zones fonctionnelles du requin-taupe commun

Le requin-taupe commun, *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788), est une espèce ubiquiste présente dans la majeure partie des océans à l'exception du Pacifique nord et dont les connaissances sont détaillées dans le chapitre 2. Avec l'adoption du plan d'action international pour les requins de l'organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) en 1999, un enchaînement d'évaluations, de propositions de conservation et de mesures de régulation des captures du requin-taupe commun a été initié sur l'ensemble de l'Atlantique nord (figure 1.2).

Depuis 2006, le requin-taupe commun est classé comme vulnérable au niveau global et depuis 2015 en danger critique dans les eaux européennes par l'Union internationale pour la conservation de la nature (IUCN 2019). Cette évaluation est l'issue d'une surexploitation de l'espèce par la pêche dans l'Atlantique nord (ICES 2009, 2022a). C'est pourquoi en 2010, l'Union européenne a fermé la pêcherie de requin-taupe commun dans ses eaux et déclaré un moratoire sur la pêche de cette espèce à bord des flottilles sous pavillon européen. Cependant, bien que pêchée pendant de nombreuses décennies, l'écologie de cette espèce reste peu connue et encore sujette à de nombreuses hypothèses détaillées dans le chapitre 2 (Biais *et al.* 2017 ; Breen *et al.* 2015).

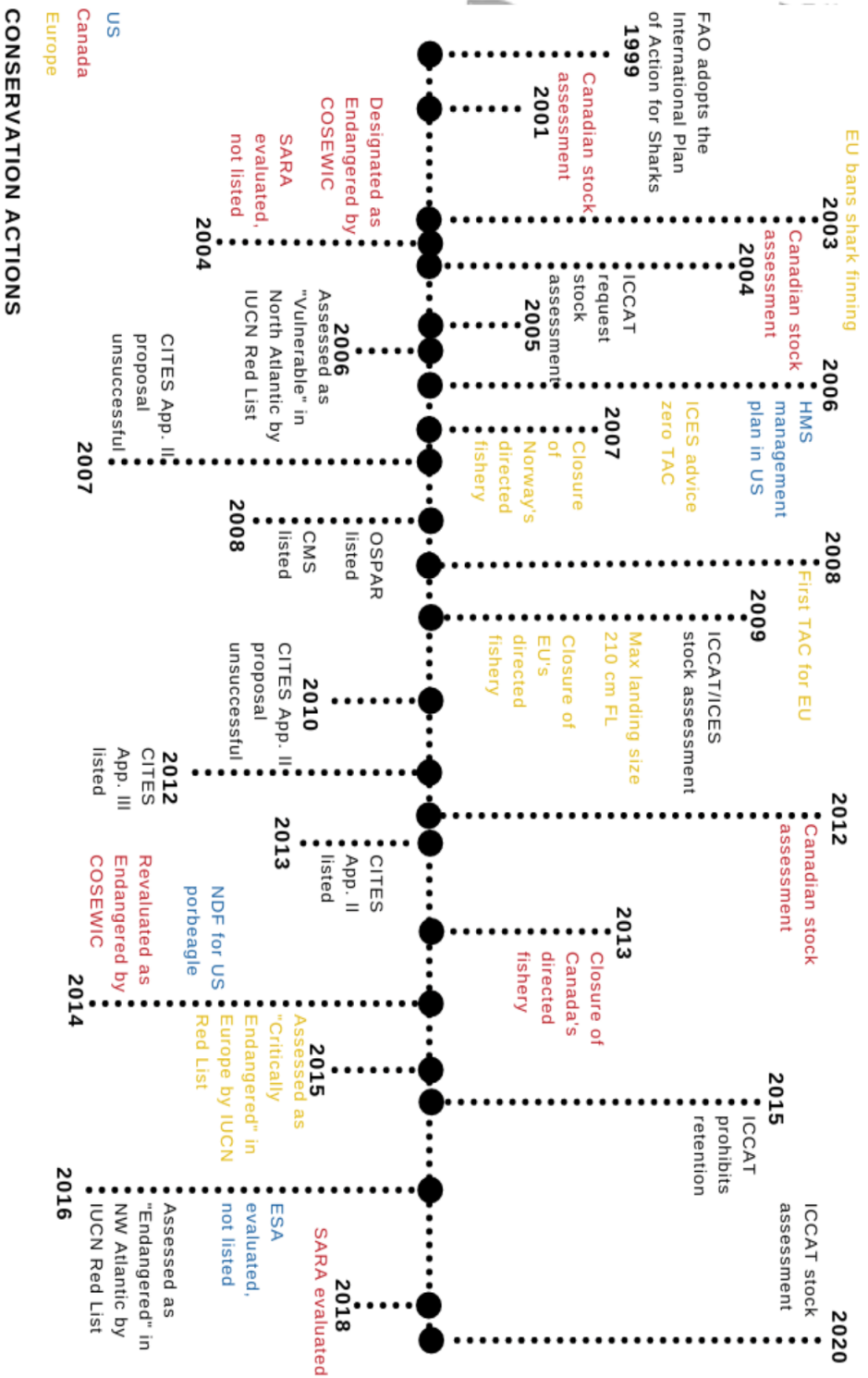


FIG. 1.2 : Chronologie de l'élaboration des principales mesures de gestion (en haut) et de conservation (en bas) concernant le requin-taupo commun dans l'Atlantique nord. Les abréviations sont indiquées par ordre d'apparition de gauche à droite. FAO : Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture; EU : Union européenne; COSEPAC : Comité sur la situation des espèces en danger au Canada; SARA : Action sur les espèces en péril; ICCAT : Commission internationale pour la conservation des thonidés de l'Atlantique; HMS : Espèces migratrices; ICES : Conseil international pour l'exploration de la mer; TAC : Total admissible des captures; CITES : Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction; OSPAR : Convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique nord-est; CMS : Convention sur les espèces migratrices; FL : Longueur à la fourche; NDF : Avis de commerce non préjudiciable; ESA : Action sur les espèces menacées; IUCN : Union internationale pour la conservation de la nature. D'après Haugen *et al.* 2022.

Or, depuis 2012, l'espèce est observée proche du littoral en saison estivale dans le Trégor-Goëlo (Côtes d'Armor, France) et fait l'objet de signalements auprès de l'APECS (Association Pour l'Étude et la Conservation des Sélaciens), une association française loi 1901 basée à Brest. L'APECS a noté une augmentation des signalements de requin-taupe commun à la côte dans le Trégor-Goëlo ce qui l'a menée à élaborer un projet pilote en 2017, puis des essais complémentaires en 2018 et 2019 dont l'aboutissement est le projet LAMNA en 2020 ([annexe A](#)). A l'occasion de ces projets et à travers les observations faites par des plongeurs sous-marins dans la zone, les individus dont le sexe a été déterminé se sont avérés être des femelles. La fréquentation de cette zone côtière de Bretagne par les femelles de requins-taupes communs soulève la question de la fonctionnalité de l'habitat côtier dans leur cycle de vie (alimentation, reproduction, fraye), l'exploitation dans l'espace et dans le temps des eaux de l'Atlantique nord-est par l'espèce et l'état physiologique des individus.

Les travaux de cette thèse s'inscrivent dans le volet d'acquisition de connaissances sur le requin-taupe commun du projet LAMNA ([annexe A](#)).

## 1.4 Objectifs et hypothèses

Dans ce contexte, cette thèse vise à comprendre les dynamiques spatio-temporelles des usages de l'environnement marin par les femelles de requin-taupe commun et ainsi identifier les grandes fonctionnalités des eaux côtières et continentales de l'Atlantique nord-est. Cet objectif principal se décline à travers différentes hypothèses de travail :

- La présence des femelles de requin-taupe commun est supposée être liée à une alimentation estivale dans des eaux propices avant leurs déplacements vers des zones d'hivernage au large.
- Les dynamiques spatio-temporelles des individus seraient liées à leur statut reproductif.
- Les eaux côtières seraient une zone de présence concomitante et saisonnière de femelles à des stades de vie différents.

Afin de tester ces hypothèses, des méthodes complémentaires ont été utilisées. Seule l'approche combinée permet *in fine* de soutenir les hypothèses, chacune étant étayée par l'ensemble des résultats.

La synthèse des travaux est articulée comme suit : tout d'abord l'état de l'art sur le requin-taupe commun est présenté dans le [chapitre 2](#), puis les zones d'étude et les grands principes des protocoles mis en œuvre ([chapitre 3](#)), ensuite les résultats des travaux de recherche ([chapitre 4](#), [chapitre 5](#), [chapitre 6](#)) et enfin, la discussion et les perspectives de ce travail ([chapitre 7](#)).

Le [chapitre 4](#) présente les variations de compositions isotopiques en carbone et en azote entre des tissus intégrateurs des sources d'alimentation à différentes échelles temporelles.

*Hypothèses :*

- *La composition isotopique du sang reflète une alimentation liée à la zone de capture.*
- *La différence de composition isotopique entre le sang et le muscle révèle des sources d'alimentation contrastées liées aux dynamiques spatio-temporelles des individus.*
- *Les sources d'alimentation varient avec le stade de vie.*

Le [chapitre 5](#) expose les dynamiques spatio-temporelles d'association des femelles de requin-taupe commun au sein d'habitats contrastés.

*Hypothèses :*

- *Les individus décrivent des comportements de déplacements vers le large en hiver avec un retour vers les zones côtières à l'été.*
- *La résidence des individus dans les eaux côtières est localisée et sur une courte période.*
- *L'hivernage des individus a lieu en haute mer de façon diffuse.*
- *Les dynamiques spatio-temporelles des individus sont associées à leur stade de vie*

Le [chapitre 6](#) décrit les comportements journaliers verticaux qui reflètent les stratégies d'utilisation de la colonne d'eau adaptées aux conditions environnementales.

*Hypothèses :*

- *L'utilisation de la colonne d'eau varie entre le jour et la nuit.*
- *L'utilisation de la colonne d'eau varie entre le plateau continental et la haute mer.*
- *Le comportement vertical reflète la prospection alimentaire.*
- *Les patrons journaliers de mouvements verticaux reflètent une adaptation aux conditions environnementales.*





*L'ensemble du corpus de références citées est regroupé à la fin du manuscrit.*





# Chapitre 2

## État des connaissances sur le requin-taupe commun, *Lamna nasus* (Bonaterre, 1788)

You're gonna need a bigger boat

---

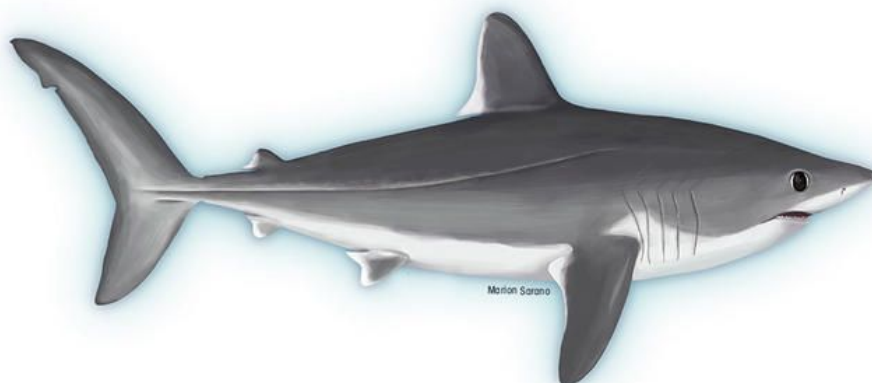
Chief Brody, *Jaws* (1975)

### Sommaire

---

<b>2.1 Populations de requin-taupe commun . . . . .</b>	<b>31</b>
2.1.1 Le requin-taupe commun dans les eaux mondiales . . . . .	31
2.1.2 Le requin-taupe commun en Atlantique nord . . . . .	32
<b>2.2 Traits de vie du requin-taupe commun . . . . .</b>	<b>34</b>
2.2.1 Les traits morphologiques . . . . .	35
2.2.2 Les traits reproductifs . . . . .	38
2.2.3 Les traits physiologiques . . . . .	40
2.2.4 Les traits comportementaux . . . . .	42
<b>2.3 Requin-taupe commun et humain . . . . .</b>	<b>44</b>
2.3.1 Le requin-taupe commun et la pêche . . . . .	44
2.3.2 Le requin-taupe commun et les citoyens . . . . .	46

---



doris.ffesm.fr © Marion SARANO / Longitude 181

FIG. 2.1 : Illustration de requin-taupe commun par ©M. Sarano.

Le requin-taupe commun est un Vertébré de la classe des Chondrichthyens — poissons cartilagineux — appartenant à la sous-classe des Élasmobranchés (Maisey 2012) — raies et requins — et à l'ordre des Lamniformes. Le plus ancien Lamniforme connu à ce jour est un fossile daté du Jurassique Supérieur (Cappetta 1987). Les Lamniformes présentaient une forte diversité taxonomique avant l'extinction de masse liée à la transition du Crétacé au Tertiaire. Cette période est caractérisée par un refroidissement climatique, une diminution de la diversité de ressources en Téléostéens - poissons osseux. En conséquence la compétition entre les espèces d'Élasmobranchés se serait intensifiée au détriment des Lamniformes (Condamine *et al.* 2019) dont seules quelques espèces ont survécu grâce à leur plasticité thermique et alimentaire (Bazzi *et al.* 2021). Suite à la crise du Crétacé-Tertiaire, la richesse spécifique<sup>1</sup> de l'ordre a fortement décliné tandis la disparité des régimes alimentaires augmentait au sein des Lamniformes (Bazzi *et al.* 2021), du petit Requin-crocodile océanique (*Pseudocarcharias kamoharai*) au grand Requin pèlerin (*Cetorhinus maximus*) planctonophage. Ceux-ci sont répartis en 8 familles dont 7 ne comprennent qu'un seul genre parmi lesquels 5 ne contiennent qu'une seule espèce. Au total, les 15 espèces actuelles sont considérées comme des reliques au sens de Brooks et Bandoni (1988). Par comparaison, l'autre groupe de requins, les Carcharhiniformes, domine taxonomiquement depuis le Tertiaire et regroupe plus de 290 espèces réparties en 10 familles (Ebert *et al.* 2021). Au sein des Lamniformes, la famille des Lamnidés est celle qui comprend le plus d'espèces modernes (5) réparties en 3 genres : le genre *Carcharodon* dont le seul représentant existant est le Grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*), le genre *Isurus* comprenant le Requin mako (*Isurus oxyrinchus*) et le Requin mako à longues nageoires (*Isurus paucus*), et le genre *Lamna* représenté par le Requin saumon (*Lamna ditropis*) et le Requin-taupe commun (*Lamna nasus*).

Ce chapitre est consacré à l'état des connaissances sur le requin-taupe commun appartenant à une famille particulière qui s'inscrit dans l'Histoire des mers et océans (Collareta *et al.* 2018).

---

<sup>1</sup>Nombre d'espèces différentes d'une zone définie dans le temps et dans l'espace. NDLA

## 2.1 Populations de requin-taupe commun

La recherche en ichthyologie a débuté avec la description des espèces observées dans différentes zones du monde, en commençant par la publication en latin d'ouvrages européens (Rondelet 1554 ; Salviani 1558). Le premier sujet de recherche sur une espèce est la distribution de celle-ci dans l'environnement, ici, marin. Avec l'évolution des connaissances en écologie, le concept de population a émergé. Toutefois, la compréhension des populations en ichthyologie reste complexe à aborder, notamment du fait du caractère intrinsèquement dynamique des mers et océans ainsi que de la définition de population qui se définit dans l'espace que le temps. De plus, la définition d'une population dépend aussi du paradigme de recherche (Waples et Gaggiotti 2006). La définition retenue dans ce manuscrit s'inscrit dans un paradigme écologique où la population est un groupe d'individus de la même espèce qui partagent une zone géographique dans laquelle ils se reproduisent, s'alimentent et se déplacent (Huffaker et Gutierrez 1998). La pêche et les observations faites par les marins ont été les premières sources d'informations sur les poissons osseux et cartilagineux. La plupart des données antérieures sur le requin-taupe commun sont issues de la pêche. Or, en halieutique<sup>2</sup>, l'unité homologue à la population est le stock. La définition d'un stock est substantiellement différente de celle de la population, il s'agit de la partie exploitable d'une espèce, un groupe ou une population qui se maintient dans le temps dans une zone définie (Booke 1981). L'articulation de ces deux notions et des connaissances associées est un défi auquel les recherches en halieutique et en ichthyologie tentent de répondre, notamment dans le contexte de gestion des pêches (Baum *et al.* 2003 ; Kerr *et al.* 2017).

Ainsi, cette partie se consacre essentiellement à décrire les connaissances relatives à la distribution globale de l'espèce, aux populations connues et aux stocks considérés de l'échelle mondiale à celle des zones côtières de l'Atlantique nord-est.

### 2.1.1 Le requin-taupe commun dans les eaux mondiales

Compagno (1990) répartit les espèces de Chondrichthyens par écomorphotype, soit une classification qui intègre à la fois les caractéristiques physiques et les traits de vie des espèces. Le requin-taupe commun est classé dans les espèces tachypélagiques : requins thoniformes possédant une nageoire caudale en forme de croissant de lune, des carènes latérales sur le pédoncule caudal, dont la température corporelle élevée et le système circulatoire permettent des accélérations rapides et une bonne endurance en vitesse de croisière lente (plus de détails section 2.2). Ces requins tachypélagiques sont les membres de la famille des Lamnids, exception faite du grand requin blanc, *Carcharodon carcharias*. Ils s'alimentent sur des proies de taille moyenne et fréquentent soit les eaux continentales, soit les eaux océaniques, avec le requin-taupe commun comme espèce considérée mixte. Depuis 2022, White *et al.* considèrent

<sup>2</sup>Ensemble des disciplines ayant trait aux problématiques de la pêche. Source : Larousse

les espèces tachypélagiques comme un sous-type spécialisé de l'écomorphotype macrocéanique qui correspond aux grandes espèces pélagiques principalement océaniques.

Le requin-taube commun présente une répartition antitropicale<sup>3</sup> et se retrouve dans les eaux tempérées à froides, à l'exception du Pacifique nord, où elle est remplacée par le requin saumon, *Lamna ditropis* (figure 2.2).

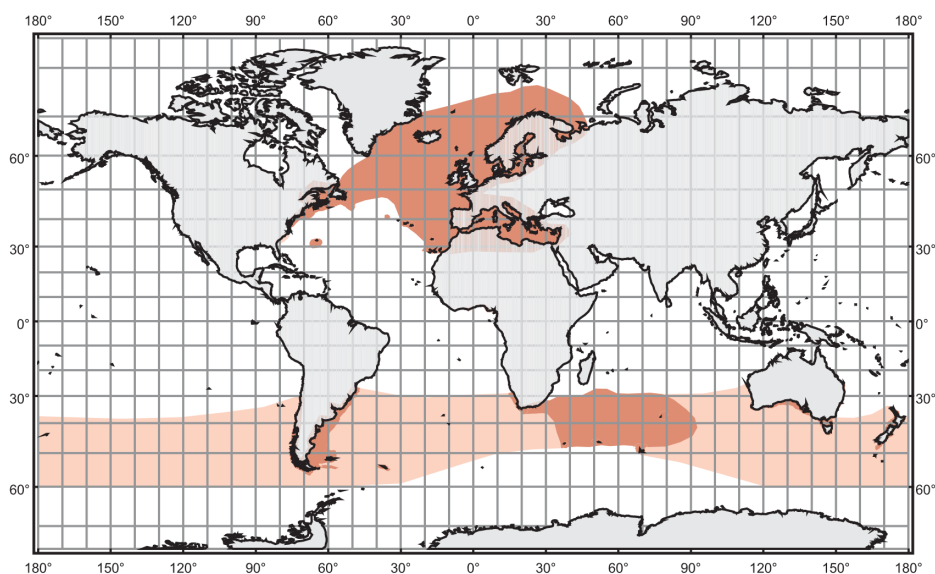


FIG. 2.2 : Distribution mondiale du requin-taube commun. Rouge sombre : présence certaine. Rouge clair : présence incertaine. D'après Compagno (2001)

Le requin-taube commun se retrouve dans une gamme de températures allant de -1 à 22°C avec un *preferendum* thermique entre 5 et 18°C (Campana et Joyce 2004 ; Campana *et al.* 2010 ; Skomal *et al.* 2021). Cela suggère une barrière thermique formée par les eaux équatoriales isolant les individus des deux hémisphères qui forment ainsi deux populations génétiquement distinctes (González *et al.* 2021 ; Kitamura et Matsunaga 2010).

### 2.1.2 Le requin-taube commun en Atlantique nord

Si la structure génétique des populations de l'hémisphère sud est peu connue, il semblerait qu'en Atlantique nord les flux génétiques entre les populations ouest et est soient suffisants pour qu'il n'y ait pas d'isolement génétique, donc reproductif (Haugen *et al.* 2022). Toutefois, il n'existe qu'un seul mouvement transatlantique connu réalisé par un individu marqué et ce malgré plus de 50 ans de programmes de marquage en Atlantique nord (Cameron *et al.* 2018 ; Kohler et Turner 2020). De ce fait, les stocks de requin-taube commun de l'Atlantique nord sont considérés comme semi-distincts et démographiquement indépendants à l'échelle écologique (Ellis *et al.* 2022 ; Haugen *et al.* 2022 ; ICES 2022a), ce qui justifie l'évaluation et la gestion distincte des stocks par les différentes organisations intergouvernementales *ad*

<sup>3</sup>Terme issu de l'anglais et caractérisant une espèce répartie de façon équivalente de part et d'autre de l'équateur à l'exception de la zone intertropicale. NDLA

hoc (figure 2.3). Les individus de Méditerranée sont considérés, par ces mêmes organisations, comme appartenant à la population de l'Atlantique nord-est et les quelques captures sont rapportées mais les stocks ne sont pas évalués (ICCAT 2020).

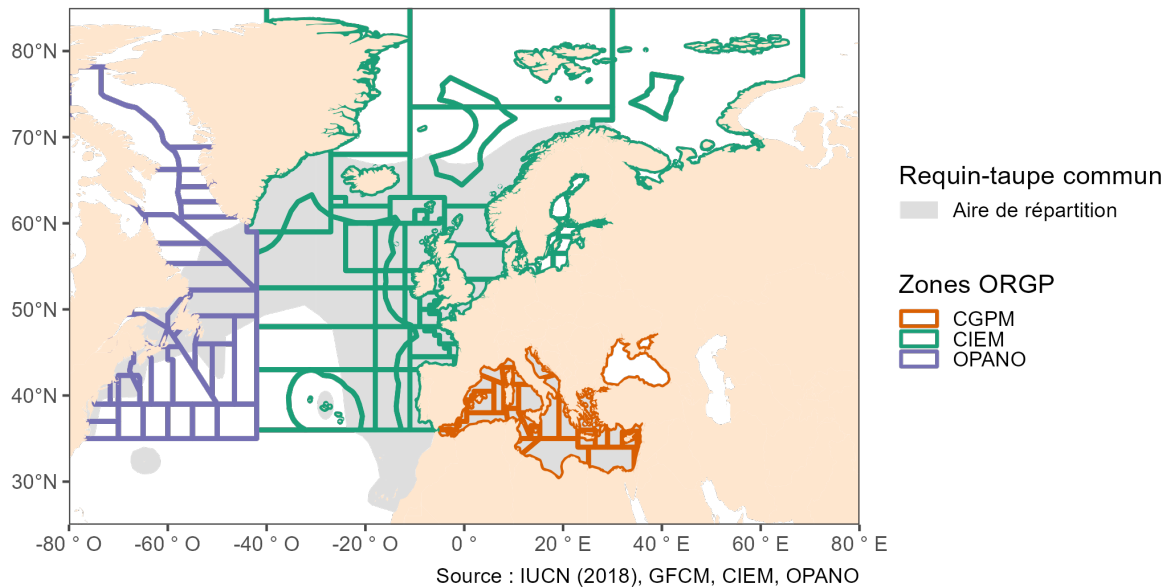


FIG. 2.3 : Unités de gestion et d'évaluation des différentes Organisations Régionales de Gestion de Pêches (ORGP) de l'Atlantique nord sur fond de répartition du requin-taupe commun (en gris). CGPM : Commission Générale des pêches pour la Méditerranée, CIEM : Conseil international pour l'exploration de la mer, OPANO : Organisation des pêches de l'Atlantique nord-ouest. Adapté de Haugen *et al.* (2022)

Cette espèce est décrite comme vagabonde par de nombreux auteurs (Beltremieux 1868 ; Dunlop 1892 ; Gadeau de Kerville 1896 ; Le Gall et Mallet 1972 ; Matheson 1928 ; Rae 1962) qui supposent que ces mouvements sont liés aux déplacements saisonniers des harengs, maquereaux et Gadidés. Il en ressort un patron de déplacement du requin-taupe commun qui présente une fréquentation estivale de la zone côtière et une fréquentation hivernale des zones plus au large, avec une présence du requin-taupe commun plus marquée en surface l'été et en profondeur l'hiver.

Avec l'avènement des technologies de suivi télémétrique par satellite au XXI<sup>e</sup> siècle, de plus récentes études ont confirmé ce patron avec des requins-taupes communs ayant réalisé des déplacements sur de grandes distances entre le plateau continental et le talus jusqu'à la haute mer, de l'océan Arctique au nord du tropique du Cancer (Biais *et al.* 2017). Les déplacements sont concomitants avec les saisons. La présence sur le talus et le plateau continental est plutôt associée à la période fin de printemps-début d'automne et le vagabondage au large au reste de l'année. Ces déplacements semblent aussi correspondre au cycle de vie avec une parturition et une reproduction sur le talus du golfe de Gascogne en Atlantique nord-est et sur le plateau de George's Bank en Atlantique nord-ouest (Biais *et al.* 2017 ; Skomal *et al.* 2021). Cette saisonnalité correspondrait aussi à la disponibilité en proies telles que le hareng ou le maquereau (Biais *et al.* 2017 ; Dunlop 1892 ; Pade *et al.* 2009 ; Saunders *et al.* 2011).

De plus, les balises de suivi télémétrique permettent d'appréhender les dynamiques spatio-temporelles du requin-taupe commun, y compris dans la dimension verticale, à l'échelle des individus et des populations (Biais *et al.* 2017 ; Pade *et al.* 2009 ; Saunders *et al.* 2011 ; Skomal *et al.* 2021 ; Wang *et al.* 2020). Ainsi le requin-taupe commun exploite l'ensemble de la colonne d'eau, sa physiologie (voir sous-section 2.2.3) lui permettant de fréquenter longuement des eaux froides, notamment en prospection alimentaire, sans altération de ses fonctions métaboliques (Campana et Joyce 2004 ; Skomal *et al.* 2021). Toutefois, des comportements de mouvements verticaux journaliers ont été mis en évidence avec, en journée, une fréquentation de la zone mésopélagique (>200m), probablement en alimentation sur la couche dispersante profonde (DSL, « Deep Scattering Layer») et un retour vers la zone épipélagique (0–200m) pendant la nuit (Biais *et al.* 2017 ; Francis *et al.* 2008 ; Pade *et al.* 2009 ; Saunders *et al.* 2011).

Par ailleurs, une ségrégation sexuelle semble se mettre en place en dehors de la période de reproduction. En effet, les données de pêche indiquent un ratio global des sexes équilibré, toutefois les captures concernent généralement un seul sexe à la fois (Aasen 1963 ; Francis *et al.* 2008 ; Mejuto *et al.* 2020). De même la taille des requins-taupes communs capturés est généralement centrée autour d'une moyenne suggérant une répartition spatiale et temporelle des individus par longueur et donc par classe d'âge (Jung 2008). Toutefois, le requin-taupe commun est considéré comme solitaire même s'il est observé occasionnellement en petits groupes, notamment lors de l'alimentation (Compagno 2001 ; Dunlop 1892 ; Réguis 1881).

## 2.2 Traits de vie du requin-taupe commun

L'état des connaissances sur le requin-taupe commun a relevé de la compilation de productions scientifiques et techniques de différents champs de recherche, notamment de la biologie et de l'écologie, à diverses échelle spatiales et temporelles, du fonctionnement de l'organisme à son écosystème environnant. Afin de réaliser une description la plus exhaustive du requin-taupe commun, une approche par traits de vie à l'échelle de l'organisme permet de structurer la description de ses multiples caractéristiques. Les traits de vie d'une espèce sont l'ensemble des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables d'un organisme (Streit et Bellwood 2023 ; Violle *et al.* 2007). La définition des traits et les concepts afférents font l'objet d'un champ entier de l'écologie. Ici, ces traits seront présentés par sous-type (tableau 2.1) : les traits morphologiques, reproductifs, physiologiques puis comportementaux définis par Kissling *et al.* (2018) et Martini *et al.* (2021). Les traits de vie du requin-taupe commun permettent d'appréhender les mécanismes latents de l'espèce lors de l'analyse de ses mouvements, de ses comportements et de son écologie trophique. Toutefois ces informations sont inféodées à l'échantillonnage et l'observation d'individus de cette espèce vulnérable aux pressions anthropiques et au changement climatique.

TAB. 2.1 : Traits de vie du requin-taupe commun adapté de Martini *et al.* (2021)

Fonctions Traits	Acquisition de ressource	Croissance	Reproduction	Survie
Morphologie	Taille maximum, forme, structure			
Reproduction			Type et stratégie de reproduction, fécondité	
	Longévité, taille à maturité			
Physiologie	Régime et stratégie alimentaire	Taux de croissance	Mécanismes de perception et communication des congénères et partenaires	Taux métabolique, stockage de l'énergie, thermorégulation, osmorégulation, respiration, tolérance à l'inanition
	Contamination			
Comportement	Locomotion (vitesse, type de nage)		Migration (habitats, routes, phénologie)	
	Perception	Communication et perception		

### 2.2.1 Les traits morphologiques

Bien que l'espèce soit décrite et représentée dans les ouvrages fondamentaux de l'ichtyologie moderne (Rondelet 1554 ; Salviani 1558), le requin-taupe commun sera reconnu comme espèce par la description de l'abbé Bonnaterre (1788). Le requin-taupe commun, alors dénommé le Nez, *Squalus nasus*, est décrit comme un poisson cartilagineux massif, de forme oblongue, couvert d'une « peau chagrinée »<sup>4</sup>, ayant des « événements » latéraux et « une nageoire derrière l'anus, sans les trous sur les tempes » (description historique en annexe B). Une image vaut mieux que de longs discours, l'illustration ci-après, adaptée de Ebert et Dando (2021) fait office de description (figure 2.4).

FIG. 2.4 : Description illustrée du requin-taupe commun. X[ à Ebert et Dando 2021 p.284.



Les yeux du requin-taupe commun sont remarquables par leur taille et leur structure cartilagineuse. En effet, le cartilage des yeux est tesselé, c'est-à-dire composé de petits blocs minéralisés qui lui confère légèreté et souplesse, tout en assurant la résistance à la pression de l'eau générée par des nages soutenues (Pilgrim et Franz-Odenaal 2009). Il semblerait toutefois que les yeux du requin-taupe commun soient le résultat d'un compromis évolutif entre la taille totale et la capacité d'accommodation de la vision que la mobilité du globe oculaire pourrait compenser (Dunlop 1892 ; Pilgrim et Franz-Odenaal 2009).

De plus, la forme hétérocerque de la caudale avec une asymétrie moins marquée que chez d'autres Lamniformes permettrait une propulsion efficace lors de poursuite à nage soutenue de proies (Kim *et al.* 2013 ; Thomson et Simanek 1977). Les propriétés physiques du requin-taupe commun ont été détaillées dans un mémoire sur les poissons par Magnan (1929), professeur de mécanique animale appliquée à l'aviation, qui applique les concepts de l'hydrodynamisme connus dans la construction navale et l'aéronautique. Il ressort sur les seuls critères physiques du requin-taupe commun et à travers différentes métriques de l'ingénierie navale, que ce requin peut être rapide à l'instar d'un ensemble d'espèces considérées de haute mer, de surface et voyageuses. Les blocs de muscle du requin-taupe commun (myotomes) sont au nombre de 55 selon Magnan (1929), leur conférant une grande puissance associée à une souplesse, notamment au niveau de la queue. Comme la plupart des poissons et requins, le requin-taupe commun possède deux types de muscles locomoteurs : le muscle rouge et le muscle blanc. Or, ceux-ci sont répartis de façon particulière, le muscle rouge étant le long de la colonne vertébrale, autour des viscères, et le muscle blanc enrobant l'ensemble (Carey et Teal 1969). L'importance de ces muscles et la physiologie associée sont détaillées plus loin ([sous-section 2.2.3](#)).

Les requins sont de façon générale plus denses que l'eau. Les requins pélagiques sont toutefois moins denses que les requins démersaux, probablement en lien avec leur capacité de nage rapide qui serait entravée par des densités trop élevées (Bone et Roberts 1969). Le requin-taupe commun est ainsi moins dense que les requins benthiques. Toutefois il est l'un des requins pélagiques les plus denses d'après l'étude de Bone et Roberts (1969) et son centre de gravité est situé à l'aplomb de la dorsale, soit au milieu du corps (Magnan 1929). Cela en fait une espèce très manœuvrante.

La taille maximale du requin-taupe commun est différente selon les sexes. Les mâles sont généralement plus petits que les femelles à âge égal, les données et les sources associées sont indiquées dans le [tableau 2.2](#). Cette taille varie en fonction des zones géographiques. Ainsi les requins-taupes communs de l'hémisphère sud sont de taille maximale inférieure à ceux de l'hémisphère nord (Francis *et al.* 2008). De même, bien que les données soient encore parcellaires, il semblerait que les requins-taupes communs de Méditerranée soient plus petits que ceux de l'Atlantique nord (Storai *et al.* 2005). Toutefois, il existe une forte disparité entre les échantillonnages dans les différentes zones géographiques (Haugen *et al.* 2022). En Atlantique nord-ouest, un effort conséquent a été fourni au début des années 2000 (Natanson *et al.* 2002) et dans une moindre mesure en Atlantique nord-est (Haugen *et al.* 2022).

Les informations publiées sur la Méditerranée restent rares (Keramidas *et al.* 2019 ; Marconi et De Maddalena 2001 ; Storai *et al.* 2005).

TAB. 2.2 : Longueur maximale du requin-taupe commun par sexe et régions géographiques. Les longueurs sont rapportées comme longueur totale (TL, en cm).

Zone géographique	Longueur totale (en cm)		Sources
	Femelle	Mâle	
Atlantique nord-ouest	355	262	Ebert <i>et al.</i> 2021 ; ICES 2009
Atlantique nord-est	317	288	Gauld 1989
Méditerranée	≥250	≥206	Storai <i>et al.</i> 2005
Pacifique sud	~233*	~182*	Francis <i>et al.</i> 2007

\*Longueur à la fourche convertie en longueur totale avec les paramètres de Natanson *et al.* (2002)

Dans le [tableau 2.2](#), les longueurs utilisées sont les tailles totales, soit de la pointe du museau à la pointe de la queue. Les mesures de taille en ichtyologie varient en fonction des études. Ainsi des relations entre les différentes métriques ont été établies (Ellis *et al.* 2016 ; Hennache et Jung 2010 ; Natanson *et al.* 2002). Les mesures présentées dans ce document sont la longueur totale (LT) afin de se représenter les dimensions conséquentes de cet animal et la longueur à la fourche droite (LF), communément utilisée en ichtyologie, qui sera la métrique de référence pour l'ensemble des analyses ([figure 2.5](#)).

FIG. 2.5 : Longueurs mesurées sur le requin-taupe commun. Voir Ebert et Dando 2021 p.284.

## 2.2.2 Les traits reproductifs

Le requin-taupe commun est un requin à croissance lente et l'âge des individus reste difficile à évaluer avec précision de par la constitution cartilagineuse de leur squelette. Ainsi, en Atlantique nord-ouest, l'âge maximum estimé est de 24-26 ans, grâce à différentes méthodes d'analyse des vertèbres : dénombrement des anneaux de croissance (Natanson *et al.* 2002) ou datation par le carbone 14 du cartilage (Campana *et al.* 2002b). Cet âge est considéré comme le minimum plausible du fait des incertitudes liées au manque de connaissance sur les processus de formation des anneaux de croissance des vertèbres des élastomobranches (Natanson *et al.* 2018). La longévité estimée pour une population non pêchée serait de 46 ans (Natanson *et al.* 2002) en Atlantique nord-ouest. Toutefois, dans le Pacifique sud, Francis *et al.* (2007) estiment que la longévité du requin-taupe commun serait de 36 années pour une population pêchée et de 65 ans sans pression anthropique directe (Francis *et al.* 2007).

De même que pour la taille totale (sous-section 2.2.1), il existe une différence de taille à maturité sexuelle entre les mâles et les femelles en fonction des zones géographiques. Cette taille à maturité permet l'estimation de l'âge à maturité sexuelle. L'ensemble est résumé dans le [tableau 2.3](#).

Malgré un certain nombre d'observations et d'études, la reproduction du requin-taupe commun reste complexe à appréhender. La saison de la reproduction a lieu au même moment entre l'hémisphère nord et l'hémisphère sud, donc à des saisons opposées, de plus elle semble s'étendre sur une période d'environ 6 mois. Bien que la gestation soit probablement de 8 à 9 mois, l'étendue temporelle a pu contribuer à l'évaluation d'un temps de gestation de plus d'une année à travers l'observation des stades de développement des embryons par Gauld (1989). Il est communément admis que la reproduction ait lieu annuellement (Aasen 1963 ; Dunlop 1892 ; Francis et Stevens 2000 ; Tokunaga *et al.* 2022). Toutefois Natanson *et al.* (2019) ont montré récemment qu'il serait probable que les femelles de requin-taupe commun observent une période de repos sexuel post-parturition.

La reproduction chez les élastomobranches est interne, le mâle dépose ses spermatozoïdes à l'intérieur de la femelle après des parades nuptiales (Klimley *et al.* 2023). L'accouplement laisse souvent des traces de morsures du mâle, appelées « love bites », sur les pectorales de la femelle de requin-taupe commun. Ces morsures serviraient à maintenir la femelle pendant l'accouplement. L'utérus de la femelle est constitué de deux cornes dans lesquelles se trouvent les ovocytes. Ceux qui ne seront pas fécondés seront consommés par les embryons en maturation afin de s'alimenter, il s'agit de l'oophagie (Gilmore 1993 ; Van der Merwe *et al.* 2022). Le développement se fait entièrement à l'intérieur de la femelle, le requin-taupe commun est un requin aplacentaire, les embryons ne sont pas fonctionnellement reliés à la femelle. Après gestation, les 1 à 5 juvéniles formés feront 60 à 80 cm (Francis et Stevens 2000 ; Gauld 1989 ; Jensen *et al.* 2002 ; Shann 1923).

TAB. 2.3 : Traits reproductifs du requin-taube commun par sexe et régions géographiques. Les longueurs rapportées sont les longueurs totales (TL, en cm).

Zone géographique	Maturité		Durée de gestation (mois)	Taille moyenne de la portée	Période de reproduction	Période de parturition	Sources
	Mâle	Femelle					
Atlantique nord-ouest	183-208 (8-10)	218-229 (12-16)	8-9	3,9	septembre-novembre	avril-juin	Aasen 1961, 1963 ; Jensen <i>et al.</i> 2002
	190 (-)	223 (-)	>12	3,7	septembre-décembre	avril-septembre	Gauld 1989 ; Hennache et Jung 2010 ; ICES 2009
Méditerranée	-	-	-	-	-	-	-
Pacifique Sud	165-176 (8-11)	198-209 (15-18)	-	3,85	-	avril-septembre	Francis <i>et al.</i> 2007 ; Francis et Duffy 2005 ; Francis et Stevens 2000

### 2.2.3 Les traits physiologiques

De nombreuses analyses de contenus stomacaux ont été menées sur des requins-taupes communs pêché en Atlantique nord (Ellis et Shackley 1995 ; Gauld 1989 ; Hennache et Jung 2010 ; Joyce *et al.* 2002 ; Stevens 1973) et sud (Belleggia *et al.* 2021), en océan Indien (Cherel et Duhamel 2004) et en Pacifique sud (Stevens *et al.* 1983 ; Van Der Vyver *et al.* 2015). L'ensemble de ces études s'accordent sur une alimentation essentiellement composée des principales espèces de poissons osseux et céphalopodes présents dans les zones de chasse du requin-taupe commun, qu'elles soient pélagiques, benthiques ou démersales. Les variations alimentaires seraient ainsi liées à la zone géographique et la saison. Le requin-taupe commun est ainsi défini comme une espèce opportuniste, c'est-à-dire que son alimentation reflète la distribution en proies de son environnement. Aucun changement ontogénique de régime n'est relevé malgré une potentielle sélectivité moindre des juvéniles, les adultes cibleraient préférentiellement les grands poissons. Si la technique de chasse du requin-taupe commun n'est pas particulièrement connue malgré des photos spectaculaires de sauts en surface à la poursuite de proies, la dentition peu performante pour trancher, la petite taille de la mâchoire proportionnellement au corps et sa faible puissance, invitent à penser que le requin-taupe commun se saisit de ses proies pour les englober entièrement, immédiatement (Dunlop 1892 ; Pellegrin 1938).

Le requin-taupe commun assure son apport énergétique lui permettant de soutenir une croissance suivant une courbe de von Bertalanffy de la forme suivante :

$$L_t = L_\infty(1 - \exp^{-K(t-t_0)})$$

Avec  $L_t$  = Longueur à la fourche prédite (cm) à l'âge  $t$ ,  $L_\infty$  = Longueur à la fourche maximale (cm),  $K$  = taux de croissance annuelle ( $\text{an}^{-1}$ ) et  $t_0$  = l'âge théorique à la longueur 0 cm (an).

Le taux de croissance évalué pour les femelles et les mâles est similaire jusqu'à la maturité où les courbes de croissance divergent. Les femelles mûrent plus tardivement que les mâles. Le taux de croissance du requin-taupe commun est de 0,06 pour les femelles et 0,08 pour les mâles en Atlantique nord-ouest. En Pacifique sud ces taux sont, respectivement, de 0,06  $\text{an}^{-1}$  et 0,11  $\text{an}^{-1}$  (Francis *et al.* 2007 ; Natanson *et al.* 2002). Les taux de croissance n'ont pas été calculés en Atlantique nord-est (Haugen *et al.* 2022). A titre de comparaison, ce taux est évalué à 0,95  $\text{an}^{-1}$  pour le thon listao (*Katsuwonus pelamis*), thonidé tropical à croissance rapide, et à 0,11  $\text{an}^{-1}$  pour le thon rouge de l'Atlantique (*Thunnus thynnus*), thonidé des eaux tempérées à croissance lente (Murua *et al.* 2017).

Ainsi le requin-taupe commun est un animal marin de grande taille à croissance lente qui s'alimente de façon opportuniste dans son environnement. Cela implique notamment le maintien des processus physiologiques dans des conditions variables de température. La plupart des poissons osseux et cartilagineux sont des ectothermes, ils ne peuvent réguler leur température interne, ainsi leur métabolisme est dépendant de la température ambiante.

Or, une convergence évolutive partagée par un vingtaine d'espèces marines, notamment les

familles des Scombridés (thons) et des Lamnidés, permet au requin-taupe commun de réaliser de la thermorégulation à l'instar des mammifères endothermes (Bernal *et al.* 2001, 2005; Block *et al.* 1993). Burne (1923) décrit de façon minutieuse les particularités du système vasculaire du requin-taupe commun que celui-ci partage avec les autres espèces de Lamnidés : la présence d'une *retia* autour des viscères, du cerveau et des yeux. Ce réseau de vaisseaux sanguins de petite taille permet une régulation rapide du flux de sang à proximité des organes. Cette évolution majeure du système vasculaire permet surtout de conserver la chaleur interne générée par les muscles en action par un système d'échangeur à contre-courant. Il s'agit de l'endothermie régionalisée décrite pour la première fois par Carey et Teal (1969). Pour 10°C supplémentaires, la puissance du muscle est multipliée par 3 (Carey et Teal 1969).

Associée à la localisation des muscles locomoteurs (voir sous-section 2.2.1), l'endothermie confère des capacités de nage soutenue (muscle rouge), d'accélération brusque (muscle blanc), de fonctions métaboliques (activité enzymatique) liées à la reproduction et l'alimentation, ceci à des gammes de température plus basses que les autres poissons osseux et cartilagineux ectothermes (Bernal *et al.* 2012). De plus, le maintien d'une température élevée au niveau des yeux et du cerveau contribue à l'hypothèse de l'importance de la vision et la persistance de ce sens malgré les variations de température environnante (Block et Carey 1985). En contrepartie de cette extraordinaire capacité d'endothermie, une nage continue est nécessaire à la respiration de ces espèces mais aussi au maintien de leur température interne. En effet, si celle-ci venait à diminuer de trop chez un individu, la remise en activité du muscle rouge serait ardue voir impossible (Bernal *et al.* 2005).

Si le requin-taupe commun est un endotherme régionalisé, son métabolisme interne doit encore faire face à l'apport d'eau de mer salée dans l'organisme et au besoin d'homéostasie<sup>5</sup> afin d'éviter la perte d'eau, vitale au fonctionnement physiologique (Fukuyama et Le Bihan 2011). Il s'agit du mécanisme d'osmorégulation. Les élasmobranches réalisent l'osmorégulation par la production d'osmolytes organiques : l'urée et l'oxyde de triméthylamine, souvent raccourci en TMAO pour Triméthylamine *N*-oxide, en anglais (Ballantyne 1997). L'urée est un composé chaotrope, il affecte la structure spatiale et, en conséquence, la fonction des molécules, notamment les protéines et les acides nucléiques (ARN, ADN). Chez les élasmobranches, il semblerait que les protéines soient adaptées à la présence d'urée ou bien que la proportion de TMAO soit suffisante pour contrebalancer les effets de l'urée (Ballantyne 1997). De plus l'urée affecte le transport et le métabolisme des lipides, notamment en favorisant le stockage de ceux-ci dans le foie. Ainsi, la quantité de lipides contenus dans le foie de requin-taupe commun est plus élevée que dans les muscles et le muscle rouge est plus riche en lipides que le blanc (Dyer *et al.* 1963; Vlieg *et al.* 1993).

---

<sup>5</sup>Processus de régulation par lequel l'organisme maintient les différentes constantes du milieu intérieur (ensemble des liquides de l'organisme) entre les limites des valeurs normales. Source : Larousse

Ainsi la physiologie du requin-taupe commun est particulière et va influencer les paramètres de son cycle de vie de la naissance à la reproduction, dans les eaux tempérées à froides de l'Atlantique nord.

#### 2.2.4 Les traits comportementaux

Le requin-taupe commun est un requin nageur rapide et performant de par sa morphologie et son métabolisme. Le type de nage du requin-taupe commun est considéré comme similaire à celle du thon, ce dernier étant représentatif de la plus performante adaptation morphologique au type de locomotion ainsi caractérisée comme thoniforme. Ce type de nage fait des requins-taupes communs des nageurs rapides et endurants. Cette locomotion permettrait d'obtenir une vitesse de croisière estimée à une fois la longueur du corps par seconde (Parsons 1990 ; Parsons et Carlson 1998). La nage du requin-taupe commun est ainsi optimisée pour la chasse de proies particulièrement mobiles et les déplacements sur de longues distances.

Les traits de comportements du requin-taupe commun incluent la perception de son environnement et de ses congénères (Kissling *et al.* 2018 ; Martini *et al.* 2021). Les principaux récepteurs de l'information sont les yeux pour la vision, les ampoules de Lorenzini situées sur le rostre pour l'électromagnétisme, la ligne latérale pour les variations de pression, de vitesse et de son dans l'eau à l'instar des poissons osseux et le nez pour l'odorat. Succinctement, les différents organes sensoriels des requins-taupes communs sont particulièrement adaptés aux modes de vie décrits précédemment et seront introduits au fil de ce manuscrit lorsque cela sera opportun.

La perception des champs électromagnétiques est une caractéristique importante des Élamobranches. En effet cette sensibilité leur permet de détecter d'autres animaux mais semblerait être aussi impliquée dans l'orientation lors de leurs déplacements. De même que pour d'autres espèces tels que les oiseaux, les requins ont besoin de deux « objets » pour se déplacer : une carte et une boussole (Kramer 1953, 1957). Cette simplification des sens liés au déplacement permet d'appréhender les enjeux dans l'orientation des animaux. La carte est souvent associée à la mémorisation de la topographie ou d'éléments de référence dans l'environnement, mais aussi au champ magnétique terrestre qui fournit une carte magnétique aux animaux (Freake *et al.* 2006). Cette carte s'acquiert généralement par l'expérience. La boussole représente les sens mis en œuvre pour se placer sur la « carte mentale », il peut s'agir de courants, de signaux chimiques, de la lumière ou de l'électromagnétisme. Toutefois, la boussole, comme tous les capteurs de l'environnement, nécessite une calibration régulière (Quinn 1980 ; Wiltschko et Wiltschko 2005). Ainsi les modifications de la carte ou de la boussole peuvent avoir une influence sur les déplacements des animaux qui les utilisent.

La ligne latérale est un organe mécanosensoriel situé le long du corps de tous les poissons osseux et cartilagineux. Elle permet de percevoir les stimuli liés aux fines variations de pressions propagées dans l'eau (Bleckmann et Zelik 2009 ; Sède de Liédoux 1884).

De plus, comme vu [sous-section 2.2.1](#) et [sous-section 2.2.3](#), la vision chez le requin-taube commun semble avoir une place importante. Le requin-taube commun possède des capteurs olfactifs ce qui indique un développement sensoriel probable (Camilieri-Asch *et al.* 2020 ; Clark *et al.* 2022 ; Meredith *et al.* 2022). Toutefois les connaissances sur le fonctionnement des mécanismes sensoriels chez les Élasmobranches de façon générale restent encore lacunaires (Meredith *et al.* 2022).

Les récepteurs sensoriels des requins captent des informations dans l'environnement à différentes distances. Une représentation relative simplifiée de ces distances de détection est illustrée dans la [figure 2.6](#)

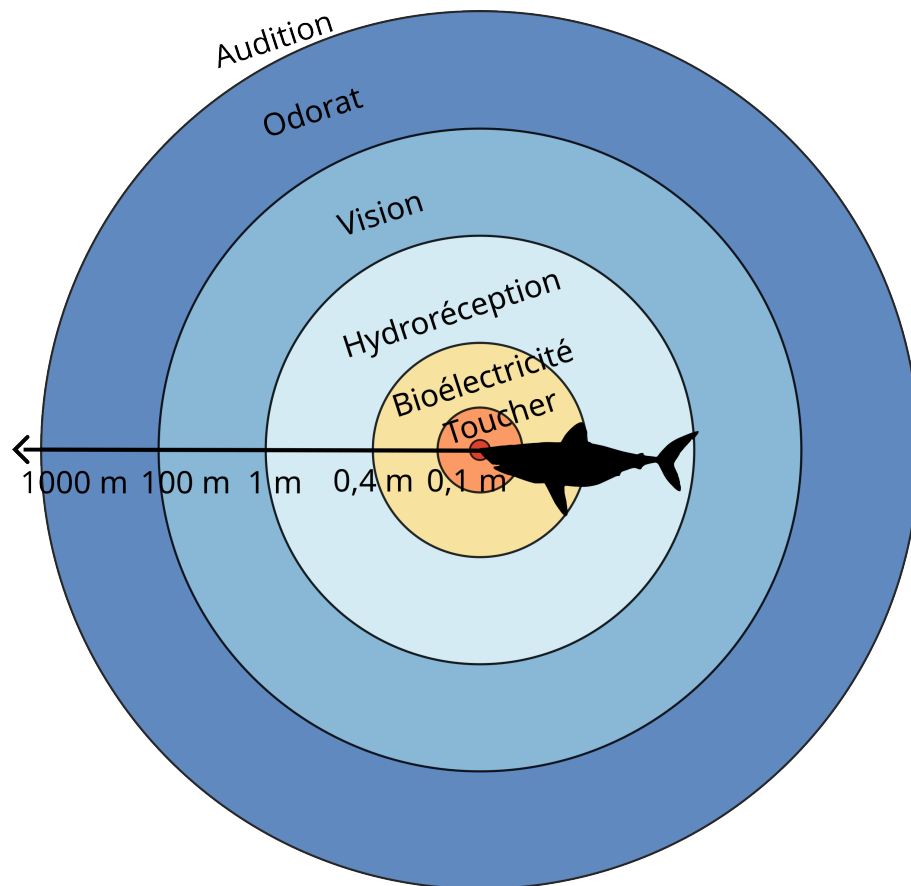


FIG. 2.6 : Les ordres de grandeur des distances de détection des informations par les sens des requins. L'échelle est relativement logarithmique. Le cercle central (rouge) indique le goûter ( $\sim 1$  mm). Adapté de McInturf *et al.* (2023)



## 2.3 Requin-taupe commun et humain

Les mentions du requin-taupe commun remontent à la Grèce antique (Rondelet 1554 ; Salviani 1558) et, en France, cette espèce possède de nombreux noms vernaculaires qui varient selon les régions : Pichoun lami (Nice), Melantoun (Toulon), Nas llarg (Roussillon), Long-nez (Gironde), Touille (Charente), Touille-boeuf (Vendée), Maraïche, Taupe, Sonneur, Nez (Boulogne), Lamie long-nez. Ces dénominations présupposent de l'existence de nombreuses interactions entre le requin-taupe commun et l'humain sur le territoire métropolitain, que ce soit, en premier lieu, avec les pêcheurs professionnels et de loisir, avec les scientifiques ou avec, plus récemment, le développement des activités de loisir en mer telles que la plaisance ou la plongée sous-marine.



FIG. 2.7 : Illustration de Lamnidé par Rondelet (1554).

### 2.3.1 Le requin-taupe commun et la pêche

Le requin-taupe commun a fait l'objet d'une pêche ciblée en Europe depuis les débuts de la pêche dite « industrielle » qui eut lieu au milieu du XIX<sup>me</sup> siècle au moment de la révolution industrielle (Knauss 2005 ; Sahrhage et Lundbeck 1992). Par ailleurs, l'espèce est une prise accidentelle de nombreux engins de pêche tels que les palangres, les chaluts et les filets (Francis *et al.* 2015 ; Mejuto *et al.* 2020). Dans l'hémisphère sud, le requin-taupe commun n'a jamais fait l'objet d'une pêche ciblée mais reste sujet aux prises accessoires dans les engins de pêche précédemment évoqués (Francis *et al.* 2015 ; Semba *et al.* 2013). Cela a entraîné le déclin de l'espèce déjà observé par Le Gall et Mallet (1972) et démontré par la diminution drastique des captures dans l'ensemble des eaux de l'Atlantique nord (en Atlantique nord-est, figure 2.8.A) qui a fait l'objet de premières évaluations dès le début des années 2000 (Campana *et al.* 2002a, 2001).

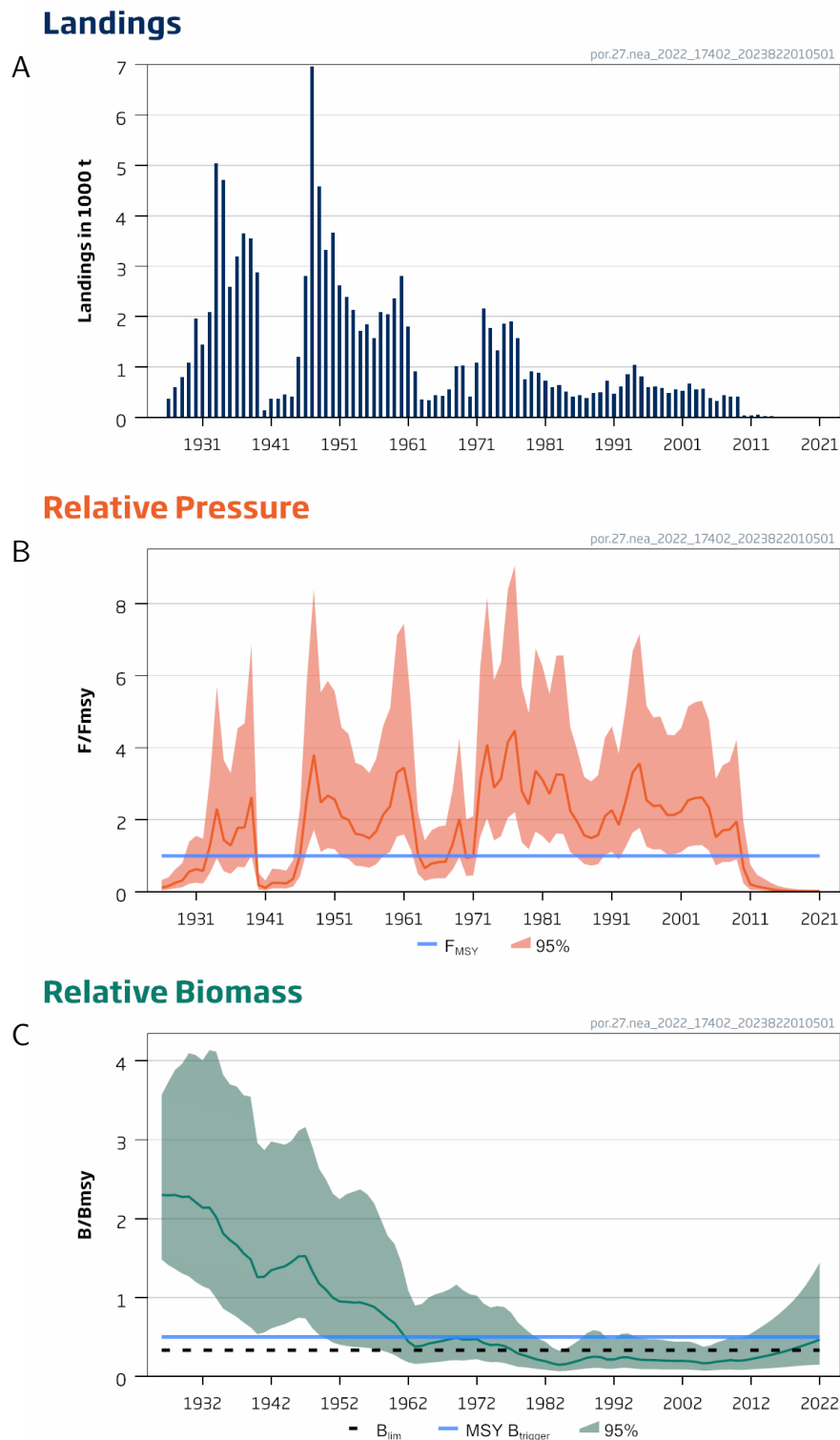


FIG. 2.8 : Indicateurs d'évaluation du stock de requin-taube commun en Atlantique nord-est de 1922 à 2022. A : débarquements en tonnes de poids frais. B : pression de pêche relative (exploitation effective,  $F$ ; exploitation soutenable,  $F_{MSY}$ ). C : biomasse relative (biomasse estimée,  $B$ ; biomasse minimale acceptable  $MSY B_{trigger}$ ; biomasse minimale pour assurer le succès reproducteur  $B_{lim}$ ). Graphiques issus de l'avis (ICES 2022b).

Ainsi un effondrement des stocks a été établi par les organisations régionales des pêches de l'Atlantique nord (Campana *et al.* 2003 ; ICES 2009, 2022a). En 2010, l'Union européenne a mis en place un moratoire sur l'espèce en application du principe de précaution lié au manque de connaissances sur l'espèce (ICES 2009) (figure 2.8.B). En 2022, de nouvelles données et l'avancée des méthodes d'analyses indiquent une amélioration de l'état du stock de requin-taupe commun dans l'Atlantique nord-est, même si l'abondance de la population reste bien inférieure à celle des débuts de la pêche industrielle (figure 2.8.C).

Par ailleurs, le requin-taupe commun a la réputation d'être un candidat intéressant pour la pêche sportive, notamment par sa force et ses bonds hors de l'eau lors du combat<sup>6</sup> (British Sea Fishing, site commercial de pêche sportive). Cette espèce est listée par l'International Game Fish Association (IGFA) et fait l'objet de records reconnus par cette association (<https://igfa.org/>). Les îles britanniques et les États-Unis d'Amérique sont les principaux pratiquants de cette pêche récréative (Compagno 2001 ; Ebert *et al.* 2021).

### 2.3.2 Le requin-taupe commun et les citoyens

Les produits dérivés du requin-taupe commun sont la viande pour la consommation humaine, l'huile et la farine pour les engrais et les ailerons pour la soupe d'ailerons, notamment au niveau international (Compagno 2001). En Atlantique nord, peu de pays sont identifiés comme consommateurs historiques. Il s'agit du Canada, de l'Italie, de la France et de l'Espagne (Dent et Clarke 2015). La consommation de produits dérivés du requin-taupe commun reste peu quantifiée, notamment du fait de problèmes liés à l'identification des espèces sur les marchés. Toutefois, l'appétence de la viande de requin-taupe commun est encore discutée dans la littérature, avec d'un côté une étude peu convaincue de Dyer *et al.* (1963) et de l'autre un retour d'expérience favorable de Pellegrin (1938). Par ouï-dire, il semblerait que le requin-taupe commun, sous la dénomination de « veau de mer », soit appétant, notamment du fait de l'absence de développement d'ammoniaque dans la viande comparé à d'autres requins.

Les rencontres entre l'humain et le requin-taupe commun sont finalement peu fréquentes en dehors de la pêche professionnelle et sportive. Toutefois, avec la démocratisation des caméras embarquées étanches et des téléphones intelligents, les vidéos sous-marines ou prises à bord de bateau ont permis la multiplication de prises de vue de l'espèce dans les zones côtières (obs. pers.). Si les animaux filmés sont régulièrement impressionnants du fait de leur grande taille, les interactions restent circonscrites à la déprédation des poissons pêchés ou à des comportements qui semblent démontrer une forme de curiosité, notamment envers les plongeurs (obs. pers.).

Malgré les perceptions inquiètes des requins de façon générale, le requin-taupe commun n'est pas connu pour avoir été impliqué dans des attaques sur l'humain. En plongée, c'est un

---

<sup>6</sup>Terme de pêche sportive désignant l'action de pêche une fois le poisson osseux ou cartilagineux piqué à l'hameçon. NDLA

fait commun que ce sont des animaux curieux qui peuvent charger à l'occasion (Matheson 1928 ; Surina et Girard 2020).

Ainsi, malgré une présence avérée dans les eaux européennes, les interactions directes entre les humains et le requin-taupe commun restent encore peu documentées.

Les connaissances sur le requin-taupe commun sont diverses et couvrent de nombreux champs disciplinaires au sein de la biologie et de l'écologie. Les milieux de vie de l'espèce chevauchent ceux de l'humain, menant à des interactions de différentes natures mêlées de la culture des sociétés humaines en contact avec la faune sauvage. Ainsi, les objectifs de compréhension de la présence du requin-taupe commun dans la zone littorale se basent sur l'ensemble des connaissances préalables et des lacunes identifiées dans la connaissance du cycle de vie du requin-taupe commun.



# Chapitre 3

## Matériels et méthodes

La cohérence pure, c'est du délire,  
c'est du délire abstrait

---

Edgar Morin, *Nul ne connaît le  
jour qui naîtra* (2000)

### Sommaire

---

<b>3.1 Zones d'étude</b>	<b>50</b>
3.1.1 L'Atlantique nord-est	51
3.1.2 La Manche	52
3.1.3 Le Trégor-Goëlo	54
<b>3.2 Grands principes des protocoles</b>	<b>55</b>
3.2.1 Les compositions en isotopes stables du carbone et du l'azote	55
3.2.2 Les balises archives	56
3.2.3 L'éthique animale	58

---

Afin de répondre aux questions soulevées par la présence de requin-taupe commun dans la zone côtière du Trégor-Goëlo, différentes méthodes ont été mises en place dans le cadre d'un protocole scientifique. Ce chapitre présente brièvement les matériels et méthodes de cette thèse, toutefois ceux-ci sont détaillés dans les articles associés et inclus dans les chapitres 4, 5, et 6. Dans un premier temps nous verrons les différentes zones géographiques couvertes par les travaux, puis les méthodes adoptées pour répondre aux questions de recherche.

### 3.1 Zones d'étude

La zone d'échantillonnage se trouve dans l'aire de répartition du requin-taupe commun en Atlantique nord-est. Les travaux se concentrent sur la Manche, la mer Celtique et les plaines abyssales de l'Atlantique nord-est ([figure 3.1](#)).

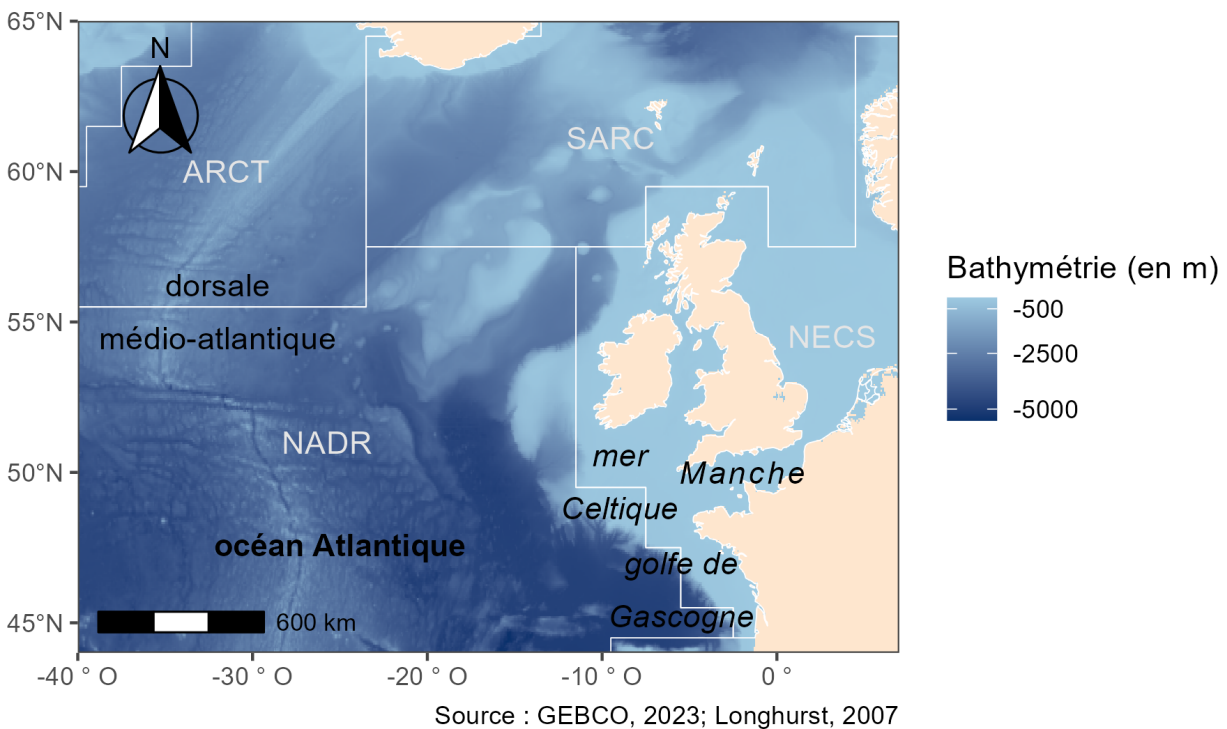


FIG. 3.1 : Carte de l'Atlantique nord-est et des provinces biogéographiques de Longhurst (2007). ARCT : Arctique-Atlantique (polaire); SARC : Subarctique-Atlantique (polaire); NADR : dérive nord-atlantique (régime de vents d'ouest); NECS : plateaux continentaux de l'Atlantique nord-est (côtier)

### 3.1.1 L'Atlantique nord-est

Toutefois, l'Atlantique nord-est est aussi divisé en quatre provinces biogéographiques issues de trois biomes différents (Longhurst 2007). Ces provinces sont définies par des processus d'océanographie physique lesquels conditionnent les processus biochimiques à la base des réseaux trophiques. Les biomes sont définies par la façon dont les vents et le soleil influencent le mélange et donc la stratification de la colonne d'eau. Les biomes de l'Atlantique nord-est sont :

- le biome polaire : présence d'une stratification verticale influencée par les flux d'eau douce issus de la fonte des glaces ;
- le biome des vents d'ouest : présence d'une stratification verticale dont la profondeur varie sous l'influence des vents d'ouest et du soleil (saisons) conditionnant l'apparition d'une efflorescence planctonique printanière ;
- le biome côtier : présence de processus locaux variés déterminant les flux de nutriments sur les plateaux continentaux et les mers épi-continentales (profondeur < 200 m).

Les provinces résultent d'une subdivision des biomes sur la base de spécificités biogéochimiques, physiques et écologiques. Les provinces de l'Atlantique nord-est, indiqués sur la figure 3.1, sont :

- la province Arctique-Atlantique (ARCT) dont le pic de production primaire de surface de courte durée est médié par l'irradiation solaire au pôle ;
- la province Subarctique-Atlantique (SARC) dont les deux pics de production primaire de surface de courte durée sont médiés par l'irradiation solaire au pôle ;
- la dérive nord-atlantique (NADR) dont la production primaire printanière est limitée par les nutriments et diminue progressivement jusqu'à l'hiver ;
- les plateaux continentaux de l'Atlantique nord-est (NECS) dont la production primaire printanière est limitée par les nutriments mais aussi affectée par des processus liés aux eaux peu profondes qui en font des eaux productives.



### 3.1.2 La Manche

Au sein de la province des plateaux continentaux se trouve la Manche (figure 3.2), une mer épi-continentale dont la profondeur varie entre 40 et 60 m et traversée par une vallée glaciaire au sein de laquelle se situe le point le plus profond ( $\sim 160$  m) : la fosse des Casquets (Boillot et Musellec 1975 ; Pingree 1980).

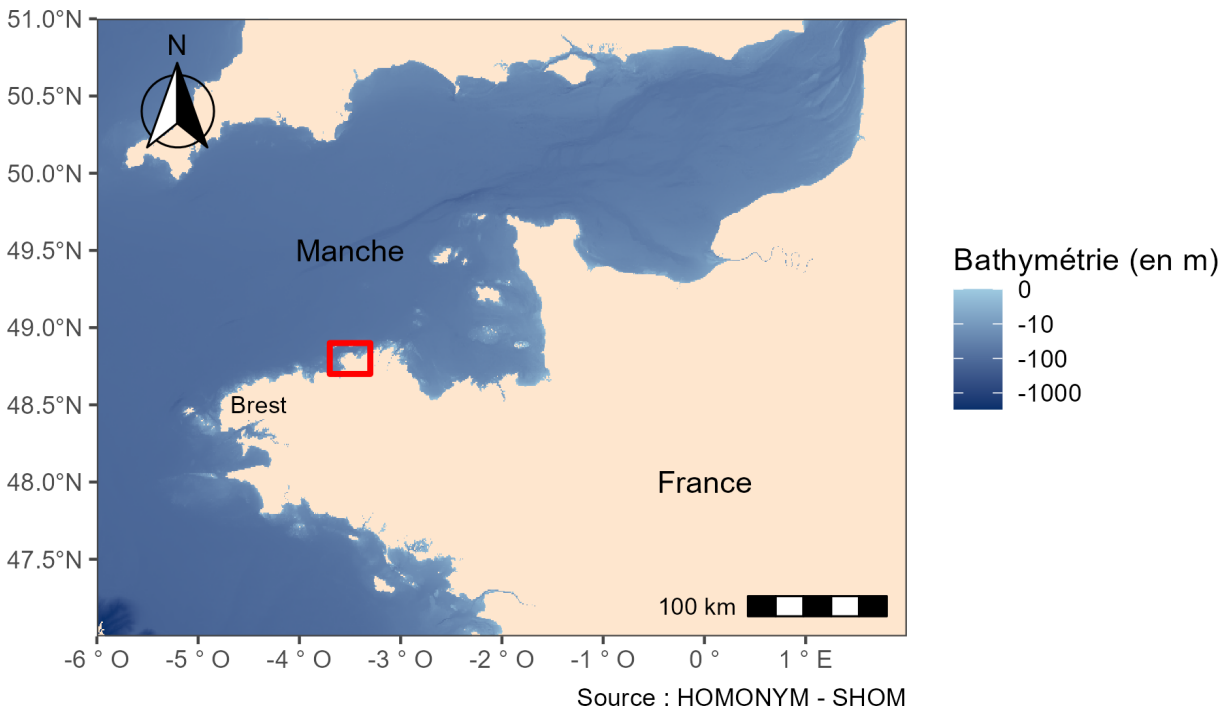


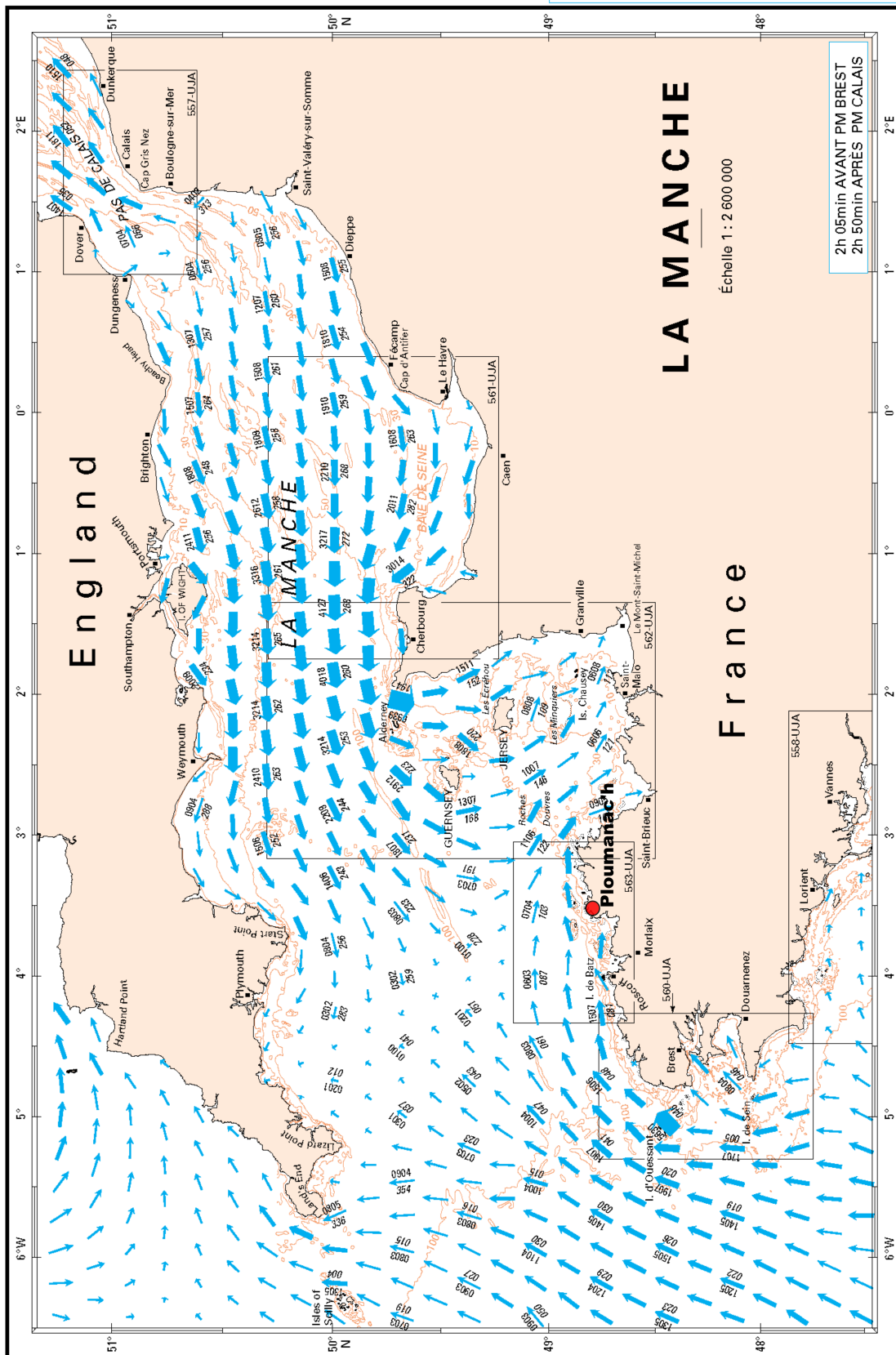
FIG. 3.2 : Carte bathymétrique de la Manche avec l'emplacement de la zone d'échantillonnage (en rouge). Les profondeurs sont indiquées sur une échelle pseudo-logarithmique. Source : SHOM (2015)

La Manche est un environnement où les processus locaux sont déterminants. Le bassin ouest de la Manche, où se situe la zone d'échantillonnage, est une région de transition entre les eaux océaniques et néritiques, sous l'influence d'eaux boréales, tempérées froides et tempérées chaudes issues de l'Atlantique nord (Southward *et al.* 2004).

De plus, la Manche est parcourue de courants de marée importants (Lazure et Desmare 2012 ; Pingree 1980), notamment le long des côtes du nord de la Bretagne (figure 3.3).

Courants de marée

6h AVANT PM CHERBOURG



© SHOM 2000

19

FIG. 3.3 : Carte des courants de marée en Manche 3h25 avant la pleine mer à Ploumanac'h (Côtes d'Armor). « Courants - La Manche » (SHOM, 2000).

### 3.1.3 Le Trégor-Goëlo

La zone où la plupart des observations ont été rapportées est située dans le Trégor-Goëlo, en Bretagne Nord, le long de la Côte de Granit Rose. L'échantillonnage s'est déroulé au sein de la zone présentée sur la [figure 3.4](#).

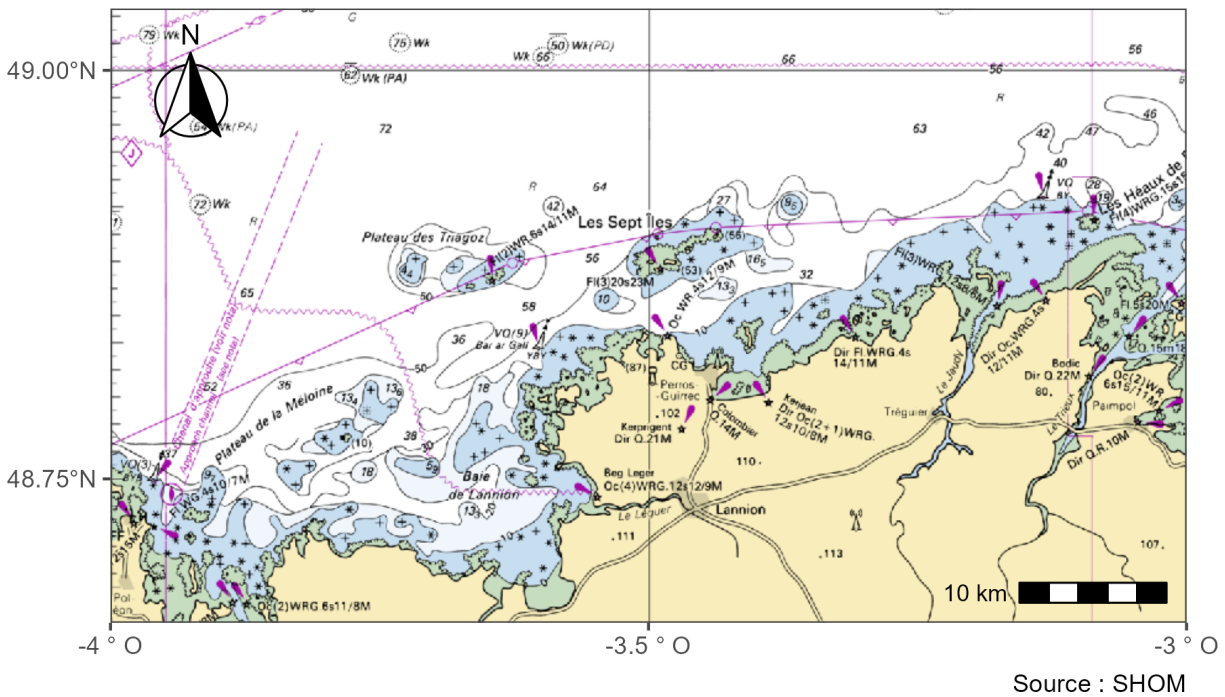


FIG. 3.4 : Carte marine de la zone d'échantillonnage. Source : SHOM, 2023

Il s'agit d'une zone très côtière bordée de roches au sud de l'archipel des Sept-Îles, classée en réserve naturelle pour sa biodiversité, notamment en oiseaux marins. Au cours des campagnes d'échantillonnage, des prédateurs supérieurs marins ont pu être observés depuis les bateaux, tels que des thons et des mammifères marins (obs. pers.). La bathymétrie de la zone révèle un relief particulièrement escarpé avec un faciès rocheux à la côte qui descend rapidement aux alentours de 50 m de profondeur. D'un point de vue pêche (obs. pers.), cette zone est essentiellement fréquentée par un caseyeur professionnel et des pêcheurs de plaisance (casiers, lignes, chasse sous-marine). La plupart des sites de pêche se situent le long de la côte rocheuse ou à proximité des têtes de roches qui abondent dans la zone (obs. pers.).

## 3.2 Grands principes des protocoles

Afin d'appréhender la fonctionnalité des zones côtières dans le cycle de vie des femelles de requin-taube commun, plusieurs méthodes complémentaires ont été déployées : l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote et le suivi télémétrique par des balises archives à transmission satellite. Le couplage de ces méthodes apporte des informations à différentes échelles spatio-temporelles sur les déplacements et l'écologie trophique des femelles de requin-taube commun.

### 3.2.1 Les compositions en isotopes stables du carbone et de l'azote

L'écologie trophique étudie les flux de matière entre les organismes, notamment à travers les compositions en isotopes stables d'éléments tels que le carbone et l'azote permettant ainsi de définir la niche isotopique des organismes (Bearhop *et al.* 2004 ; Post 2002). L'étude de ces flux permet notamment de retracer les sources d'alimentation des individus dans le temps et dans l'espace à travers la variation des compositions en isotopes stables au sein de leur tissu (Boecklen *et al.* 2011 ; Hobson 2019 ; Trueman et St John Glew 2019). Les teneurs en isotopes stables du carbone et de l'azote sont des biomarqueurs naturellement présents dans les organismes et servent de proxies des zones d'alimentation des espèces en milieu marin (figure 3.5).

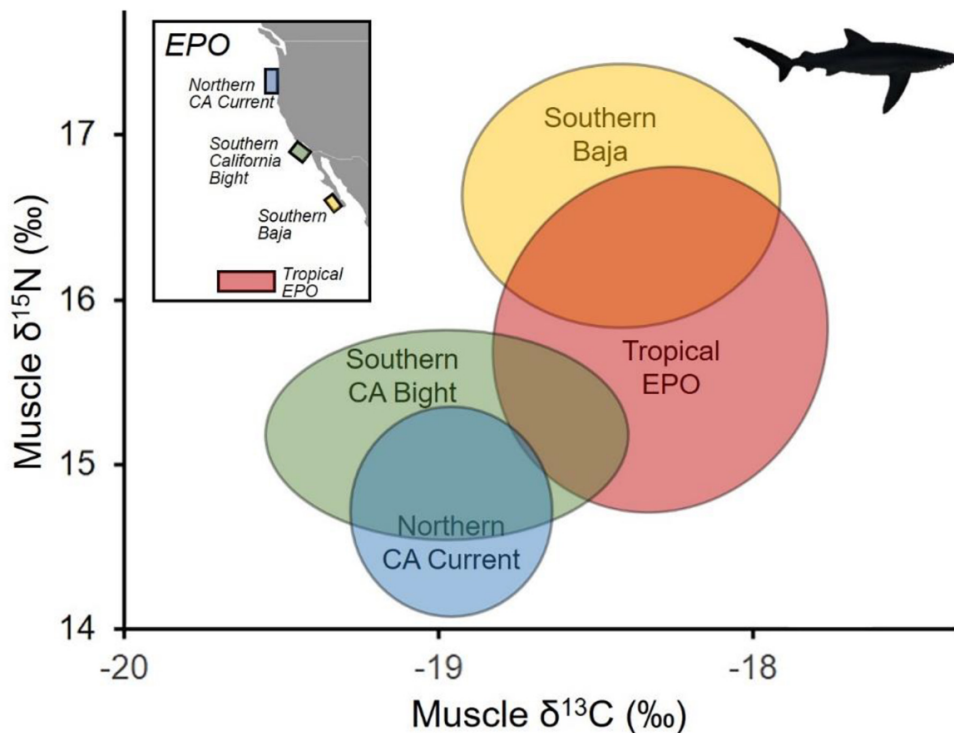


FIG. 3.5 : Illustration des variations de niche isotopique du requin peau bleue, *Prionace glauca* dans l'océan Pacifique est (EPO). *Southern Baja* : Basse-Californie du Sud, *Tropical EPO* : zone tropicale de l'océan Pacifique est, *Southern CA Bight* : baie de la Californie du Sud, *Northern CA Current* : nord du courant de Californie. Extrait de Madigan *et al.* 2021b.

Les tissus intègrent les compositions en isotopes stables apportées par la nourriture à travers des voies métaboliques qui varient d'un tissu à l'autre. Les différentes fenêtres temporelles d'intégration des proportions en isotopes stables dans les tissus permettent la comparaison temporelle des sources d'alimentation apportant des informations sur les déplacements d'un individu. Le suivi des déplacements par le truchement des isotopes stables du carbone et de l'azote repose sur trois grands principes (Hobson 2019) :

- Les compositions isotopiques des tissus du consommateur sont en équilibre avec les compositions isotopiques de leur régime alimentaire. Si leur régime alimentaire varie isotopiquement et spatialement, alors les valeurs de compositions isotopiques du consommateur peuvent potentiellement apporter des informations sur les zones précédemment fréquentées.
- La période de rétention de l'information isotopique dépend du type de tissu. Les tissus métaboliquement actifs tels que le muscle et le sang représentent une fenêtre temporelle variable des informations issues de l'alimentation.
- Les mécanismes liés à l'assimilation des isotopes de l'alimentation vers les tissus sont connus et pris en compte, notamment la discrimination isotopique et les voies métaboliques.

Chez les requins, les compositions en isotopes stables du carbone et de l'azote dans le muscle et dans le sang apportent des informations sur les variations de source d'alimentation à des échelles allant de plusieurs années (muscle) à plusieurs semaines (sang) avec une incertitude spatiale et temporelle liée à l'intégration du signal isotopique par l'organisme (Ballutaud *et al.* 2022 ; Kim *et al.* 2012 ; MacNeil *et al.* 2005). En conséquence, par simplification, la comparaison des compositions isotopes du muscle et du sang permette de distinguer les sources d'alimentation à long terme et à court terme.

Au cours du projet LAMNA, l'objectif était d'obtenir des échantillons biologiques *a minima* de 30 individus afin de réaliser les analyses isotopiques. Les détails de la méthode sont présentés dans le [chapitre 4](#).

### 3.2.2 Les balises archives

Les balises archives à transmission satellite sont utilisées pour retracer les mouvements des animaux marins, notamment les poissons osseux et cartilagineux (Renshaw *et al.* 2023 ; Watanabe et Papastamatiou 2023). Ces balises archivent des données (profondeur, température et niveaux de lumière) et se détachent à la fin pré-programmée de leur déploiement ([figure 3.6](#)).

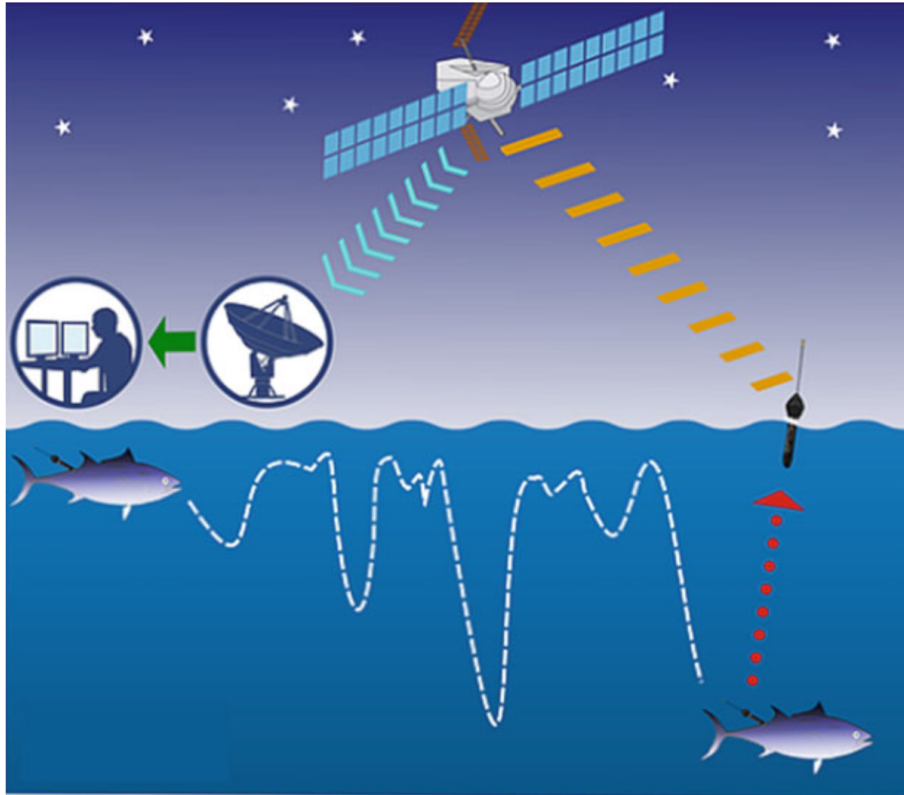


FIG. 3.6 : Illustration du fonctionnement des balises archives. Extrait de Chen [2022](#).

Ces balises n'ont pas besoin d'être physiquement récupérées, elles sont programmées pour émettre des données résumées vers les satellites Argos. Cela permet une reconstruction *a posteriori* des déplacements des animaux à partir des données résumées de température, de lumière et de profondeur. La résolution temporelle des informations résumées est un compromis entre les questions de recherche et la quantité d'information pouvant être transmises (Breed *et al.* [2011](#) ; Patterson *et al.* [2017](#) ; Williams *et al.* [2020](#)).

Ainsi en 2018 et 2019, deux études pilotes ont été menées par l'APECS afin de tester le déploiement de balises archives à transmission satellite sur 6 mois (2018) puis 1 an (2019). Ces déploiements ont permis d'affiner la programmation des balises afin de maximiser la qualité des données envoyées vers les satellites tout en respectant les contraintes techniques liées à la quantité d'information pouvant être émise (Breed *et al.* [2011](#) ; Patterson *et al.* [2017](#) ; Williams *et al.* [2020](#)). Par la suite 17 balises ont été programmées pour être déployées entre 2020 et 2021 par l'APECS et acquérir de l'information pendant 1 an.

Le suivi de 19 individus permet d'analyser la variabilité inter-individuelle et de projeter les déplacements attendus comme normaux pour l'ensemble de l'agrégation du Trégor-Goëlo (Sequeira *et al.* [2019](#)). Les détails de la méthode sont présentés dans le [chapitre 5](#) et le [chapitre 6](#).

### 3.2.3 L'éthique animale

Par ailleurs, le requin-taupe commun étant une espèce interdite de pêche dans les eaux européennes, il est nécessaire d'obtenir une autorisation de pêche à des fins scientifiques pour l'espèce qui est soumise à validation par un comité d'éthique. Sa capture et sa manipulation s'inscrivent dans un contexte d'éthique animale en recherche. En effet, depuis 2010, les réglementations française et européenne ont évolué de façon à intégrer les poissons, ici osseux et cartilagineux, dans les démarches éthiques en sciences ([Décret n°2011-537 - Articles R214-87 à R214-137 : Utilisation d'animaux vivants à des fins scientifiques 2011](#) ; Union européenne 2010). De ce fait il est devenu nécessaire de se former mais aussi d'appliquer la règle d'or des 3 R : remplacer, réduire et raffiner en adéquation avec les objectifs scientifiques (Russell et Burch 1959).

Dans le cadre du projet LAMNA, le remplacement n'a pas été recherché, il correspond à des démarches de substitution du vivant par des modèles *in vitro* ou *in silico*. La réduction est limitée par la représentativité des résultats. Le raffinement est le volet le plus conséquent de cette étude. En effet, le raffinement a consisté en l'amélioration des méthodes de prélèvements permettant de réduire le temps d'intervention et de limiter les blessures pouvant être infligées à l'animal. De plus, des prélèvements de sang, de peau et de mucus ont été réalisés en perspective de futurs projets de l'APECS contribuant au raffinement et à la réduction dans le cadre des expérimentations sur le requin-taupe commun.



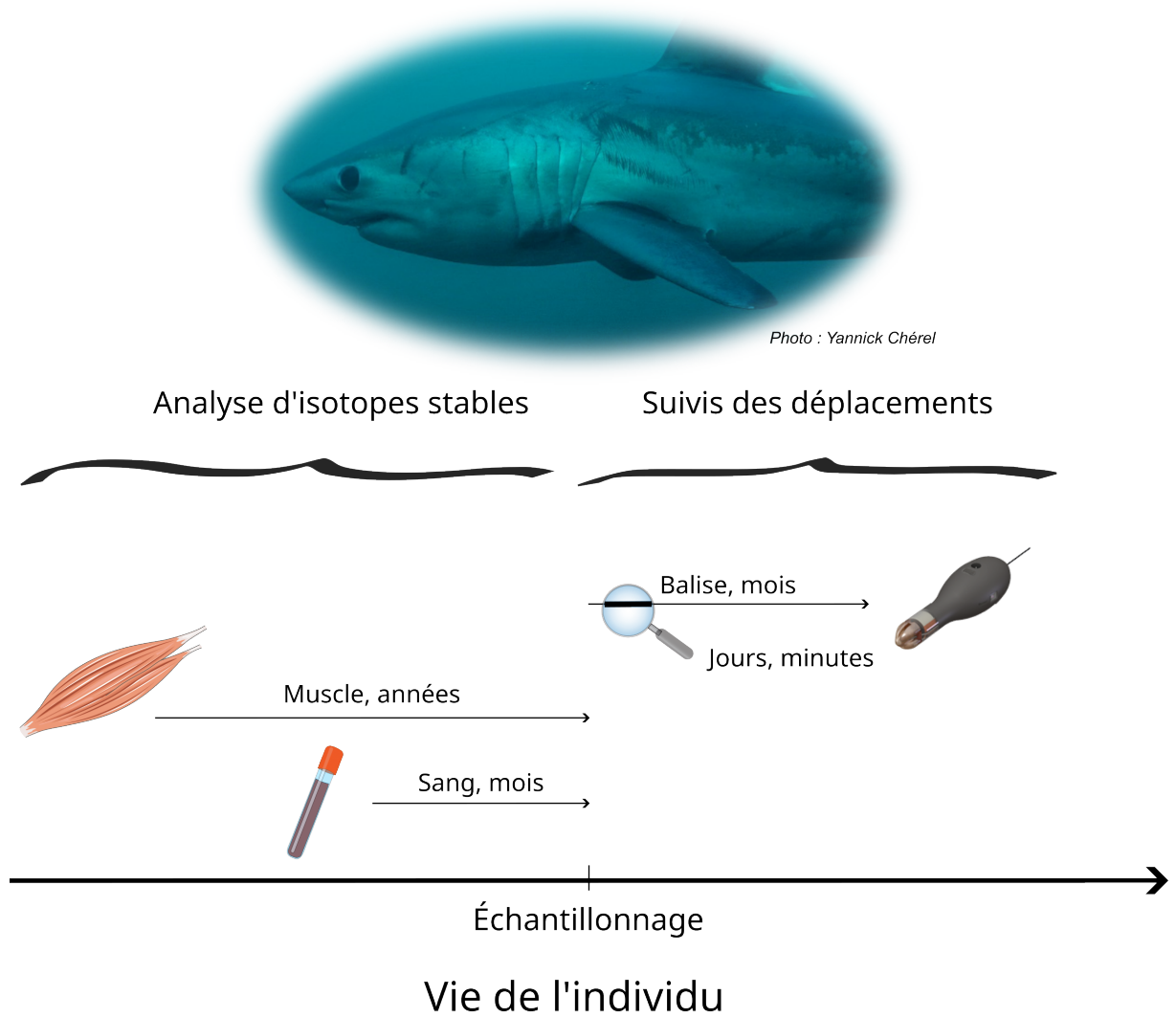


FIG. 3.7 : Illustration des temporalités des différentes méthodes mises en œuvre sur les femelles de requin-taube commun.





# Chapitre 4

## Compositions en isotopes stables du muscle et du sang des femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo, traceurs d'histoires de vie différentes

Manger, c'est incorporer un territoire

---

Jean Brunhes, *Principes de géographie humaine de la France* (1912)

### Sommaire

---

<b>4.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>62</b>
<b>4.2</b>	<b>Inter- and intra-individual variability of stable isotope compositions</b>	<b>64</b>
4.2.1	Introduction	65
4.2.2	Material and methods	66
4.2.3	Results	68
4.2.4	Discussion	72
<b>4.3</b>	<b>Conclusion</b>	<b>74</b>

---

## 4.1 Introduction

Le requin-taube commun (*Lamna nasus*, Bonnaterre 1788) est un requin épipélagique qui présente une forte saisonnalité dans l'utilisation de l'environnement marin. Des migrations de la zone côtière en printemps-été vers le large en hiver ont été démontrées (Biais *et al.* 2017; Francis *et al.* 2015; Skomal *et al.* 2021). Bien que tous les stades de vie du requin-taube commun fréquentent le plateau continental (Cameron *et al.* 2019; Campana *et al.* 2010; Skomal *et al.* 2021), il semblerait que l'espèce se répartissent en fonction du sexe et de la taille (Aasen 1963; Compagno 2001; Natanson *et al.* 2019). La ségrégation par sexe et par taille est un trait partagé par de nombreuses espèces de requin telles que le grand requin blanc *Carcharodon carcharias*, le requin-marteau halicorne *Sphyrna lewini*, le requin longimane *Carcharhinus longimanus* ou encore la petite roussette *Scyliorhinus canicula* (Klimley 1987; Wearmouth et Sims 2008). Les requins immatures effectuent des migrations saisonnières similaires aux adultes avec une migration hivernale vers le large (Skomal *et al.* 2021). Les femelles réalisent un déplacement vers les sites de mise bas en printemps-été (Biais *et al.* 2017; Campana *et al.* 2010; Hennache et Jung 2010) après un hivernage en haute mer (Biais *et al.* 2017; Saunders *et al.* 2011). De ce fait les requins-taubes communs sont à même de s'alimenter dans des habitats contrastés.

*L. nasus* est considéré comme une espèce opportuniste se nourrissant de poissons osseux et céphalopodes pélagiques et démersaux en fonction des ressources disponibles (Belleggia *et al.* 2021; Joyce *et al.* 2002; Stevens 1973). L'alimentation du requin-taube commun est variable au cours de ses déplacements, reflétant les proies localement disponibles pour chaque individu.

Depuis plusieurs décennies, la connaissance des sources alimentaires des espèces mobiles s'est développée à travers l'analyse des compositions des tissus en isotopes stables, tels que le carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (Raoult *et al.* 2020; Trueman *et al.* 2019; Trueman et St John Glew 2019). Les compositions en isotopes stables pénètrent dans le réseau de flux de matière entre les organismes, appelé réseau trophique, par le biais des producteurs primaires de matières organiques (Boecklen *et al.* 2011; Ramos et González-Solís 2012). Ces compositions isotopiques se propagent dans le réseau trophique par les voies métaboliques des consommateurs (Boecklen *et al.* 2011; Ramos et González-Solís 2012). En milieu marin, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  peuvent renseigner sur la localisation des sources de production selon un gradient côte-large et benthopélagique (Cherel et Hobson 2007; Ramos et González-Solís 2012). Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  varient peu le long des niveaux trophiques (Canseco *et al.* 2022). Ainsi les compositions isotopiques en carbone des prédateurs supérieurs tels que le requin-taube commun reflètent principalement la zone d'alimentation. En revanche, les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  augmentent dans le réseau trophique reflétant le niveau trophique d'un consommateur (McCutchan *et al.* 2003; Post 2002).

Néanmoins, chez les espèces mobiles, la composition isotopique des tissus est le fruit de processus dynamiques qui reposent sur le renouvellement tissulaire et reflète les apports alimentaires intégrés dans le temps (Ballutaud *et al.* 2022 ; Fry et Arnold 1982 ; Hussey *et al.* 2012a). Les compositions isotopiques proviennent de zones d'alimentation multiples ayant potentiellement des compositions isotopiques distinctes et fournissent des indicateurs de mouvements entre ces environnements contrastés. La position des individus dans l'espace isotopique  $\delta^{13}\text{C}$  versus  $\delta^{15}\text{N}$  est appelée niche isotopique (Newsome *et al.* 2007). Cette niche est considérée comme un indicateur de l'écologie trophique d'une espèce.

L'évolution temporelle de la niche trophique d'un individu peut être retracée à travers l'analyse de tissus différents (Logan et Lutcavage 2010 ; MacNeil *et al.* 2005 ; Wyatt *et al.* 2019). Cette évolution est un proxy des mouvements antérieurs réalisés par les individus. Chez les requins, les tissus les plus employés à cette fin sont le muscle et le sang car leur prélèvement n'est pas létal. Les différences de taux de renouvellement entre le sang et le muscle permettent de comparer des niches isotopiques sur le court et le long terme. Le muscle est un tissu qui intègre les compositions isotopiques sur une à deux années (Kim *et al.* 2012 ; Logan et Lutcavage 2010) alors que le sang intègre ces compositions sur plusieurs mois (Kim *et al.* 2012 ; Logan et Lutcavage 2010).

Ainsi dans le cadre de ces recherches, les prélèvements sur les femelles de requin-taupo commun du Trégor-Goëlo ont été réalisés afin de confirmer les hypothèses suivantes :

- La composition isotopique sanguine est homogène au sein des individus, reflétant une niche isotopique similaire indicateur d'une alimentation au sein d'un même réseau trophique au cours des dernières semaines.
- La différence entre le muscle et le sang est proportionnelle à la distance entre les niches isotopiques des derniers mois et des dernières années.
- Les niches isotopiques varient en relation avec les déplacements des individus entre des environnements contrastés.

## 4.2 Inter- and intra-individual variability of stable isotope compositions in female porbeagle sharks (*Lamna nasus*) reveals contrasted uses of coastal waters

Sandrine Serre<sup>1</sup>, Gauthier Schaal<sup>1</sup>, Eric Stephan<sup>2</sup>, Nastasia Celle<sup>2</sup>, Fany Sardenne<sup>1</sup>, Jean-Marie Munaron<sup>1</sup>, François Le Loc'h<sup>1</sup>

1. Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzané, France
2. Association Pour l'Etude et la Conservation des Sélaciens (APECS), 13 rue J-F Tartu, 29200 Brest, France

**Funding informations** French Ministry of Higher Education and Research; ANR-17-EURE-0015; Office Français de la Biodiversité (OFB); ISblue; Téria; Fondation Nature et Découvertes; Union des Conservateurs d'Aquariums; Océanopolis ACTS

### Abstract

Porbeagle (*Lamna nasus*) is an ubiquitous, highly mobile and long-living shark species with spatial and temporal sex and size segregation. Porbeagle sharks are known to perform highly seasonal migrations, from the open sea to coastal areas, where they are mainly found during summer. The aim of this study was to characterize the isotopic niche of female porbeagle sharks at a summer coastal aggregation site of northern Brittany (English Channel) through tissue comparison of carbon and nitrogen stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) compositions. Stable isotopes were measured in white muscle and whole blood tissues, which integrate different time frames and inform about the diet assimilated over the past weeks/months. All short-term  $\delta^{13}\text{C}$  values were similar across individuals indicating similar primary food web sources while  $\delta^{15}\text{N}$  varied likely according to individual feeding strategies. Three groups emerged from stable isotopes composition comparison across time periods with contrasted isotopic features. Most female porbeagle sharks exhibited similar long-term and short-term isotopic compositions revealing strong association to homogeneous isotopic environment across years. Few individuals exhibited contrasted isotopic compositions between long-term and short-term records depicting longer association to offshore and inshore areas. Last group exhibited probable quasi-synchronous arrival in sampling area. This study yields insights into patterns of isotopic compositions in relation with staging arrival in the studied area and coastal residence of female porbeagle sharks with marked inter-tissue differences. This underpins the diversity of past movement patterns of female porbeagle sharks sharing a coastal ground and underlines the need to understand movement to expand knowledge from yearly timeframe to life history.

*Keywords: Muscle, blood, residency, Atlantic Ocean, English Channel*

### 4.2.1 Introduction

The porbeagle shark (*Lamna nasus*, Bonnaterre 1788) is an epipelagic shark demonstrating high seasonality in habitat use, with seasonal migrations between coastal habitats (spring-summer) and offshore winter habitats in the North Atlantic Ocean (Biais et al. 2017; Francis et al. 2015; Skomal et al. 2021). Despite the presence of all life history stages in coastal habitats (Campana et al. 2010), porbeagle sharks seem to segregate by size and sex (Aasen 1963; Compagno 2001; Natanson et al. 2019) which is a common feature in many shark species (Klimley 1987; Mucientes et al. 2009; Wearmouth and Sims 2008). Immature porbeagle sharks exhibit similar seasonal migration as adults (Skomal et al. 2021) while mature females have movements related to their reproductive stage with gravid females reaching pupping (Campana et al. 2010) and supposed reproductive grounds (Biais et al. 2017) during spring-summer and autumn-winter, respectively (Gauld 1989; Hennache and Jung 2010; Jung 2008).

*L. nasus* is known as an opportunistic feeder on pelagic to demersal teleosts and cephalopods (Belleggia et al. 2021; Joyce et al. 2002; Stevens 1973) in line with its vertical use of the whole water column (Campana and Joyce 2004; Saunders et al. 2011; Skomal et al. 2021). Thus, porbeagle sharks occupy varying trophic niches across habitats and seasons (Joyce et al. 2002) according to life stage, sex and reproductive status, with juveniles feeding on wider range of trophic levels and mature individuals selecting higher trophic levels (Belleggia et al. 2021; Joyce et al. 2002).

Tracking food sources of free-ranging animals has been developed for decades using stable isotopes, such as carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (Raoult et al. 2020; Trueman et al. 2019; Trueman and St John Glew 2019). Stable isotope ratios are incorporated into the food web through primary producers and propagate along the food chain through metabolic processes (Boecklen et al. 2011; Ramos and González-Solís 2012).  $\delta^{13}\text{C}$  values varies little along the food web, hence for piscivorous feeders such as porbeagle sharks, those values mainly reflect the primary production origin of their diet (Canseco et al. 2022). In the marine environment,  $\delta^{13}\text{C}$  values inform on contribution of sources along inshore-offshore or pelagic-benthic gradients (Cherel and Hobson 2007; Ramos and González-Solís 2012). By contrast,  $\delta^{15}\text{N}$  values varies along the food chain with an enrichment in  $^{15}\text{N}$ , consequently  $\delta^{15}\text{N}$  values reflect the trophic position of a consumer in the food web (McCutchan et al. 2003; Post 2002). Nonetheless, in mobile species, isotopic composition is a dynamic process relying on turnover of tissues and reflects time integrated dietary inputs from multiple food webs (Ballutaud et al. 2022; Fry and Arnold 1982; Hussey et al. 2012a), providing clues on movements across environments and wandering behaviour. Overall, the position of individuals in the  $\delta^{13}\text{C}$  vs  $\delta^{15}\text{N}$  isotopic space, coined by Newsome et al. (2007) as the isotopic niche, is considered a proxy of trophic ecology, integrated across space and time.

Stable isotope compositions amongst tissues provide information to infer previous movements by integrating stable isotopes from preys at different dietary time frames (Logan and Lutcavage 2010; MacNeil et al. 2005). Most commonly used tissues are blood and muscle since they can be non-lethally sampled. Blood and muscle are good candidates for comparing isotopic composition over different dietary timeframes due to their differences in turnover rates. Indeed, muscle is a long-term tissue integrating isotopic signal over years while blood is a short-term tissue integrating isotopic signal over weeks and months (Kim et al. 2012; Logan and Lutcavage 2010; Wyatt et al. 2019).

Since 2012, reports of porbeagle shark sightings have increased along a very spatially limited strip of the Northern Brittany coastline (APECS, unpublished data) raising local attention, and questions related to the ecological role of these nearshore ecosystems for this species.

We hypothesised that female porbeagles in coastal areas will exhibit stable isotopes compositions integrating mostly offshore feeding habits in long-term tissue (muscle) and mostly local, coastal, feeding habits in short-term tissue (blood) with a difference between stable isotopes compositions related to residence time in the area. Therefore, the aim of this study was to characterise isotopic long-term and short-term isotopic niches of coastal female porbeagle sharks and to identify patterns of individual variability. For that purpose, C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of whole blood and white muscle of female porbeagle sharks from an aggregation site were compared. Understanding changes in stable isotope composition of carbon and nitrogen values across individuals and tissues may allow for better comprehension of the use of coastal area in female porbeagle sharks life cycle.

## 4.2.2 Material and methods

### Sample collection

The study area is located in Northern Brittany (France) along the French coast in the English Channel (figure 4.1). This area exhibits steep bathymetry dropping to 50-60m few meters from the rocky coastline. Porbeagle sharks were sampled by angling using circular barbless hooks in September 2019 ( $n = 3$ ), September 2020 ( $n = 1$ ) and from June to September 2021 ( $n = 13$ ) during the LAMNA project led by French NGO APECS, under permits 1044/2019 and 896/2021. Experimented anglers were on board of a 6.2 m motorboat with two rods in the water while drifting in the reported sightings area that was narrowed with successful catches. One line was near the bottom and the other in the water column, fishing tactic was supported by observations on echo sounder. After being caught, sharks were handled along the boat, where they were measured (straight fork length, in cm) and sexed. Dorsal white muscle, «muscle» hereafter, was sampled on posterior area of dorsal fin with either a punch or automatic spring-loaded biopsy system collecting  $0.6 \pm 0.2$  mg of tissue. 2 mL of whole blood, «blood» hereafter, were sampled from the caudal vein with needles. All samples were kept frozen at  $-20^\circ\text{C}$  until analysis.

Individuals remained in the water and oxygenated by slow boat motion during the whole process, and sampling was realised by experienced operators.

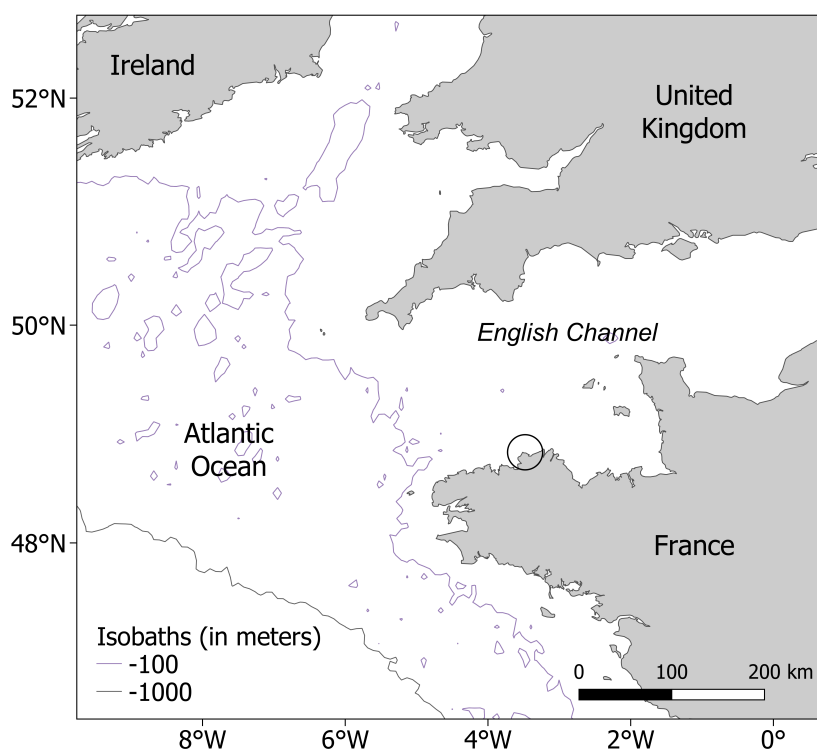


Figure 4.1: Location of study site along the French coast of Northern Brittany in the English Channel (open circle).

### Stable isotope analysis

In the laboratory, bulk muscle and blood samples were freeze-dried and ground into fine powder. Approximately 500 g of powder was then weighed in tin capsules for isotopic analysis. Stable isotope analyses were performed with a continuous flow mass spectrometer (Delta V+ with a conflo IV interface, Thermo Scientific, Bremen, Germany) coupled to an elemental analyser (Flash EA 2000, Thermo Scientific, Milan, Italy) at the Pôle Spectrométrie Océan (Plouzané, France). Reference gas calibration was done using International isotopic standards of known  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  (USGS-61, USGS-62 and USGS-63). Reference standards and an «in-house» standard (Thermo-Acetanilide) were used for isotopic corrections and to assign appropriated isotopic scale. Accuracy of the measurement, «analytical error» hereafter, was checked by repeated analyses of Thermo-Acetanilide standard. Results were expressed in standard notation based on international standards (Vienna Pee Dee Belemnite for  $\delta^{13}\text{C}$  and atmospheric nitrogen for  $\delta^{15}\text{N}$ ) following the formula:

$$\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$$

where X is  $^{13}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}$  and R is the ratio  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ .



The accuracy indicated an analytical precision of 0.14‰ for  $\delta^{13}\text{C}$ , 0.12‰ for  $\delta^{15}\text{N}$ , 0.4% for %C and 0.1% for %N. C:N mass ratios were determined from percentage element weights with an uncertainty of 0.04. Values are mean  $\pm$ SD.

While several studies unveiled possible confounding effect of lipids and urea on elasmobranch muscle (Carlisle et al. 2017; Hussey et al. 2012b; Kim and Koch 2012), sampled amounts were only sufficient enough for bulk stable isotopes analysis. Moreover, urea extraction may significantly alter blood composition (Bennett-Williams et al. 2022; Kim and Koch 2012) while stable isotope changes are not significantly correlated to urea concentration (Logan and Lutcavage 2010; Wyatt et al. 2019). Therefore, to preserve consistency within individuals, blood and muscle underwent the same absence of any treatment.

### Statistical analysis

Prior to analysis, normality and homoscedasticity were tested for C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in blood and muscle. Normality was assessed for blood  $\delta^{13}\text{C}$  and blood  $\delta^{15}\text{N}$  using Shapiro's test. Equality of variances was tested using Levene's test and assumption was met for C/N but not for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . Consequently, influence of tissue in C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  was tested with paired Wilcoxon signed rank test. Influence of tissue was significant for  $\delta^{15}\text{N}$  solely. All results from tests were judged significant when  $p < 0.05$ .

Since multivariate normality assumption was not met for stable isotopes ratios, isotopic niche for each tissue was estimated as a Bayesian posterior distribution of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values using a vague prior following a Normal Inverted Wishart distribution (Swanson et al. 2015). Utilising Bayesian framework provided estimates of wider niche areas (95%) insensitive to sample size.

A following clustering analysis was conducted to identify within individual variability patterns amongst samples. Selected variables for core analysis were individual absolute difference between tissues for C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in line with methodological choices to focus on within individual variability. Normality of selected variables and length was assessed using Shapiro's test and only met for inter-tissue differences in  $\delta^{15}\text{N}$ . Thus, influence of length on selected variables was performed using Spearman's rank correlation. A PCA was conducted on standardized data. Then, K-means clustering with Euclidean distance measure was performed. Clustering procedure was tested for selection of 1 to 10 clusters; the appropriate number of cluster was selected based on the maximum silhouette score (0.55) for  $k = 3$ . All analyses were conducted in a R 4.2 environment (R Core Team 2023).

### 4.2.3 Results

All 17 sampled porbeagle sharks were only females ranging from 135 to 225 cm. Blood and muscle C/N values were measured between 2.3 and 3.4. Blood and muscle  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values ranged from -18.0 to -14.3‰ and from 13.5 to 16.7‰, respectively.

Blood and muscle isotopic niches of pooled individuals were estimated at  $3.3 \pm 0.8\text{‰}$  and  $7.6 \pm 1.9\text{‰}$ , respectively (figure 4.2). Thus, absolute inter-tissue differences in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values were considered as isotopic distances from homogenous short-term isotopic niche.

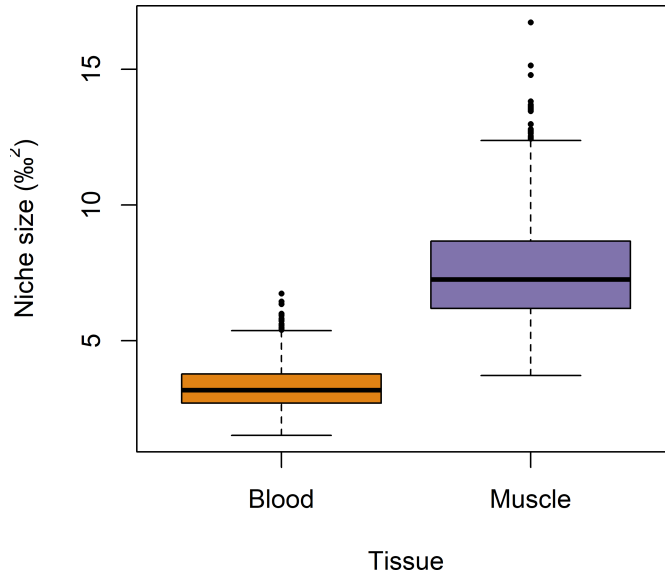


Figure 4.2: Isotopic niche area ( $\text{‰}^2$ ) for muscle and blood from 17 female porbeagle sharks.

No significant correlation was found between size and inter-tissue C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values (Spearman's correlation,  $\rho = 0.14$ ,  $-0.23$  and  $-0.13$ , respectively).

K-means clustering analyses identified three clusters based on blood and muscle differences in  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  and C/N values, which were represented on the first two dimensions of the PCA (figure 4.3). Values for each cluster centroid were summarised in [tableau 4.1](#).

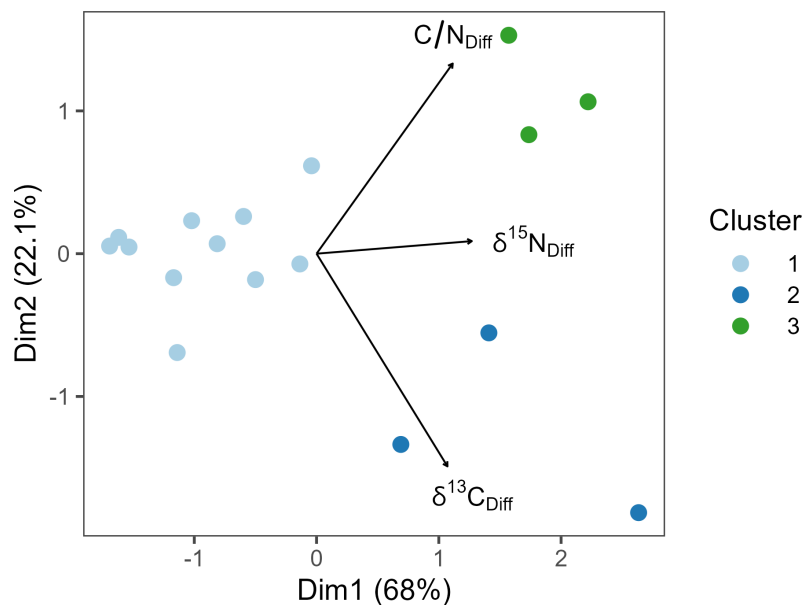


Figure 4.3: Clustering of female porbeagle sharks on the two first dimensions of PCA, based on absolute differences between blood and muscle  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{Diff}}$ ),  $\delta^{15}\text{N}$  ( $\delta^{15}\text{N}_{\text{Diff}}$ ) and C/N ( $\text{C}/\text{N}_{\text{Diff}}$ ) values.

Table 4.1: Cluster number, associated number of female porbeagle sharks (N), sampling months, fork length range (in cm) and mean values  $\pm$ SD of  $\delta^{13}\text{C}$  (in ‰),  $\delta^{15}\text{N}$  (in ‰) and C/N in blood and muscle and absolute inter-tissue difference.

Cluster	N	Months	Fork length (in cm)	$\delta^{13}\text{C}$ (in ‰)			$\delta^{15}\text{N}$ (in ‰)			C/N		
				Muscle	Blood	Difference	Muscle	Blood	Difference	Muscle	Blood	Difference
1	11	June-Sep	140-220	-16.7 $\pm$ 0.3	-16.3 $\pm$ 0.4	0.4 $\pm$ 0.2	15.1 $\pm$ 0.2	15.0 $\pm$ 0.4	0.3 $\pm$ 0.2	2.7 $\pm$ 0.1	2.6 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1
2	3	June-Sep	135-215	-16.6 $\pm$ 2.0	-16.3 $\pm$ 0.3	1.8 $\pm$ 0.5	15.1 $\pm$ 0.4	14.3 $\pm$ 0.7	0.8 $\pm$ 0.5	2.9 $\pm$ 0.1	2.6 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.0
3	3	Sep	190-225	-17.0 $\pm$ 0.1	-16.2 $\pm$ 0.2	0.9 $\pm$ 0.2	16.4 $\pm$ 0.4	15.5 $\pm$ 0.3	0.9 $\pm$ 0.3	3.4 $\pm$ 0.0	2.7 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.1

Cluster 1 contained most sampled individuals from 140 to 220 cm (11/17). C/N and  $\delta^{13}\text{C}$  values were not significantly different between tissues (paired Wilcoxon rank test,  $p < 0.05$ ).  $\delta^{15}\text{N}$  differences were significant with blood higher than muscle (sided paired Wilcoxon rank test,  $p = 0.94$ ) and an average difference of  $0.3 \pm 0.2\text{‰}$ . They had the lowest inter-tissue difference values (figure 4.4).

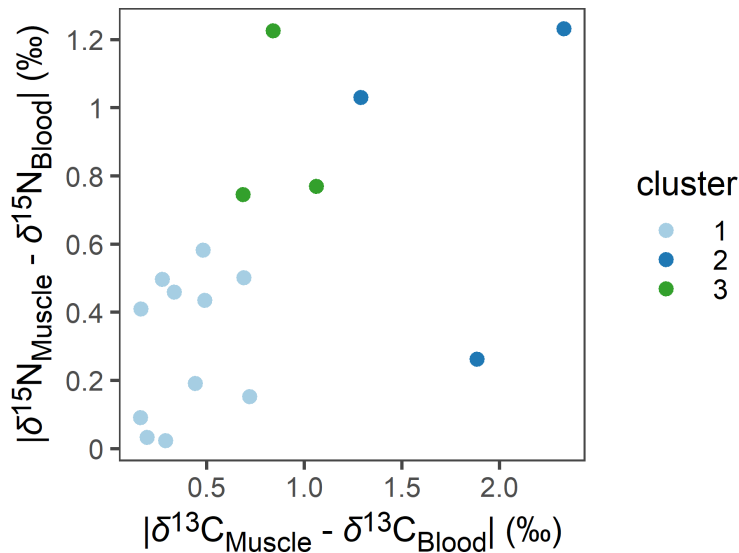


Figure 4.4: Differences of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in blood and muscle for 17 female porbeagle sharks amongst 3 clusters from this study.

Cluster 2 gathered three individuals ranging from 135 to 215 cm. These individuals exhibited high difference in  $\delta^{13}\text{C}$  ( $1.8 \pm 0.5\text{‰}$ ) and  $\delta^{15}\text{N}$  ( $0.8 \pm 0.5\text{‰}$ ) between blood and muscle. Those differences were significant (paired Wilcoxon rank test,  $p > 0.2$ ). There was a high inter-individual variability in  $\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}}$  values within this cluster ( $\text{SD} = 2.0\text{‰}$ ).

Three individuals composed cluster 3, ranging from 190 to 225 cm, in the size range of possible maturity and all caught in September 2019 and 2020. They exhibited inter-tissue difference similar to cluster 2 for  $\delta^{15}\text{N}$  values ( $0.9 \pm 0.3\text{‰}$ ) and in a lesser extent in  $\delta^{13}\text{C}$  ( $0.9 \pm 0.2\text{‰}$ ). Those differences were significant (paired Wilcoxon rank test,  $p > 0.2$ ). Moreover, they had the highest C/N inter-tissue difference due to high muscle C/N values ( $3.4 \pm 0.0$ ) compared to other clusters.

Cluster 2 was the only cluster where absolute distances did not reflect similar inter-tissue variations (figure 4.5). The smallest individual (135 cm) had the highest muscle  $\delta^{13}\text{C}$  value (-14.3‰) but the lowest  $\delta^{15}\text{N}_{\text{blood}}$  (13.5‰) indicating sharp shift in isotopic composition between long-term and short-term tissues. The two other sharks in the cluster had high absolute inter-tissue difference but related to lowest muscle  $\delta^{13}\text{C}$  values (-18.0 and -17.4‰).

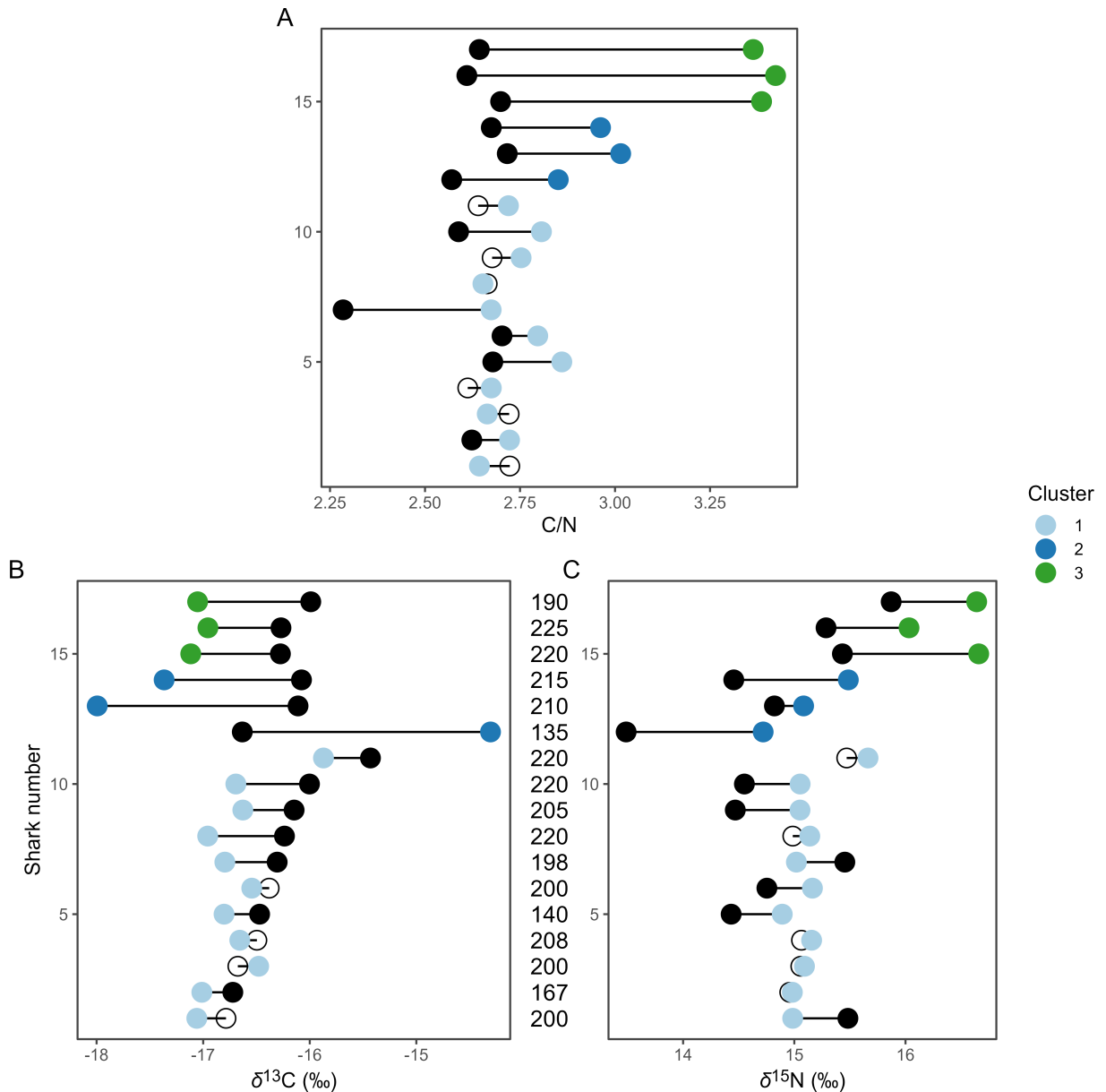


Figure 4.5: Difference between muscle (coloured circles) and blood (solid and open circles, see below for details) values of (A) C/N, (B)  $\delta^{13}\text{C}$  and (C)  $\delta^{15}\text{N}$ . Open circles indicate differences between blood and muscle lower or equal to twice the analytical error. Sharks are order by cluster, blood  $\delta^{13}\text{C}$  and difference in between blood and muscle  $\delta^{13}\text{C}$ . Fork length (in cm) is indicated between lower plots.

#### 4.2.4 Discussion

Our study revealed a great variability in C/N,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  between blood and muscle within female porbeagle sharks. Because blood and muscle integrate different time frames, we hypothesise that observed differences reflect contrasted previous trophic ecologies of those females.

Our sampling covered a wide range of sizes from juveniles to mature females ( $L_{50} = 208$  cm, Jensen et al. 2002), however size had no significant effect on either amounts of carbon and nitrogen or  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in both blood and muscle. These results were in line with minor ontogenetic differences found in stomach contents (Belleggia et al. 2021; Joyce et al. 2002). Indeed, at global scale, muscle stable isotope composition in *L. nasus* is more driven by geographical variations than size (Serre et al. under revision). Since all porbeagle were sampled in the same area and shark length had no effect on stable isotope compositions, contrasted inter-tissue variability amongst individuals is likely related to individual trajectories (Abrantes and Barnett 2011; Madigan et al. 2015; Malpica-Cruz et al. 2012). Moreover, blood isotopic niche covered a smaller area than muscle niche. This supports hypothesis that blood isotopic composition was likely to reflect similar geographic foraging area (Bearhop et al. 2004; Espinoza et al. 2019).

Most female porbeagle sharks from this coastal area depicted no differences between long-term and short-term  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values which is consistent with residency behaviour (Bearhop et al. 2004; Espinoza et al. 2019).  $\delta^{13}\text{C}$  values were in line with isotopic composition in teleosts and chondrichthyans from English Channel (muscle  $\delta^{13}\text{C} = -17.2 \pm 0.8\text{‰}$  and muscle  $\delta^{15}\text{N} = 14.7 \pm 1.4\text{‰}$ ), Celtic Sea (muscle  $\delta^{13}\text{C} = -16.3 \pm 0.7\text{‰}$  and muscle  $\delta^{15}\text{N} = 14.3 \pm 0.7\text{‰}$ ) and modelled isoscapes (Cresson et al. 2020; Le Bot et al. 2019; St. John Glew et al. 2019). This support hypothesis of long-term affinity to English Channel and Celtic Sea.

The three large females from group 3 were all possibly mature since the smallest recorded mature female measured 190 cm (Aasen 1963) and two of them were large enough to be certainly mature (Jensen et al. 2002). They had especially high C/N values for an elasmobranch (Bennett-Williams et al. 2022; Carlisle et al. 2017). Muscle had low  $\delta^{13}\text{C}$  values which is in line with known  $^{13}\text{C}$ -depletion potentially caused by increase in lipid content (DeNiro and Epstein 1977). Lipid content in female porbeagle sharks might be related to pre-reproduction physiological status. Indeed, porbeagle sharks are viviparous and developing embryos feed on maternal energy supply through oophagy (Gilmore 1993; Jensen et al. 2002; Van der Merwe et al. 2022). Thus, maternal energy investment is starting through accumulation of oocytes prior to mating. These probably mature females were sampled in September and mating period occurs in autumn-winter period (Gauld 1989; Hennache and Jung 2010; Jensen et al. 2002) suggesting lipid enrichment of muscle related to mating and future gestation (Hamann et al. 2002; Lacy et al. 2002). However, physiological needs did not appear to influence feeding strategy indicating either previous energy storage or changes in metabolic pathways to

ensure lipid storage (Hamann et al. 2002; Lacy et al. 2002). Other females were also above length-at-maturity estimate for porbeagle shark. However, despite commonly admitted annual reproduction (Biais et al. 2017; Campana et al. 2010; Compagno 2001), Natanson et al. (2019) provided evidence of probably resting females. Pronounced individual variability in C/N values amongst mature female porbeagle sharks adds grist to the mill of potential resting period in porbeagle reproductive cycle.

The smallest female of this study (135 cm) depicted strong shift from high  $\delta^{13}\text{C}$  values over long-term dietary timeframe to average  $\delta^{13}\text{C}$  values over short-term. The marked shift in  $\delta^{13}\text{C}$  provided evidence of movements from area enriched in  $^{13}\text{C}$  likely in a coastal food web with a strong benthic influence on carbon sources (Cherel and Hobson 2007; France 1995). This juvenile was estimated 3.5 years old (Natanson et al. 2002) when some large sharks species are estimated leaving nursery grounds after 2 years (Anderson et al. 2021; Besnard et al. 2023). With more than a year of turnover rate of muscle tissue, the muscle isotopic composition probably captured isotopic composition integrated within the nursery area. Based on  $\delta^{13}\text{C}$  values, this juvenile seemingly came from coastal area suggesting existence of coastal nursery grounds probably inside or in the vicinity of English Channel.

This study demonstrated high individual carbon and nitrogen stable isotopes variability in coastal aggregation of female porbeagle sharks. This provided first information based on stable isotope analysis supporting hypothesis of potential coastal nursery grounds and biennial reproductive cycle with mature females that might head towards mating grounds whilst other might be resting. This study paved the way to further understanding of *L. nasus* ecology and biology and the use of coastal habitat as temporary or long-term residency area for female porbeagle sharks according to their life cycle. However, combination of information from other tracking methods such as acoustic and satellite telemetry would help clearing up the reproductive cycle of *L. nasus*.

## Acknowledgement

This work was supported by ISblue project, Interdisciplinary graduate school for the blue planet (ANR-17-EURE-0015) and co-funded by a grant from the French government under the program «Investissements d’Avenir» embedded in France 2030.

We thank all the volunteers from APECS who made LAMNA project possible by contributing to the fieldwork. Thanks to Mathieu Le Bouter and his team of volunteer fishers who enable the sampling in good conditions. We also thank the municipality of Perros-Guirec and especially Quentin Le Hervé for their help in the fieldwork sessions organisation.

### 4.3 Conclusion

Les résultats des analyses de compositions en isotopes stables du carbone et de l'azote confirment que la niche isotopique à court terme est homogène au sein des femelles de requin-taupe commun échantillonnées dans le Trégor-Goëlo (figure 4.6). Ceci permet de considérer cette niche isotopique comme niche de référence pour la zone de capture des individus (Bearhop *et al.* 2004 ; Espinoza *et al.* 2019).

De plus, la taille des individus n'avait pas d'effet significatif sur les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$ . Ces résultats sont en accord avec les connaissances préalables sur le régime alimentaire du requin-taupe commun. En effet, les différences ontogéniques observées dans les contenus stomacaux sont mineures (Belleggia *et al.* 2021 ; Joyce *et al.* 2002) et les compositions en isotopes stables chez *L. nasus* sont davantage déterminées par les variations géographiques que par la taille (Serre *et al.* *under revision*). Ainsi, la variation des niches isotopiques à court et long termes reflète principalement des histoires de vie individuelles (Abrantes et Barnett 2011 ; Madigan *et al.* 2015 ; Malpica-Cruz *et al.* 2012).

Toutefois, la plupart des femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo ne présentaient pas de différence significative entre leurs niches isotopiques à court et long termes indiquant des femelles à l'histoire de vie similaire. Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  étaient similaires à celles mesurées chez les poissons osseux et cartilagineux de la Manche et de la mer Celtique (Cresson *et al.* 2020 ; Le Bot *et al.* 2019). Ainsi, ces compositions isotopiques reflètent une forte affinité dans le temps, probablement, aux eaux épi-continentales de la Manche et de la mer Celtique. Les variations des paysages isotopiques ne permettent pas, à l'heure actuelle, de discriminer l'une ou l'autre de ces zones. Toutefois ces résultats permettent de démontrer l'importance de ces zones pour la subsistance alimentaire des femelles de requin-taupe commun. et laisse présager une résidence sur le long terme.

Quelques femelles de requin-taupe commun présentaient des histoires de vie qui se démarquaient. Ces quelques individus étaient la source principale des variations de niche isotopique sur le long terme à l'échelle de l'ensemble des individus. Ces histoires individuelles retracent des occupations de l'espace différente par ces femelles, notamment celles du groupe 2. Les trois individus du groupe 2 étaient une femelle immature (135 cm) et deux femelles matures (210 et 215 cm).

La croissance lente du requin-taupe commun couplée à un taux de renouvellement du muscle estimé à plus d'un an (Kim *et al.* 2012 ; Logan et Lutcavage 2010 ; Natanson *et al.* 2002) concourt probablement à cette différence de composition isotopique dans le muscle de la jeune femelle qui révèle une alimentation liée à une autre zone de nourricerie. La composition musculaire en carbone de cette femelles immature reflétait une alimentation proche de la côte sur un réseau trophique basé essentiellement sur des producteurs primaires benthiques et similaire à celle des juvéniles des poissons osseux au sein des nourriceries côtières (Barnes *et al.* 2008 ; KostECKI *et al.* 2012, 2010 ; Revill *et al.* 2009). Ceci laisse présager de l'existence

d'une nurricerie similaire à celles identifiées pour certains poissons osseux.

A l'inverse, les deux femelles matures présentaient les plus basses valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  reflétant une alimentation dans un réseau trophique basé essentiellement sur des producteurs primaires pélagiques, probablement plus au large (Hobson *et al.* 1995 ; Loc'h et Hily 2005 ; Silberberger *et al.* 2018). Ainsi, ces deux femelles matures semblent décrire un déplacement avec une alimentation au large sur le long terme et une présence estivale dans la zone côtière du Trégor-Goëlo.

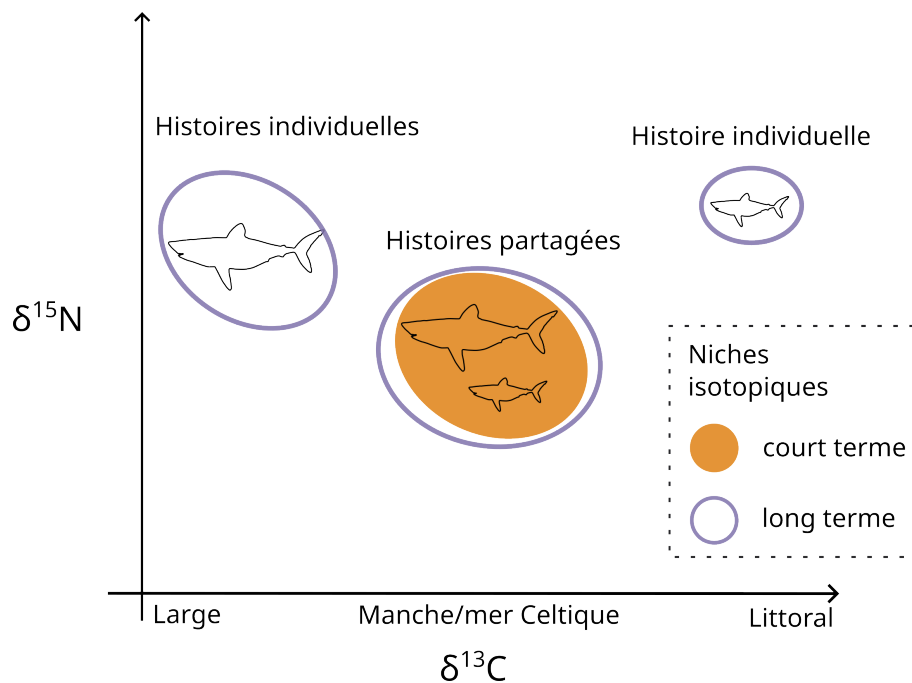


FIG. 4.6 : Résumé graphique des résultats des analyses inter-tissu des compositions en isotopes stables du carbone et de l'azote chez les femelles de requin-taupo du Trégor-Goëlo.

Toutefois afin de préciser les échelles spatiales et temporelles de hypothèses de résidence et de déplacement, il est nécessaire d'avoir une approche par des méthodes complémentaires telle que le suivi télémétrique des individus qui est abordé dans le chapitre suivant.





# Chapitre 5

## Patrons de résidence des femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo, révélateurs de présence récurrente dans les eaux de la Manche

Aimer rester chez soi, c'est se singulariser, faire défection.

---

Mona Chollet, *Chez soi* (2016)

### Sommaire

---

<b>5.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>78</b>
<b>5.2</b>	<b>Importance of the English Channel and individual variability</b>	<b>79</b>
5.2.1	Introduction	80
5.2.2	Material and method	81
5.2.3	Results	83
5.2.4	Discussion	89
<b>5.3</b>	<b>Conclusion</b>	<b>92</b>

---

## 5.1 Introduction

Les requins présentent des histoires de vie complexes sur de grandes échelles spatiales dans l'environnement marin, l'utilisation de l'espace augmentant avec la taille (Hays *et al.* 2016; Kohler et Turner 2020; Udyawer *et al.* 2022). Les histoires de vie complexes correspondent à des dynamiques spatio-temporelles et des structures de populations souvent peu connues qui freinent la mise en place de mesures adéquates (Cadrin 2020; Kerr *et al.* 2017). Les dynamiques spatio-temporelles des requins ont des conséquences directes sur la gestion et la planification spatiale mises en œuvre pour maintenir la résistance et la résilience des espèces face, entre autres, aux changements environnementaux rapides, la surpêche et la pollution (Crowder et Norse 2008; Heithaus *et al.* 2022, 2008; Robinson *et al.* 2009). La télémétrie a permis de mieux comprendre cette utilisation de l'espace en fonction des stades de vie et du sexe des individus, notamment l'association dans le temps à des habitats spécifiques liés à l'accouplement, la mise bas ou la prospection alimentaire (Cagnacci *et al.* 2010; Hays *et al.* 2016; Hussey *et al.* 2015).

Au cours des dernières décennies, des études de suivi des mouvements du requin-taube commun ont été menées dans l'Atlantique nord (Biais *et al.* 2017; Campana *et al.* 2010; Pade *et al.* 2009; Saunders *et al.* 2011; Skomal *et al.* 2021). Dans l'Atlantique nord-ouest, *L. nasus* décrit une migration des grandes femelles matures vers la mer des Sargasses dans le sud et des juvéniles mâles et femelles vers le large pendant l'hiver, avant un retour de l'ensemble des individus vers le plateau continental au printemps (Campana *et al.* 2010; Skomal *et al.* 2021). En revanche, en Atlantique nord-est, *L. nasus* a réalisé des mouvements variés en fonction des zones de marquage des individus (Biais *et al.* 2017; Pade *et al.* 2009; Saunders *et al.* 2011). Les grandes femelles équipées de balises sur le golfe de Gascogne ont réalisé d'amples mouvements vers le large avec des parcours allant jusqu'au cercle arctique, à la dorsale médio-océanique ou encore au large du Maroc avant de revenir vers le talus du golfe de Gascogne. Les études des individus équipés de balises à la côte (Pade *et al.* 2009; Saunders *et al.* 2011) ont présenté des déplacements variables avec peu ou pas de grands déplacements à l'exception d'un mâle immature suivi pendant 3 mois jusqu'au sud de Madère (Portugal). La plupart des études sont limitées à un sexe, un stade de maturité ou peu d'individus. Ainsi la présence de femelles matures et immatures dans le Trégor-Goëlo permettaient d'étendre les résultats à travers le suivi de femelles immatures et matures présentent dans les eaux côtières de la Manche.

Précédemment, les résultats des analyses des compositions isotopiques ont montré une alimentation à court et long termes en Manche et en mer Celtique par la plupart des femelles de requin-taube commun du Trégor-Goëlo laissant présager d'une résidence dans ces zones. Quelques-unes présentaient des variations d'alimentation reflétant des alimentations contrastées au cours du temps indiquant l'existence d'histoires de vie individuelles singulières. Ainsi les suivis télémétriques des femelles de requin-taube commun ont été envisagés pour affiner

la résidence dans les eaux épi-continentales de la Manche et de la mer Celtique et identifier l'influence de l'état reproductif sur les dynamiques spatio-temporelles individuelles. Les déploiements de balises sur les femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo ont été réalisés afin de tester :

- Les comportements de déplacements reflètent des déplacements de femelles matures vers le large en hiver avec un retour vers la zone de marquage en été.
- La résidence dans les eaux épi-continentales est délimitée dans le temps.
- L'hivernage des individus a lieu en haute mer et n'est pas circonscrit.

## 5.2 Importance of the English Channel and individual variability in residency patterns of coastal female porbeagle sharks

Serre Sandrine<sup>1</sup>, Authier Matthieu<sup>2</sup>, Mourier Johann<sup>3</sup>, Celle Nastasia<sup>4</sup>, Schaal Gauthier<sup>1</sup>, Stephan Éric<sup>4</sup>, Le Loc'h François<sup>1</sup>

1. Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzané, France
2. Observatoire PELAGIS - UAR 3462, La Rochelle Université, 5 allée de l'Océan, 17 000 La Rochelle
3. MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Sète, France
4. Association Pour l'Etude et la Conservation des Sélaciens (APECS), 13 rue J-F Tartu, 29200 Brest, France

**Funding informations** French Ministry of Higher Education and Research; ANR-17-EURE-0015; Office Français de la Biodiversité (OFB); ISblue; Téria; Fondation Nature et Découvertes; Union des Conservateurs d'Aquariums; Océanopolis ACTS

### Abstract

The porbeagle shark (*Lamna nasus*) is an ubiquitous, highly mobile and long-living shark with spatial and temporal sex and size segregation. Porbeagle sharks are known to perform highly seasonal migrations, from the open sea to coastal areas, where they are mainly found during summer. However, previous tagging studies were focused on one or another life stage. The aim of this study was to identify spatial use of female porbeagle sharks from different life stages from their summer coastal grounds to overwintering grounds. Pop-up satellite tags were deployed on 19 mature and immature female porbeagles. Mature and immature female porbeagle sharks demonstrated persistent association to continental waters of English Channel and Celtic Sea. This study shed light on previously unobserved resident behaviour and provided new insight into intra-population variability in space use across the Northeast Atlantic Ocean. This individual variability stresses the need to dig further into population dynamics of porbeagle shark to support efficient management decision.

*Keywords: biologging, Celtic Sea, residency, habitat use, movement, site fidelity*

### 5.2.1 Introduction

Free-ranging marine top predators are facing numerous threats such as rapid environmental changes, overfishing and pollution amongst others (Robinson et al. 2009). Decline in marine top predators is known to have numerous consequences, not only on the species populations themselves but also by reducing top-down control exerted on prey populations and associated cascading effects, including the role they play to connect ecosystems and populations (Crowder and Norse 2008; Heithaus et al. 2022, 2008). This has direct consequences on spatial management and planning designed to maintain resistance and resilience of marine ecosystem services (Foley et al. 2010; Halpern et al. 2008; Munang et al. 2013). The management of these species is impaired by complex spatio-temporal dynamics and population structure (Cadrin 2020; Kerr et al. 2017). Indeed, many top predators, such as sharks, exhibit different distributions and dynamics related to sex or life stages which drive unequal exposure to potential impacts among individuals from the same species (Kanive et al. 2019; Mucientes et al. 2009; Winter et al. 2020). Sharks have declined worldwide with numerous species being now classified as «Endangered» by the International Union for Conservation of Nature (Baum et al. 2003; Dulvy et al. 2021; Pacoureau et al. 2021). Sharks exhibit complex life histories across large spatial scales in the marine environment, with space use scaling with body size (Hays et al. 2016; Kohler and Turner 2020; Udyawer et al. 2022). Satellite-based telemetry has provided new insights into space use and temporal association of individuals with specific areas depicting patterns of site fidelity for mating, pupping or foraging varying across life stages and sex (Cagnacci et al. 2010; Hays et al. 2016; Hussey et al. 2015).

Amongst elasmobranchs, the porbeagle shark, *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788) is a large and migratory pelagic shark found in temperate and cold waters of the North Atlantic Ocean and the Southern Hemisphere. The population of porbeagle sharks in the North Atlantic Ocean does not exhibit genetic structure suggesting reproductive mixing between Northwest and Northeast Atlantic (González et al. 2021; Testerman 2014). However, this population is managed and assessed as two stocks longitudinally separated (Haugen et al. 2022) with only one transatlantic migration ever reported (Cameron et al. 2018). In addition, porbeagle shark is commonly thought to be spatially segregated according to sex and size, as observed in fisheries (Aasen 1963; Compagno 2001; Mejuto et al. 2020). Over the last decades, several tracking studies have examined porbeagle movements in the North Atlantic Ocean. In the Northwest Atlantic Ocean, *L. nasus* depicted southwards migration during winter, down to the Sargasso Sea for large mature females and offshore continental shelf for juveniles of both sexes, before coming back to the continental shelf following spring (Campana et al. 2010; Skomal et al. 2021). The leading hypothesis associated to this movement pattern is the existence of an important parturition area in the Sargasso Sea. Conversely, in the Southern Pacific Ocean, porbeagle sharks demonstrate northwards migration during winter across life stages with presumption of site fidelity (Francis et al. 2015). In contrast, *L. nasus* exhibited

variable movements in the Northeast Atlantic Ocean (Biais et al. 2017; Pade et al. 2009; Saunders et al. 2011) with broad offshore winter migration of large females: as north as the Arctic Circle, as west as the Mid-Atlantic Ridge and as south as offshore Morocco. However, the lack of juveniles hampers the extent of these findings and mature female porbeagle sharks from coastal areas are under-represented.

Thus, the aim of this study was to investigate the residency patterns and site fidelity of immature and mature female porbeagle sharks from their summer coastal residence, in order to complete the picture previously described by other studies. These patterns were expected to match with winter offshore migration and summer residence along the coast for female porbeagle sharks, with large mature sharks exhibiting wider movements and tagging site fidelity.

## 5.2.2 Material and method

### Tag deployment and setup

The tagging site is a French coastal area located in the English Channel, around 48.84°N and 3.48°W, with depths ranging from 30 to 50 m. Sampling took place between June and September from 2018 to 2021 during the LAMNA project led by French NGO APECS, under research permit 1044/2019 and 896/2021. Sharks were sampled by experienced recreational anglers using circular barbless hooks mounted on rods and reels. When caught, sharks were handled alongside the boat where they were measured straight from snout tip to fork and sexed. Sharks remained submerged throughout the tagging process with the head positioned forward and body secured parallel to the side of the vessel with a cross-pectoral fin and tail rope. Sex was determined by the presence (male) or absence (female) of claspers. All sharks were tagged with pop-up satellite archival transmitting tags, hereafter called PSATs (MiniPAT, Wildlife Computers Inc.) coated with antifouling silicone paint (Propspeed™) and double anchored in the dorsal musculature with the first anchor below the dorsal fin and the second one behind the dorsal fin, in order to secure the tag along the body limiting the risk of rip-off. The anchors were made of small titanium darts with stainless steel tethers from Wildlife Computers Inc, sleeved with heat-shrink tubing. All tags either were recovered or transmitted data.

### Data processing

Each tag recorded light intensity, depth, and temperature at 5-s intervals and archived the data in memory until tag release. Tags were programmed to detach after 365 days except one tag deployed in 2018, which was programmed to detach after 180 days. Light-level, sea surface temperature and depth data were processed with Wildlife Computer's proprietary software Global Position Estimator version 3 (GPE3) with a user-defined diffusion parameter.

Diffusion parameter is recommended to be set to standard deviation of species cruising speed. Several runs were conducted on 6 tags with speed parameter set from 1 to 5  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  with 0.5  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  step to visually estimate best value for porbeagle shark (figure 5.1).

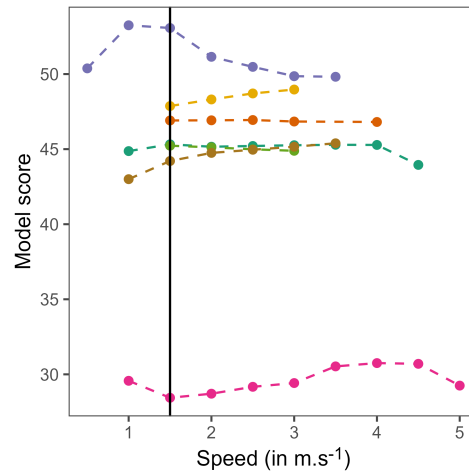


Figure 5.1: Model scores for different speed limits on seven datasets from tagged porbeagle sharks. Black solid line represents the speed value ( $1.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) used in this paper.

Thus, diffusion parameter was set to  $1.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  and the state-space model calculated posterior probability distribution over twelve hours on a  $0.25^\circ \times 0.25^\circ$  grid (Pedersen et al. 2011; Skomal et al. 2017). For each month and each individual, the twelve-hour likelihood surfaces were monthly averaged by GPE3 providing monthly density probability in each cell of the grid. The monthly density distribution of tagging and detachment months were discarded as they did not cover the entire month and as tagging months are strongly biased towards sampling area. Monthly density distributions were trimmed to cell values above 0.01 threshold, which was calculated based on the time needed to diagonally cross a cell at  $1.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  over a month and considered as vagrancy.

Maturity classes were defined based on the fork length according to Aasen (1963) and Jensen et al. (2002): below 190 cm sharks were considered immature, from 190 to 207 cm potentially mature, from 208 to 219 cm probably mature and above 219 cm mature.

## Analysis

The dataset of monthly density distributions was analysed using the stochastic block model method (Léger 2016) to find spatio-temporal latent structure from all available data. The spatio-temporal latent structure reflects cross clustering between grid cells (spatial component) and individual monthly density distributions (shark-month pairs, temporal components). The dataset was considered as an undirected weighted bipartite network of interactions between each grid cell and each individual at a given month following a Gaussian distribution. Analysis was run with R package *sbm* (Chiquet et al. 2023). The best stochastic model was selected based on the Integrated Classification Likelihood (figure 5.2). Spatial clusters (grid cells) ex-

hibited few unconnected areas where single individuals were residing; those cells were manually re-identified.

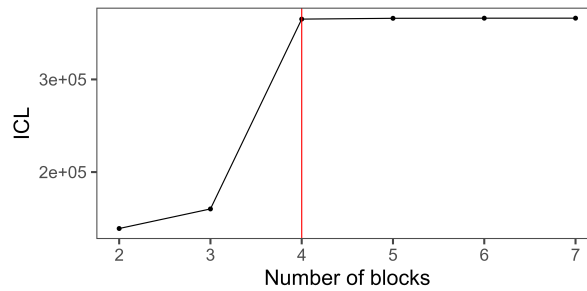


Figure 5.2: Integrated Complete-data Likelihood (ICL) values for different stochastic block models (black line) and 4-blocks selected model (vertical red line).

For each individual, monthly density was summed across spatial clusters and travelling was calculated as vagrancy periods outside clusters boundaries.

### 5.2.3 Results

All 19 porbeagle sharks caught were female ranging from 140 to 230 cm (fork length). They were equipped with PSATs and their effective deployment duration ranged from 70 days up to 1 year with an average of 5 months (tableau 5.1, figure 5.3). Thus, deployments covered mostly autumn and early winter. Tagged female porbeagle sharks covered the full range of maturity stages, from immature to mature, with 11 individuals below the length-at-maturity and 8 individuals above.



Table 5.1: Tag deployment information for 19 female porbeagle sharks ordered by fork length (FL, in cm). Maturity probability was calculated based on length interval provided by Jensen (2002) and observations from Aasen (1963).

Tag	FL (cm)	Maturity probability (P)	Tagging date	Pop-off date	Release event	Tracked months	% profiles (expected)
215703	140	P=0	27/06/2021	14/11/2021	Bycatch	July-October	1% (100%)
215701	157	P=0	26/06/2021	18/11/2021	Bycatch	July-October	1% (31%)
215710	165	P=0	27/06/2021	28/02/2022	Pin broke	July-January	100% (51%)
215712	181	P=0	27/06/2021	06/01/2022	Unknown	July-December	10% (40%)
205121	185	P=0	06/09/2020	22/11/2020	Premature	October	100% (34%)
205122	190	0<=P<0.5	07/09/2020	14/01/2021	Pin broke	October-December	100% (34%)
63945	200	0<=P<0.5	01/09/2018	28/02/2019	On time	October-January	32% (34%)
205124	200	0<=P<0.5	11/09/2021	23/03/2022	Pin broke	October-February	100% (34%)
215705	200	0<=P<0.5	12/09/2021	09/02/2022	Pin broke	October-January	1% (33%)
215707	200	0<=P<0.5	11/07/2021	19/09/2021	Unknown	August	17% (34%)
215704	205	0<=P<0.5	11/09/2021	25/12/2021	Premature	October-November	28% (51%)
215706	208	0.5<= P<1	11/09/2021	12/12/2021	Premature	October-November	10% (50%)
205123	210	0.5<= P<1	25/06/2021	04/10/2021	Premature	July-September	100% (50%)
215709	215	0.5<= P<1	10/07/2021	29/01/2022	Unknown	August-December	100% (51%)
194274	220	P=1	13/09/2019	12/09/2020	On time	September-August	100% (51%)
215708	220	P=1	10/07/2021	20/02/2022	Premature	August-January	100% (51%)
215711	225	P=1	09/07/2021	03/10/2021	Premature	August-September	26% (50%)
205125	229	P=1	11/09/2021	16/12/2021	Unknown	October-November	100% (51%)
215702	230	P=1	26/06/2021	09/09/2021	Premature	July-August	100% (50%)

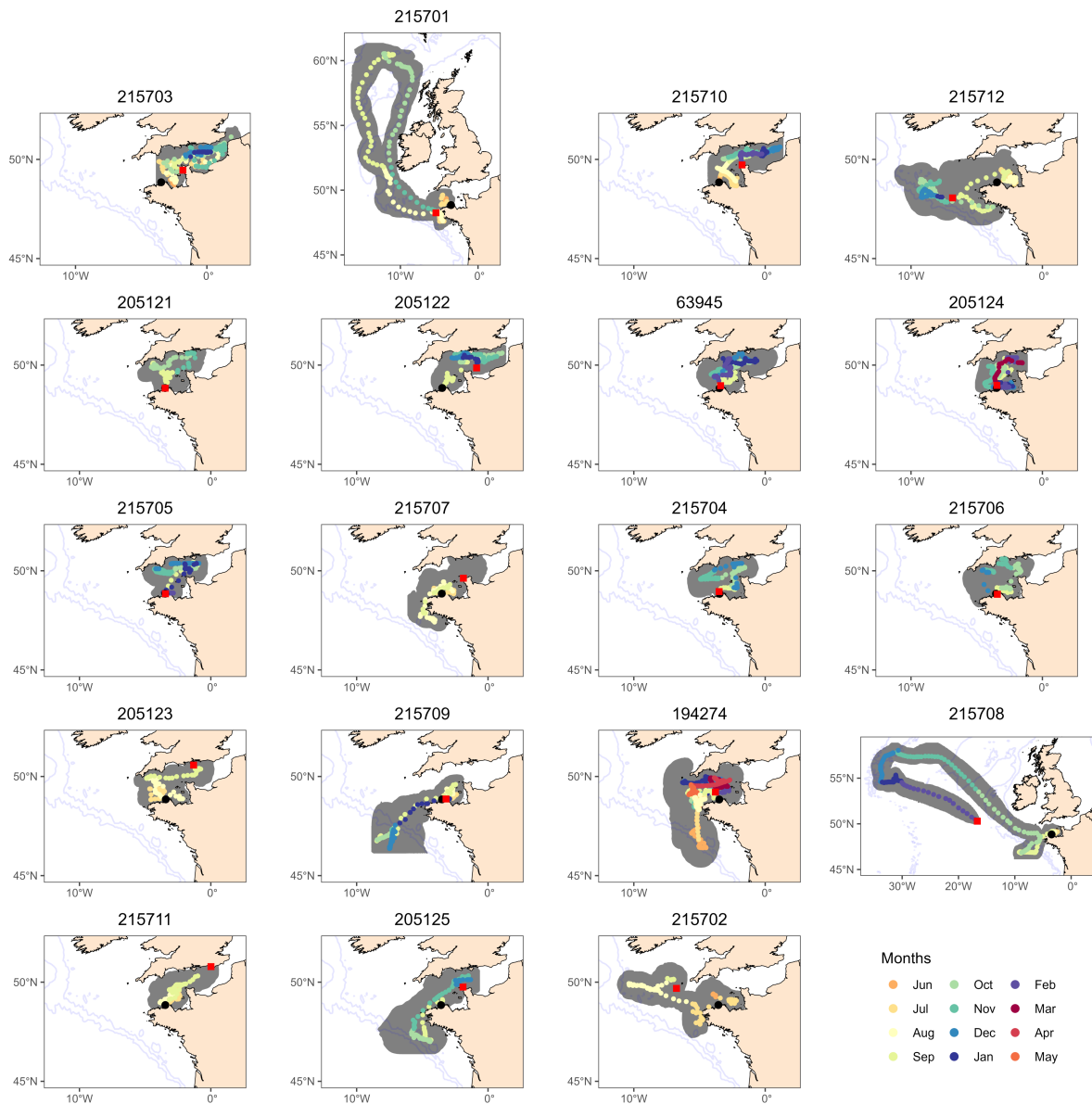


Figure 5.3: Reconstructed tracks of 19 tagged female porbeagle sharks. Black dots and red squares indicate tagging and pop-up location, respectively. 95% Cis are displayed as grey ellipses.

When considering average monthly density of pooled tags, the tagged female porbeagle sharks spread over the entire English Channel, eastwards to the North Sea entrance, southwards to the North Bay of Biscay, westwards to the Mid-Atlantic Ridge and northwards between Ireland and Iceland (figure 5.4). On average, the English Channel appeared as the highest density area for tagged female porbeagle sharks. Core areas were close to the French and English coasts, spreading eastwards to the North Sea and alongside the French coast westwards to the Celtic Sea and Bay of Biscay. However, these mean densities were associated to high standard deviation values indicating strong variability of densities across months and individuals.

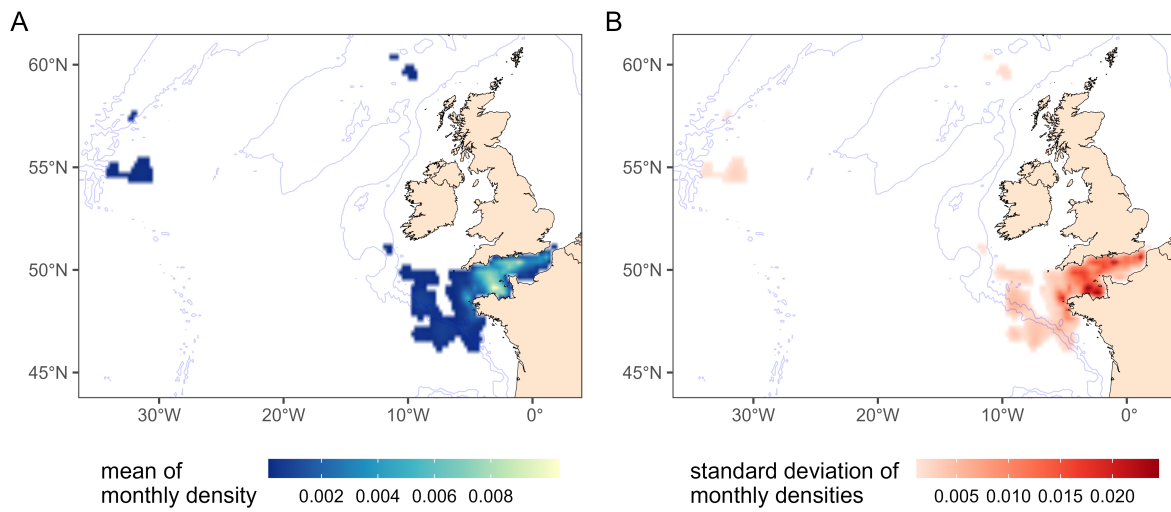


Figure 5.4: Average (A) and standard deviation (B) of monthly density distributions across deployments for 19 female porbeagle sharks.

The bipartite network of spatial cells and individuals of each available month exhibited a 4-blocks latent structure with two spatial clusters of cells and two temporal clusters of shark-month pairs (figure 5.5).

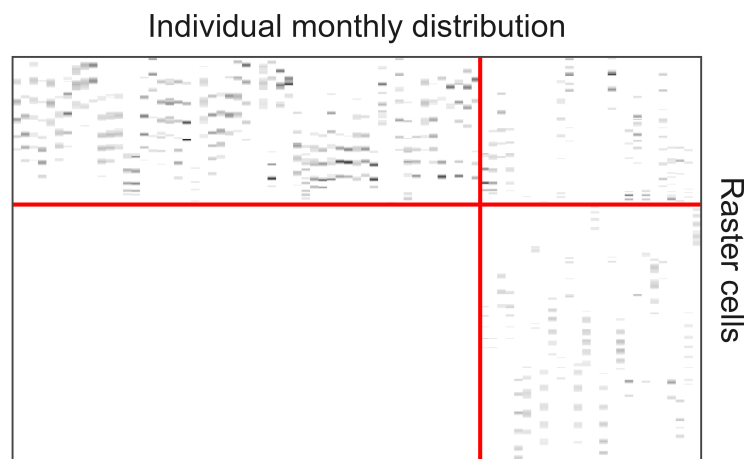


Figure 5.5: Reorganised matrix of data, each column is a given shark at a given month, each row is a cell from the spatial grid and colours are density probabilities from low (light grey) to high (dark grey) values. Red lines delineate the latent 4-blocks structure identified.

Spatial groups were qualified as primary residency for the one encompassing the tagging location and as secondary residency for the other one. Shark-month pairs were qualified as resident when solely present in primary residency and as wanderer when they moved out from primary residency during the month. When combining space and time components, the model identified three groups: (i) months when sharks dwelled solely in the primary residency (resident), (ii) months when sharks exhibited vagrancy and resided little or not at all in the primary residency (wanderer) and (iii) secondary area where vagrants spent the rest of the month.

Spatial clustering was composed of one vast area and five smaller patchy areas (figure 5.6A) each one of the latter being frequented by only one individual. The five areas disconnected from the major area were identified according to tag number: #215701, an immature porbeagle shark, went northwards and #215708, a mature female porbeagle shark, went westwards to the Mid-Atlantic Ridge. At the eastern limit, few cells were reallocated to primary residency and associated shark-month pairs were requalified as resident (figure 5.6B). Few offshore cells were reallocated to secondary residency and associated shark-month pairs were requalified as wanderer. Eventually, four spatial groups were identified: a primary residence area covering the English Channel and a strip on the continental shelf along the French coastline, connected to the latter, a secondary residence on the continental shelf of the Celtic Sea and North Bay of Biscay expanding offshore and the previously described residence areas of sharks #215701 and #215708.

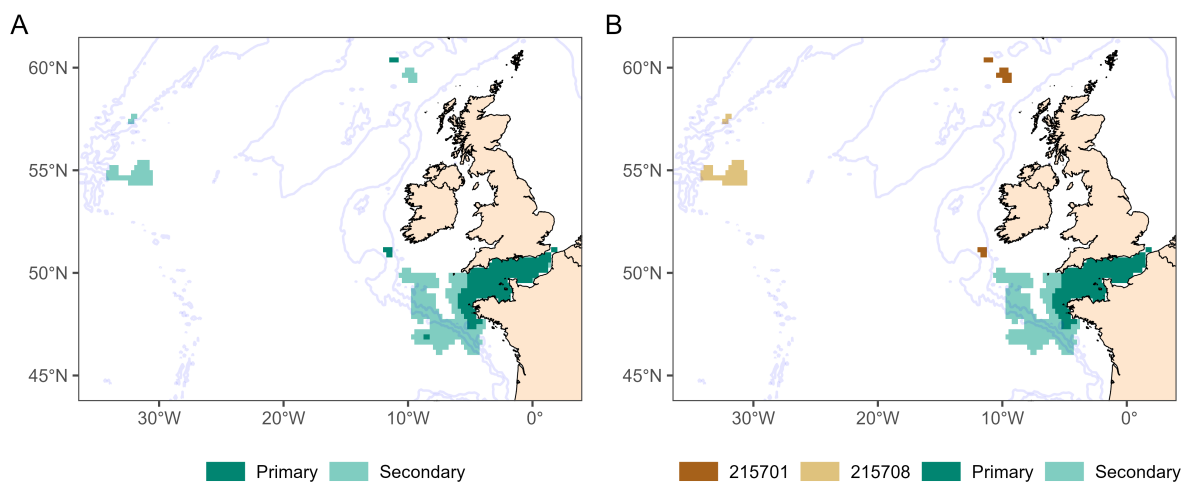


Figure 5.6: Female porbeagle shark residency areas identified using stochastic block model (A) and after manual re-identification of patchy areas (B).

Primary residence area appeared as the most frequented area by tagged sharks with many wandering months during which female sharks commuted from primary to secondary residence (figure 5.7).

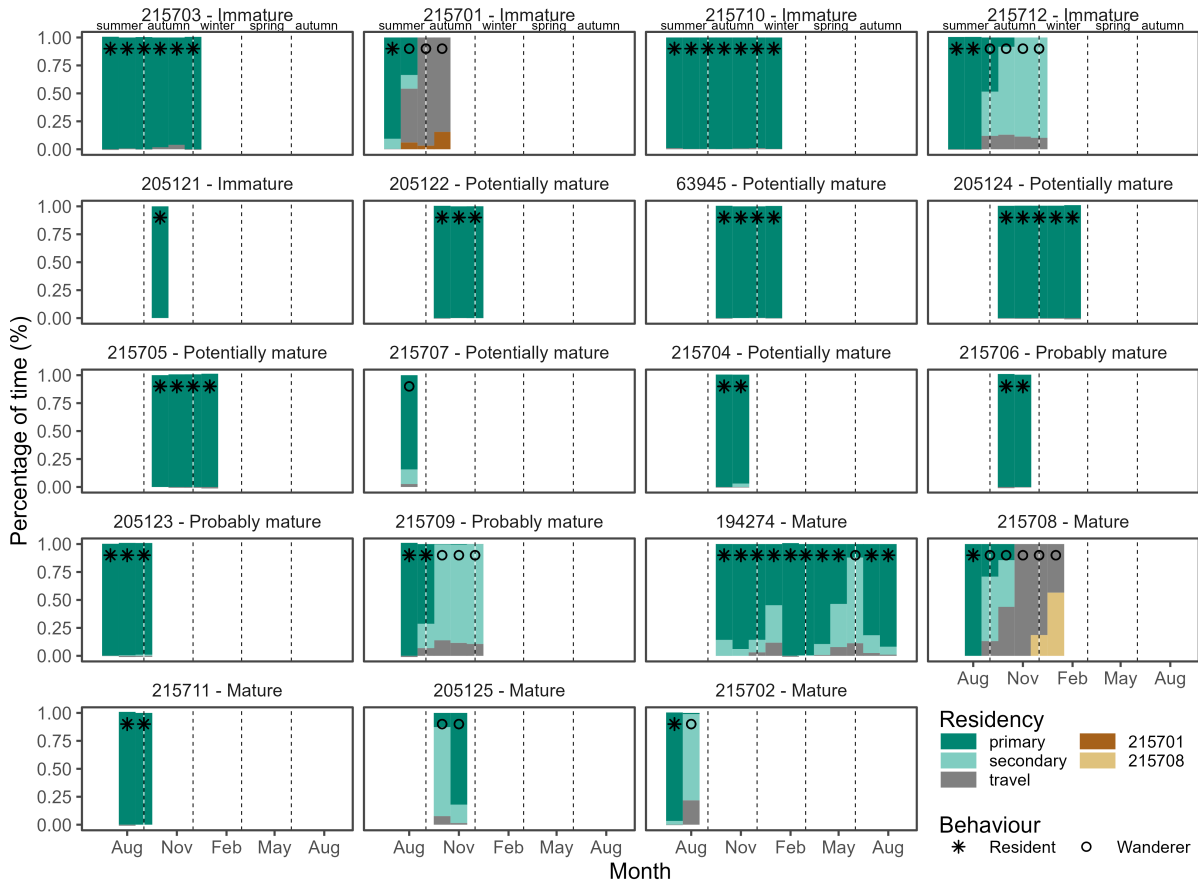


Figure 5.7: Monthly percentage of time spent in the residency areas or travelling by each tagged female porbeagle shark ordered by fork length, tag number and life stage are indicated above each plot. Primary and secondary residencies are major contiguous grounds frequented by tagged porbeagle sharks. 215701 and 215708 are patchy areas frequented by specific individuals and named according to tag number. Stars and open circle indicate strict association to primary residence and wandering behaviour between grounds, respectively. Seasonal delineation is set to facilitate reading and according to equinoxes and solstices in the Northern hemisphere.

The two female porbeagle sharks who performed the widest movements (#215701 and #215708), exhibited extended travelling period to reach offshore or northern residing grounds. Immature individuals were tracked between 1 and 7 months, mainly during summer-autumn. Two immature females moved out of the primary residence area, one (#215712) headed to secondary residence whilst the other one (#215701) undertook a wide range movement before coming back to the primary area during the last tracked month (figure 5.3).

Six potentially mature female sharks were tracked between 1 and 5 months, mainly during autumn-winter. These female porbeagle sharks were mostly resident in the primary residence area. One commuted with secondary residence (#215704) and one (#215707) wandered during one month but its tag popped-off in the middle of the English Channel. Probably mature

individuals were followed 2, 3 and 5 months, mostly in summer, autumn and summer-autumn. Individuals tracked only one season were resident in the primary residency during the whole deployment while the largest probably mature female porbeagle shark (215 cm) was resident during summer, commuted at the start of autumn, then dwelled in the secondary area during autumn-winter. The three biggest mature females were tailed during two months in summer and/or autumn and were either resident or wanderer commuting between areas. Two remaining mature female porbeagle sharks were tracked 1 year and 6 months and demonstrated variable movements. One was mostly resident and stayed in the primary area but commuted twice: between autumn and mid-winter and between spring and summer, and resided within secondary area around June. Another left primary residence area in autumn to dwell in the secondary residency, then travelled across Northeast Atlantic Ocean and stayed over the Atlantic ridge during winter before heading back to continental shelf.

#### 5.2.4 Discussion

Our results demonstrated an unexpected high level of residency in female porbeagle sharks tagged along the northern Brittany French coast during autumn-winter, providing evidence supporting the importance of the English Channel for this species. Individuals remained in the English Channel for a long period (several months) and commuted to the nearby Celtic Sea. A general pattern of two commuting periods was observed in mature female porbeagle sharks with movements towards the Celtic Sea during autumn-winter and late spring-early summer. Two individuals displayed the widest movement across all tracked individuals. However, most tagged female porbeagle sharks demonstrated a remarkably restricted range of movements over the deployment period supporting evidence of attachment to the English Channel.

Tracking studies are hampered by spatio-temporal biases related to tagging location and period, hence, deployment duration hence, residency areas and commuting may be biased accordingly (Harrison et al. 2018; Patterson et al. 2008). The unique location of this study inflated the tagging area towards the month following deployment and emphasised the influence of tracking duration on our results, with a temporal bias towards summer-autumn related to tagging period. However, stochastic block model reduced this bias by simultaneously taking into account spatial and temporal components at the individual level, which thus disentangled the influence of tagging period and location in the outputs. Therefore, the English Channel appeared as a major residency ground across all tagged porbeagles and tracking months from this study.

Female porbeagle sharks tagged in the English Channel demonstrated high association to the continental shelf across months, which is in line with short-term tracking studies on female porbeagle sharks from the Celtic Sea (Pade et al. 2009; Saunders et al. 2011). These studies described movement patterns of immature females across the continental shelf of the British Isles and its vicinity, from summer to winter months. In contrast, on the continental break of

the Bay of Biscay, Biais et al. (2017) tagged porbeagle sharks in summer that were mostly maturing and mature females, which performed wide range movements across the Northeast Atlantic Ocean during autumn-winter. These sharks did not appear to reside in the English Channel during the deployment but their movements were similar to those exhibited by the two vagrant female porbeagle sharks from our study.

Immature and potentially mature female porbeagle sharks exhibited strong residency behaviour associated to the English Channel and did not depict the seasonal movements towards offshore habitats in autumn-winter as observed in juvenile porbeagle sharks in the Northwest Atlantic Ocean (Skomal et al. 2021). These results support the hypothesis that most juvenile female porbeagle sharks move less extensively than their mature counterparts (Campana et al. 2010; Skomal et al. 2021). However, there is no clear limitation for extensive movements as one of them resided in the North of the British Isles before coming back to the Celtic Sea. The English Channel as a whole may not be a nursery area *sensu stricto* (Dahlgren et al. 2006; Heupel et al. 2007, 2019). However this area appeared as an important area for juvenile female porbeagle sharks and could be defined as such (Dahlgren et al. 2006; Yates et al. 2012). Like other shark species, young porbeagle sharks are likely to remain in nursery area for about 2 years with most nurseries being coastal or thought to be coastal in order to optimise prey-predation trade-off for youngs (Dahlgren et al. 2006; Haugen et al. 2022; Heupel et al. 2019). Thus, the English Channel, which is a narrow and shallow channel connecting the Northeast Atlantic Ocean and the North Sea, might encompass or be in close vicinity of nursery grounds for porbeagle sharks. This hypothesis is supported by previous catches of close to parturition females around the British Isles, the Channel Islands and the Celtic Sea shelf break in late spring-summer (Biais et al. 2017; Caunter 1961; Jung 2008).

Segregation by sex and size is widely reported for *L. nasus* based on fisheries data (Francis et al. 2008; Jung 2008; Mejuto et al. 2010). Accordingly, our tagging location seems to be frequented only by female porbeagle sharks, at least in summer (APECS, unpublished data). Nevertheless, size segregation did neither appear in our sampling nor in our results. Indeed, large female porbeagle sharks did not appear to segregate temporally or spatially from their younger counterparts in the English Channel and exhibited commuting behaviour between the Celtic Sea and the English Channel with stronger association towards the English Channel. These peregrinations occurred in autumn-winter, matching the estimated mating period for *L. nasus* in the North Atlantic (Gauld 1989; Jensen et al. 2002). The large female tracked for an entire year departed from the English Channel in May to reside on the Celtic Sea slope over June and came back to the English Channel afterwards with a timing in line with expected pupping period on a putative pupping ground (Biais et al. 2017; Jung 2008; Saunders et al. 2011). With a gestation estimated to last 8-9 months, this female would have been fecundated around September-October of the previous year, just after tagging. Since males are not observed at our tagging location but mature ones are present at least nearby in the Celtic Sea and around the British Isles (Cameron et al. 2019; Jung 2008; Pade et al. 2009)

mating event might have occurred during or around commuting. We hypothesize that the journeying of mature female porbeagle sharks back and forth over the continental shelf of the Celtic Sea might reflect spatial resources partitioning with females retreating in resting area where they feed and shelter from males and commuting for mating purposes, as observed in diverse taxa (Arnés-Urgellés et al. 2018; Hochkirch et al. 2007; Ringler et al. 2009). Sexual segregation is a common mechanism in adult elasmobranchs, thought to be used by females to reduce costs associated to male harassment (Magurran and Garcia 2000; Parker 2006; Pratt and Carrier 2001). In addition, site fidelity improves foraging success by reducing costs associated with searching for successful feeding areas and is likely observed in white shark, *Carcharodon carcharias*, oceanic whitetip shark, *Carcharhinus longimanus*, and tiger shark, *Galeocerdo cuvier* (Howey-Jordan et al. 2013; Jorgensen et al. 2009; Lea et al. 2015).

Eventually, the English Channel demonstrated to be a key area for the female *L. nasus* life cycle providing resting and foraging ground for mature and immature females near mating and pupping grounds. However, the comparison with movement patterns from individuals sampled at other locations raises remaining questions on *L. nasus* population dynamics in the Northeast Atlantic Ocean, as pointed out by Biais et al. (2017) who hypothesised that there might exist different spatially distinct groups of *L. nasus* exploiting different areas (Serre et al. [under revision](#)) which is supported by our results.

Further work with complementary method such as acoustic telemetry based on the European Tracking Network would be of great profit to understand long-term fidelity of female porbeagle sharks associated to the English Channel and potential contribution to population dynamics in the Northeast Atlantic Ocean.

## Acknowledgement

This work was supported by ISblue project, Interdisciplinary graduate school for the blue planet (ANR-17-EURE-0015) and co-funded by a grant from the French government under the program «Investissements d’Avenir» embedded in France 2030. We thank all the volunteers from APECS who made LAMNA project possible by contributing to the fieldwork. Thanks to Mathieu Le Bouter and his team of volunteer fishers who enable the sampling in good conditions. We also thank the municipality of Perros-Guirec and especially Quentin Le Hervé for their help in the fieldwork sessions organisation.



### 5.3 Conclusion

Les suivis télémétriques des individus confirment la fidélité aux eaux de la Manche et de la mer Celtique suggérée par les compositions isotopiques pour la plupart des femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo. La Manche semble être la résidence principale des individus suivis avec des déplacements ponctuels vers la mer Celtique (figure 5.8). Les femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo démontrent une faible mobilité comparée à celles équipées sur le talus du golfe de Gascogne par Biais *et al.* (2017) ou aux immatures de l'Atlantique nord-ouest (Skomal *et al.* 2021). Toutefois, ces mouvements paraissent corroborés par certains requins-taupes communs équipés dans les zones côtières de l'Irlande et de la mer Celtique (Pade *et al.* 2009 ; Saunders *et al.* 2011). Ainsi, les patrons de déplacements semblent fortement influencés par la zone de marquage (Aarts *et al.* 2008 ; Sequeira *et al.* 2019 ; Sippel *et al.* 2015).

Cependant, un schéma général de déplacements transparait chez les grandes femelles avec deux périodes de mouvement vers la mer Celtique et son talus, en automne-hiver et à la fin du printemps-début de l'été ce qui correspond aux périodes estimées d'accouplement et de parturition (Gauld 1989 ; Hennache et Jung 2010 ; Jensen *et al.* 2002). Étant donné que les mâles ne sont pas observés sur notre site de marquage mais que certains ont été recensés à proximité dans la mer Celtique et autour des îles britanniques (Cameron *et al.* 2019 ; Jung 2008 ; Pade *et al.* 2009), l'accouplement pourrait avoir eu lieu pendant ces déplacements. Les déplacements des requins-taupes communs femelles matures vers le plateau continental de la mer Celtique refléteraient un partage de l'espace avec les femelles. La ségrégation sexuelle est un trait courant chez les élasmobranches matures, cela permet aux femelles de réduire les dépenses énergétiques liées au harcèlement par les mâles (Magurran et Garcia 2000 ; Parker 2006 ; Pratt et Carrier 2001). De plus, la fidélité à un site améliore le succès de la prospection alimentaires en réduisant les coûts associés à la recherche de zones d'alimentation (Howey-Jordan *et al.* 2013 ; Jorgensen *et al.* 2009 ; Lea *et al.* 2015). Chez le requin saumon, proche parent phylogénétique du requin-taupe commun, les différences d'occupation de l'espace sont attribuées à des stratégies individuelles d'alimentation (Hulbert *et al.* 2005).

L'ensemble de ces résultats révèlent des dynamiques spatio-temporelles différentes avec une influence de la maturité et de la reproduction qui apparaît comme résultant de stratégies individuelles. L'existence de variations individuelles a été démontré chez le requin saumon (*Lamna ditropis*), le requin-hâ (*Galeorhinus galeus*), le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) entre autres (Chapman *et al.* 2015 ; Hulbert *et al.* 2005 ; McMillan *et al.* 2019).

En conclusion, la Manche apparaît comme une zone clé dans le cycle de vie des femelles de *L. nasus* en hébergeant des individus mature et immature, à proximité de zones d'accouplement et de parturition. Deux femelles mature et immature décrivent des comportements différents confirmant l'importance de la variabilité individuelle pour l'espèce.

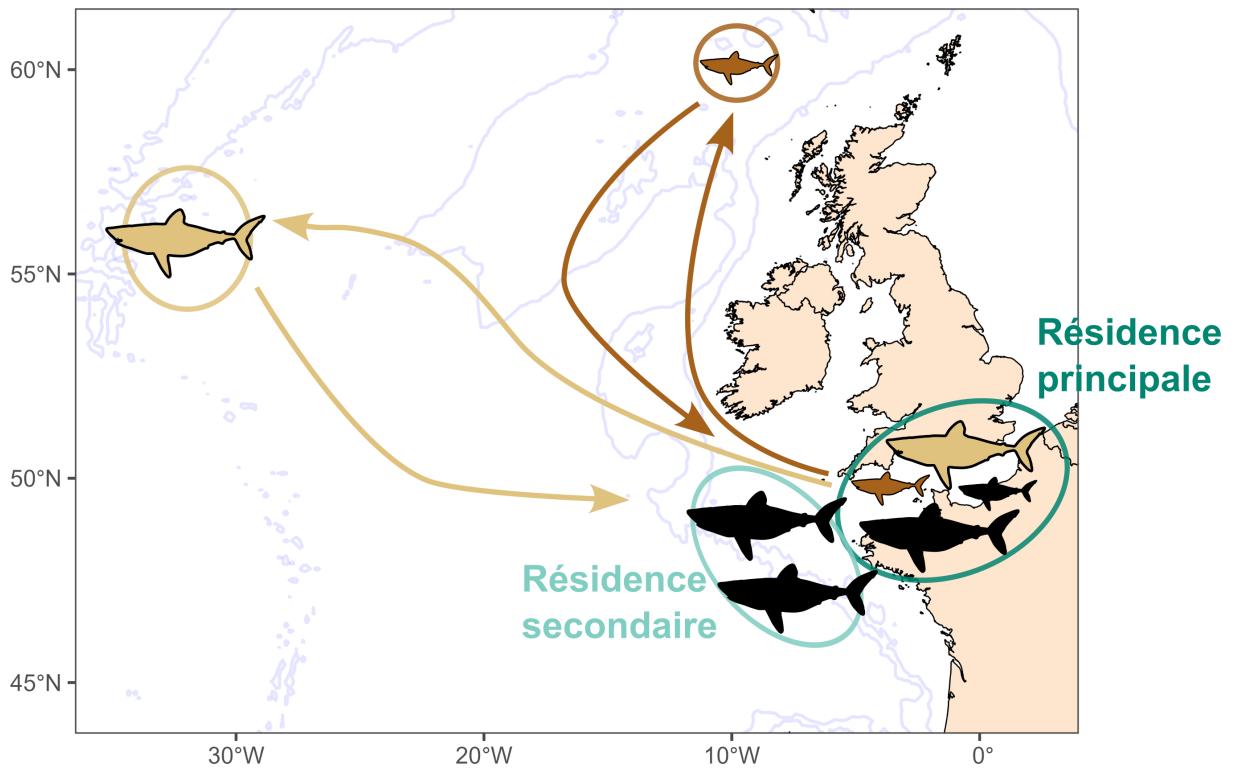


FIG. 5.8 : Résumé graphique des résidences des femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo.

Dans l'objectif de compléter la compréhension des dynamiques spatio-temporelles des femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo et le chevauchement avec les activités humaines en mer, le chapitre suivant s'attache à identifier les facteurs environnementaux liés aux usages de la dimension verticale de l'environnement marin, la colonne d'eau.



# Chapitre 6

## Comportements verticaux journaliers des femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo, entre prospection alimentaire et adaptation aux conditions environnementales

Observez bien le comportement de ces gens :  
Trouvez-le surprenant, même s'il n'est pas singulier  
Inexplicable, même s'il est ordinaire  
Incompréhensible, même s'il est la règle.

---

Bertold Brecht, *L'Exception et la règle* (1930)

### Sommaire

---

<b>6.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>96</b>
<b>6.2</b>	<b>Bathymetry drives vertical behaviour</b>	<b>97</b>
6.2.1	Introduction	98
6.2.2	Material and method	99
6.2.3	Results	104
6.2.4	Discussion	109
<b>6.3</b>	<b>Conclusion</b>	<b>112</b>

---

## 6.1 Introduction

Les femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo démontrent une résidence dans les eaux de la Manche sur le long terme avec quelques individus adoptant des stratégies individuelles d'occupation des habitats. Afin de comprendre les chevauchements entre le requin-taupe commun et les activités humaines en mer, il est nécessaire d'appréhender les dynamiques spatio-temporelles dans les trois dimensions de l'environnement marin (Andrzejaczek *et al.* 2022b ; Lee *et al.* 2017). Les femelles de requin-taupe commun équipées de balises ont fréquenté des environnements contrastés de la côte à la haute mer, de zones très productives à des zones plus hétérogènes (Longhurst 2007).

Les déplacements verticaux des requins sont principalement contraints par leurs capacités physiologiques mise évidence par des paramètres environnementaux tels que la température ou la concentration en oxygène dissous (Andrzejaczek *et al.* 2018 ; Arrowsmith *et al.* 2021 ; Elliott *et al.* 2022). En haute mer, le domaine mésopélagique (200-1000 m) est une source majeure de biomasse de poissons en haute mer (Irigoiien *et al.* 2014 ; Klevjer *et al.* 2016) dans laquelle de nombreux prédateurs pélagiques se sustentent (Andrzejaczek *et al.* 2022b ; Arostegui *et al.* 2022 ; Braun *et al.* 2022 ; Howey *et al.* 2016).

Les stratégies d'alimentation des espèces nécessitent de réaliser un compromis entre thermorégulation et prospection alimentaire (Andrzejaczek *et al.* 2018 ; Cartamil *et al.* 2010 ; Cartamil et Lowe 2004). Ainsi, les organismes mésopélagiques qui s'agrègent dans la couche de diffusion profonde sont un moteur important des comportements verticaux des espèces mobiles (Braun *et al.* 2022 ; Schaber *et al.* 2022 ; Spaet *et al.* 2017).

Ces organismes mésopélagiques migrent vers les profondeurs à l'aube et vers la surface au crépuscule, il s'agit d'un phénomène connu sous le nom de migration verticale journalière. Cette migration résulte d'un compromis entre la disponibilité en nourriture et l'évitement des prédateurs (Carey et Scharold 1990 ; Hays 2003). Cette migration verticale permet aux espèces thermiquement limitées de se nourrir de poissons mésopélagiques la nuit à une plus faible profondeur. En conséquence, le patron de migration verticale journalière se retrouve chez de nombreuses espèces dont les requins (Andrzejaczek *et al.* 2022b ; Cartamil *et al.* 2010 ; Coffey *et al.* 2020).

La profondeur de la couche dispersante profonde varie dans l'espace et dans le temps en fonction des caractéristiques océanographiques telles que les tourbillons, les méandres ou les fronts (Mahadevan 2016 ; McGillicuddy 2016). Donc, les conditions océanographiques influenceront le comportement de migration verticale des grands prédateurs (Block *et al.* 2001 ; Gaube *et al.* 2018 ; Madigan *et al.* 2021a), dont les requins-taupes communs (Andrzejaczek *et al.* 2022b ; Pade *et al.* 2009 ; Saunders *et al.* 2011).

Le requin-taupe commun présente un comportement de migration verticale journalière lorsqu'il se trouve au large et des mouvements verticaux variables dans les eaux côtières et les eaux du plateau (Andrzejaczek *et al.* 2022b ; Pade *et al.* 2009 ; Saunders *et al.* 2011). En outre,

les requins-taupes communs présentent des variations de comportement vertical en réponse aux conditions océanographiques, aux conditions météorologiques ou même à la lumière dans les différents habitats (Saunders *et al.* 2011 ; Wang *et al.* 2020).

Ainsi, les profils de profondeurs journaliers de 19 femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo ont été examinés afin d'identifier les facteurs environnementaux influençant les dynamiques verticales de l'espèce. Au regard des connaissances, les hypothèses de départ étaient :

- L'utilisation de la colonne d'eau varie entre le jour et la nuit.
- L'utilisation de la colonne d'eau varie entre le plateau continental et la haute mer.
- Le comportement vertical reflète la prospection alimentaire.
- Les patrons journaliers de mouvements verticaux reflètent une adaptation aux conditions environnementales.

## 6.2 Bathymetry drives vertical behaviour of female porbeagle sharks in relation with environmental conditions

Serre Sandrine<sup>1</sup>, Mourier Johann<sup>2</sup>, Authier Matthieu<sup>3</sup>, Celle Nastasia<sup>4</sup>, Schaal Gauthier<sup>1</sup>, Stephan Éric<sup>4</sup>, Le Loc'h François<sup>1</sup>

1. Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzané, France
2. MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Sète, France
3. Observatoire PELAGIS - UAR 3462, La Rochelle Université, 5 allée de l'Océan, 17 000 La Rochelle
4. Association Pour l'Etude et la Conservation des Sélaciens (APECS), 13 rue J-F Tartu, 29200 Brest, France

**Funding informations** French Ministry of Higher Education and Research; ANR-17-EURE-0015; Office Français de la Biodiversité (OFB); ISblue; Téria; Fondation Nature et Découvertes; Union des Conservateurs d'Aquariums; Océanopolis ACTS

## Abstract

The porbeagle shark (*Lamna nasus*) is an ubiquitous, highly mobile and long-living shark species. Porbeagle sharks are known to perform movements from the open sea offshore to continental shelves with fine-scale adaptation of their vertical behaviour. However, the drivers of the latter remain poorly known. The aim of this study was to understand drivers of depth use by female porbeagle sharks in the Northeast Atlantic Ocean through analysis of daily depth profiles recorded by 19 female porbeagle sharks tagged in the English Channel. Over the continental shelf, female porbeagle sharks used the whole water column, while they dived to the deep scattering layer in the open ocean. They depicted high variations in depth use during the day but exhibited two different patterns: diel vertical migration and no diel vertical migration. Diel vertical migration was closely related to open-ocean, anticyclonic weather conditions over the continental shelf and shelf waters below 55 m depth. All other conditions were related to absence of diel vertical migration. This study yields insights into environmental drivers of vertical habitat use of porbeagle shark and its fine-scale adaptive behaviour shedding light on potential inputs for management and conservation strategies.

*Keywords : depth profiles, North Atlantic Ocean, biologging, oceanography, diel vertical migration, continental shelf*

### 6.2.1 Introduction

Understanding the key drivers of spatial use by marine megafauna is crucial to unveil spatio-temporal dynamics driving overlaps in three-dimensional habitat use of species and human activities. Unveiling the dynamics of habitat use of mobile megafauna can deepen our ecological knowledge of inter- and intra-specific interactions as well as the connections between different ecosystems, both horizontally and vertically. Large predators such as pelagic sharks can connect marine ecosystems from the surface to the deep-sea in addition to localised or basin-wide horizontal movements (Andrzejaczek et al. 2022b; Schaber et al. 2022; Weng et al. 2007). Vertical displacements in sharks range from tens to thousands of meters (Jorgensen et al. 2012; Spaet et al. 2017; Weng et al. 2007) and are limited by species biological and physiological constraints such as thermal range and oxygen concentration (Andrzejaczek et al. 2018; Arrowsmith et al. 2021; Elliott et al. 2022). Nonetheless, the mesopelagic realm (200-1000 m), a major source of fish biomass across oceans, exhibits low temperatures (Irigoien et al. 2014; Klevjer et al. 2016), driving trade-offs between thermoregulation and foraging strategies in pelagic sharks. Mesopelagic organisms aggregating in the deep scattering layer are a major driver of vertical activities of mobile species (Braun et al. 2022; Schaber et al. 2022; Spaet et al. 2017). Mesopelagic organisms migrate to depth at sunrise and to surface at sunset, in a phenomenon known as diel vertical migration (DVM) in a trade-off between food availability and predator avoidance (Carey and Scharold 1990; Hays 2003). This DVM allows thermally limited species to forage on mesopelagic fishes at night at lower depth. Thus, DVM

is a common pattern found across several sharks species (Andrzejczek et al. 2022b; Cartamil et al. 2010; Coffey et al. 2020). As the deep scattering layer depth varies spatially in relation with oceanographic features such as eddies, meanders or fronts (Mahadevan 2016; McGillicuddy 2016), oceanographical conditions will influence DVM behaviour of large predators (Block et al. 2001; Gaube et al. 2018; Madigan et al. 2021a).

Porbeagle sharks (*Lamna nasus*, Bonnaterre 1788) are ubiquitous large predatory shark exploiting the epipelagic realm in temperate and cold waters of oceans (Biais et al. 2017; Campana and Joyce 2004; Skomal et al. 2021). They depict seasonal movements from surface layer over continental shelves and slopes in spring-summer to offshore deeper layer in winter (Biais et al. 2017; Pade et al. 2009; Saunders et al. 2011). *L. nasus* exhibits DVM behaviour when in deeper waters and variable vertical movements in coastal and shelf waters (Andrzejczek et al. 2022b; Pade et al. 2009; Saunders et al. 2011). In addition, porbeagle sharks display variations in vertical behavioural in response to oceanographical conditions, weather or even light across habitats (Saunders et al. 2011; Wang et al. 2020).

However, in a coastal area of the English Channel frequented by female porbeagle sharks, seasonal movements are limited, with few individuals migrating offshore while others remained on the continental shelf and its edges (Serre et al. [under revision](#)). These female porbeagle sharks were expected to depict clear DVM patterns in offshore areas and optimised vertical behaviour related to physical features, light and weather conditions when over the continental shelf.

The aims of this study were to investigate whether female porbeagle sharks (i) used the whole water column when on the continental shelf and dived to the deep scattering layer when in the open-ocean, (ii) performed a daily diel vertical migration when in open-ocean and (iii) adapted their daily behaviour to environmental conditions.

## 6.2.2 Material and method

### Tag deployment

The tagging area is a nearshore area along the French coast of Northern Brittany, around 48.84°N and 3.48°W and over 30 to 50 meters depth. Sharks were sampled by angling using circular barbless hooks in September 2018 (n = 1), September 2019 (n = 1), September 2020 (n = 2) and from June to September 2021 (n = 15) during the LAMNA project led by French NGO APECS, under permits 1044/2019 and 896/2021. Experimented anglers were on board of a 6.2 m motorboat with two rods in the water while drifting in the reported sightings area that was narrowed with successful catches. One line was near the bottom and the other in the water column with mackerel as bait, fishing tactic was supported by observations on echo sounder. After being caught, sharks were handled along the boat, where they were measured (straight fork length, in cm) and sexed. Female porbeagle sharks caught ranged from 140 to 230 cm (straight fork length, [tableau 6.1](#)) and were tagged with pop-up satellite archival transmitting



tags, hereafter called «PSATs» (MiniPAT, Wildlife Computers Inc.). Tags were coated with antifouling silicone paint (Propspeed™). Tags were double anchored in the dorsal musculature with the first anchor under the dorsal fin and the second one at the rear, in order to secure the tag along the body limiting the risk of rip-off. The anchors used were titanium anchors with stainless steel tethers from Wildlife Computers Inc, sleeved with heat-shrink tubing. All tags were either recovered or transmitted data through Argos satellites ([tableau 6.1](#)).

Table 6.1: Tag deployment information for 19 female porbeagle sharks, sorted by tagging date. FL: fork length. Realised sampling over deployment is provided in last column with expected sampling from initial tag setup indicated between brackets.

Tag	FL (cm)	Tagging date	Timing	Full days tracked	Archive data (Y/N)	Nb profiles	% profiles (expected)	Maximum depth (m)
63945	200	01/09/2018	On time	178	N	2	1% (100%)	52
194274	220	13/09/2019	On time	363	N	3	1% (31%)	132
205121	185	06/09/2020	Premature	72	Y	72	100% (51%)	124
205122	190	07/09/2020	Pin broke	127	N	13	10% (40%)	88
205123	210	25/06/2021	Premature	97	Y	97	100% (34%)	89
215701	157	26/06/2021	Constant depth	139	Y	139	100% (34%)	1008
215702	230	26/06/2021	Premature	70	N	23	32% (34%)	160
215703	140	27/06/2021	Constant depth	203	Y	203	100% (34%)	178
215710	165	27/06/2021	Pin broke	244	N	1	1% (33%)	44
215712	181	27/06/2021	Floating	189	N	32	17% (34%)	208
215711	225	09/07/2021	Premature	81	N	23	28% (51%)	74
215708	220	10/07/2021	Premature	223	N	22	10% (50%)	936
215709	215	10/07/2021	Floating	198	Y	198	100% (50%)	976
215707	200	11/07/2021	Unknown	69	Y	69	100% (51%)	112
205124	200	11/09/2021	Pin broke	191	Y	191	100% (51%)	88
205125	229	11/09/2021	Floating	93	Y	93	100% (51%)	95
215704	205	11/09/2021	Premature	100	N	26	26% (50%)	95
215706	208	11/09/2021	Premature	87	Y	87	100% (51%)	81
215705	200	12/09/2021	Pin broke	148	Y	148	100% (50%)	180

## Datasets

Each tag recorded light intensity, depth, and temperature at 5-s intervals and archived the data in memory until tag release. Tags were programmed to detach after periods ranging from 180 to 365 days and to provide depth time series at 600 s interval with a subsampling ranging from 30 to 50 % of deployment time. For tags that were subsequently recovered, high-resolution archival data were downloaded from the tag and daily profiles were reconstructed over whole deployment. Days with constant 0 m depth over 3 hours or regular oscillations related to tides were discarded. In addition, profiles were trimmed to days without gap in records. Depth values above 0 m were converted into 0 values.

Light-level, sea surface temperature and depth data were processed with Wildlife Computer's proprietary software Global Position Estimator version 3 (GPE3). This software estimated most probable locations over the deployments using a state-space model with user-defined animal speed parameter. Speed parameter was set to  $1.5\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  in line with cruising speed observed in similar endothermic species (Waller et al. 2023). Afterwards, resulting estimated locations were cleaned using a speed filter to remove those appearing unlikely. Speed filter was set to  $2.5\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  since 99% of calculated speeds between two consecutive locations were found to be lower than  $2\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Light levels from GPE3 provided estimations of daily daylight length referred as «day length» hereafter. Seabed depth at each location was obtained from General Bathymetric Chart of the Ocean (GEBCO Bathymetric Compilation Group, 2023) with a spatial resolution of 15 arc-seconds and daily maximum depth was kept.

For each available location, daily environmental data were collected to describe vertical structure of water column. Variables were selected based on those shown to be important for porbeagle sharks such as temperature and depth (Campana and Joyce 2004; Skomal et al. 2021; Wang et al. 2020): sea surface temperature (SST) and mixed layer depth (MLD), a proxy for water column stratification. Physical environmental variables that may affect kinetics and energetic expenditures (Maia et al. 2012; Standen and Lauder 2007; Watanabe et al. 2019) were selected: surface current velocity, mean sea level pressure (MSL) and sea level anomaly (SLA), two proxies for atmospheric conditions at sea surface. Additionally, porbeagle sharks are expected to hunt based on vision and to adapt foraging behaviour with light availability (Lisney et al. 2012; Lisney and Collin 2007; Strong 1996). Consequently, low cloud coverage (LCC), which dampens solar illumination and may alter or modify visual cues was collected as well as lunar illumination ranging from 0 (new moon) to 1 (full moon). SST, LCC and MSL were retrieved from ECMWF Reanalysis of global climate and weather (Hersbach et al. 2018) with a spatial resolution of  $1/4^\circ$ . MLD and surface current velocity were retrieved from Global Ocean Physics Reanalysis (Copernicus Marine Service 2016) with a spatial resolution of  $1/12^\circ$ . Lunar illumination was obtained from *lunar* R package. For each aforementioned variable, daily mean was computed. All those variables are referred as environmental variables in this study.

### Analysis

In order to test the relation between recorded daily maximum depth by porbeagle sharks and seabed depth, based on visual inspection of data, a segmental linear regression or 'broken stick' analysis was carried out. This model included a slope, one intercept, a constant and a break point value:

$$y = \begin{cases} ax + b, & \text{for } x < \text{Depth}_{lim} \\ k, & \text{for } x \geq \text{Depth}_{lim} \end{cases}$$

where  $y$  is the daily maximum depth recorded,  $x$  is the seabed depth,  $\text{Depth}_{lim}$  is the depth threshold at which sharks will no longer reach the seabed,  $a$  is slope parameter,  $b$  is intercept and  $k$  is a constant. Model parameters were estimated with Bayesian inference (Lindeløv 2020) and convergence was estimated by inspecting trace plots and parameters stationarity (Conn et al. 2018) (figure 6.1). Modelled values are provided with associated 95% confidence interval ( $CI_{95\%}$ ).

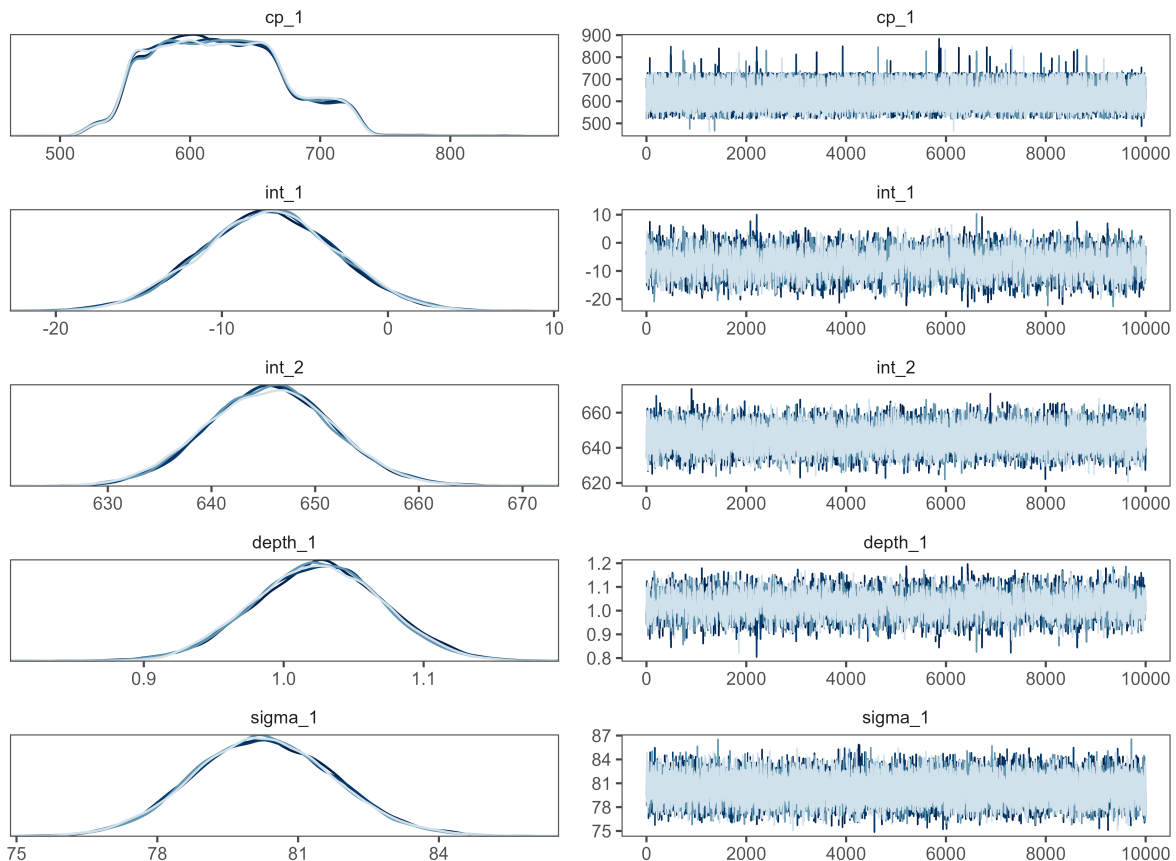


Figure 6.1: Posterior distribution and trace plots of change point (cp\_1), intercept before change point (int\_1), constant after change point (int\_2), slope before change point (depth\_1) and variance (sigma\_1) using uninformative priors for 10000 iterations ran in parallel over 4 Monte Carlo Markov Chains.

To compare daily depth profiles regardless of the minimum and maximum depths, they were rescaled between 0 (surface) and 1 (maximum depth) allowing comparison across individuals and days. Depth profiles were compared using dynamic time warping (Aghabozorgi et al. 2015), which is an algorithm for measuring similarity between two time series with flexible time distortion. Distance between time series was computed pairwise under time constraint (Sakoe and Chiba 1978; Sardá-Espinosa 2023). The time constraint window was limited to a maximum shift of 1.5-hour based on visual inspection of prior trials. The 3-hours window allowed identification of daily global patterns while embracing variability observed amongst profiles. After evaluation of Silhouette scores for partitions ranging from 2 to 10 (see Figure SII), two classes were identified. Each class was prototyped using dynamic time warping barycentre averaging, producing a time series prototype averaging all members of each class (Petitjean et al. 2011).

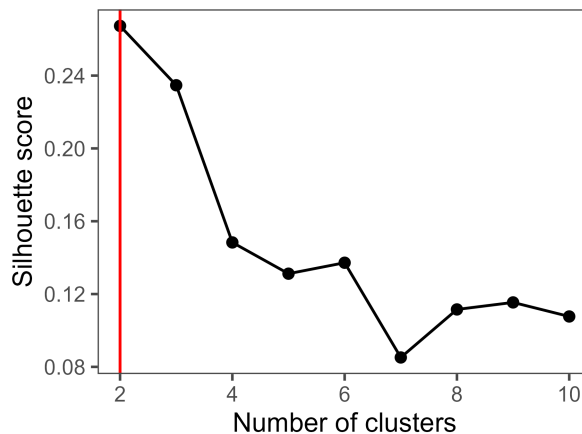


Figure 6.2: Silhouette scores according to number of partitions in 1143 normalised daily depth profiles of 19 female porbeagle sharks. Red line represents the number of partitions (2) selected in this study.

A random forest classification was conducted with environmental variables as predictors and daily behaviour as classes (Breiman et al. 1984; Krzywinski and Altman 2017). Machine learning algorithm was trained with 75% of randomly selected days from dataset and internally tested with 25% remaining. The optimal model was selected based on the highest accuracy (80%) for a tuning parameter of two variables randomly sampled as candidates at each split based on 500 trees constructed. Variables' importance was extracted and when above 25%, the corresponding variables were retained to ensure the stability of the classification tree analysis (figure 6.3). A classification tree algorithm was used to identify discriminant environmental variables and their associated values conditioning cluster attribution (Therneau and Atkinson 2022). Days with profiles and environmental data were randomly split into training dataset (75% of the whole dataset) and remaining 25% were used to internally evaluate results.

All analysis were conducted under R version 4.2.3 (R Core Team, 2023).

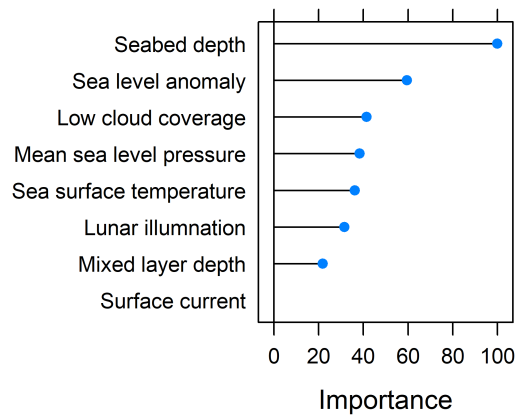


Figure 6.3: Environmental variable importance in classification random forest analysis for 2 classes over 1419 daily profiles of 19 female porbeagle sharks.

### 6.2.3 Results

A total of 1442 daily depth profiles were analysed for 19 female porbeagle sharks with deployments ranging from 2 months to a year (tableau 6.1). Profiles were unequally collected through deployments with 1 to 32% daily profiles transmitted through Argos while expected sampling was between 31 and 51%.

One tag was expected to sample 100% of deployment days, however this setup was over the amount of feasible Argos messages. Fortunately, archival data from recovered tags provided 100% of profiles over deployment periods. Daily locations associated to collected profiles covered a wide range area of the Northeast Atlantic Ocean with locations in the open ocean but mainly on the continental shelf of the Celtic Sea and the English Channel and along the continental slope (figure 6.4).

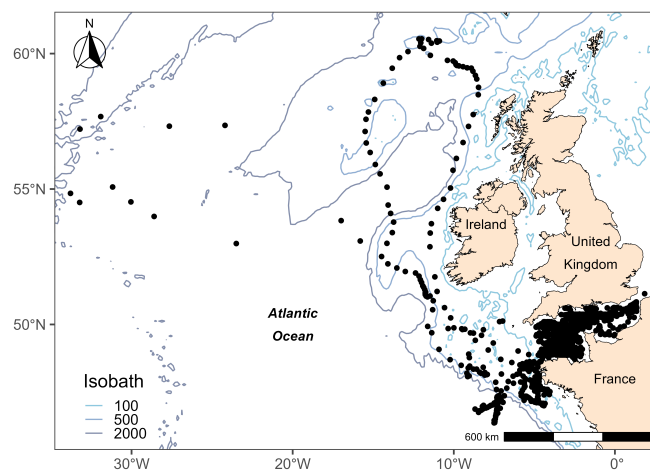


Figure 6.4: Daily averaged locations (black dots) of 1442 depth profiles for 19 female porbeagle sharks.

The broken stick model indicated that a seabed threshold of 623 m ( $CI_{95\%}: [550; 725]$  m) was a breaking point. In waters shallower than this threshold, maximum daily depth was linearly related to seabed depth with a slope of 1 ( $CI_{95\%}: [0.9; 1.1]$ ) and intercept of -7 m ( $CI_{95\%}: [-15; 1]$  m) (figure 6.5A). When seabed was deeper than 624 m, porbeagle sharks exhibited maximum daily depth centred on 646 m ( $CI_{95\%}: [634, 658]$  m) and no longer related to seabed depth variations. Minimum depths recorded were mostly in the surface layer (0-10 m) (figure 6.5B). However, when maximum depth was around 250 and 750 m, some sharks did not return to the surface layer during the 24 hours.

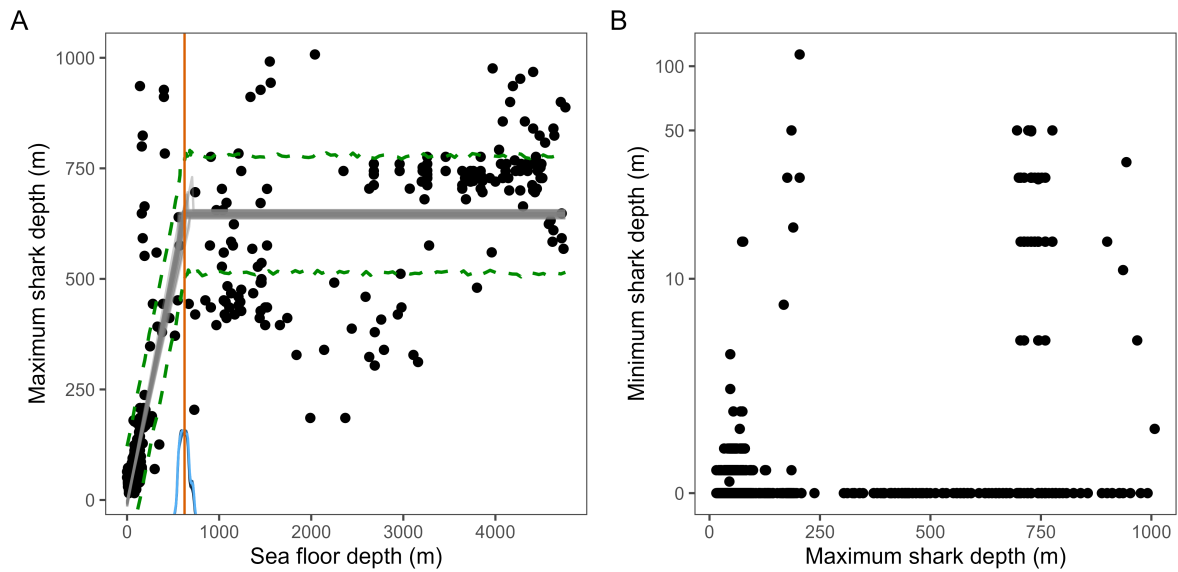


Figure 6.5: Relationships between seabed depth and daily maximum depth recorded (A) and between daily maximum and minimum depths (B) for 1442 daily depth profiles of 19 female porbeagle sharks. A: Vertical orange line indicates the mean value of changing point and its modelled distribution is drawn at the bottom (light blue); green dashed lines indicate confidence interval [0.05, 0.95] and grey lines are 5000 fitted regressions. B: Minimum shark depth is on log scale.

When standardising daily profiles, two groups were identified from pooled individuals (figure 6.6). First, both clusters exhibited high variations of depth represented by oscillations up to  $\frac{3}{4}$  of daily depth range, from 0 to 0.75. Regularity of oscillations was driven by barycentre averaging in both space and time with real ascents and descents randomly occurring within 3-hours and covering various depth ranges (figure 6.7).

The first group, accounting for 40% of recovered profiles, was characterised by a marked diel vertical migration (DVM) and no return to upper layer during daytime. Sharks spent these days mostly in the first quarter of their depth range ( $\leq 0.25$ ) during night and in the third quarter ( $\geq 0.75$ ) during the day. On average, DVM seemed to be composed of slow descent during the morning and faster ascent in the evening. The second group, accounting for 60% of profiles, was characterised by no apparent feature of diel vertical migration (neutral) and sharks remained mostly in the first quarter of their depth range ( $\leq 0.25$ ) with vertical movements between the upper layer and the third quarter of the range ( $\geq 0.75$ ).

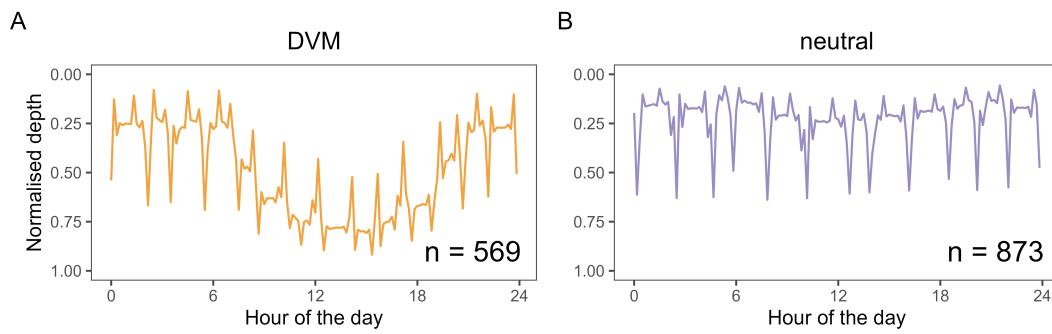


Figure 6.6: Prototypes of 10-min normalised depth profiles for each behaviour identified over 1442 daily profiles of 19 female porbeagle sharks. DVM: diel vertical migration (A, orange) and neutral: no diel vertical migration (B, violet).

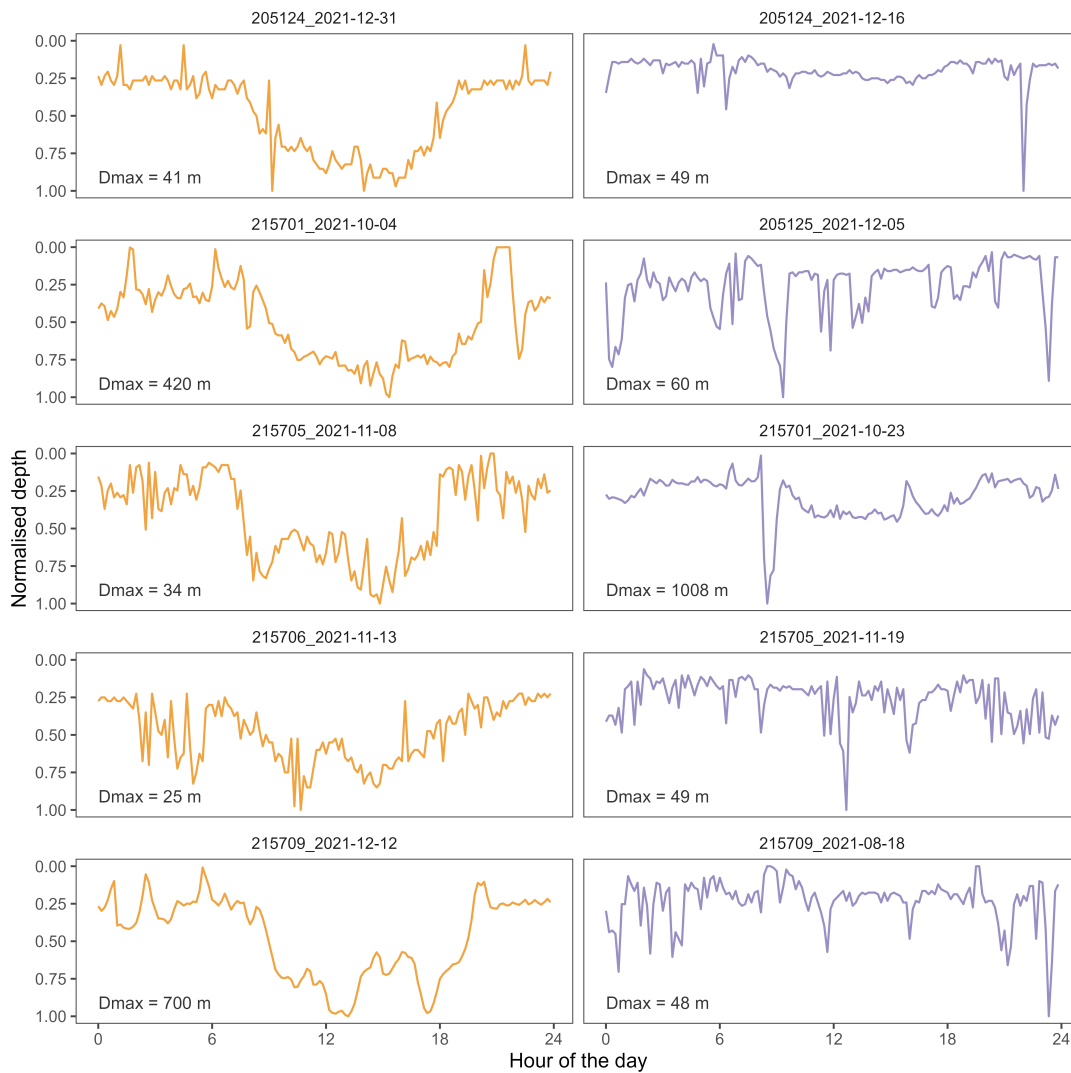


Figure 6.7: Samples of normalised depth profiles from female porbeagle sharks to illustrate daily behaviours: DVM (orange, left plots) and neutral (violet, right plots). Plots' titles refer to tag id and date. Maximum depths recorded ( $D_{max}$ ) are indicated at the bottom of each plot.

Table 6.2: Values range and mean  $\pm$  standard deviation (SD) for each environmental variable for DVM and neutral daily depth profiles.

	DVM		Neutral		DVM + Neutral	
	Range	Mean $\pm$ SD	Range	Mean $\pm$ SD	Range	Mean $\pm$ SD
Seabed depth (m)	[10,4760]	943 $\pm$ 1506	[0,2040]	84 $\pm$ 157	[0,4760]	423 $\pm$ 1042
Low cloud coverage (Lunar illumination (Mixed layer depth (m)	[10,140]	36 $\pm$ 26	[10,150]	29 $\pm$ 23	[10,150]	32 $\pm$ 24
Sea level pressure (hPa)	[984,1039]	1017 $\pm$ 10	[982,1041]	1017 $\pm$ 10	[982,1041]	1017 $\pm$ 10
Sea surface temperature ( $^{\circ}$ C)	[7.0,19.0]	15.3 $\pm$ 2.3	[9.0,19.0]	14.7 $\pm$ 2.6	[7.0,19.0]	14.9 $\pm$ 2.5
Surface current (m.s-1)	[0.0,0.5]	0.1 $\pm$ 0.1	[0.0,0.7]	0.1 $\pm$ 0.1	[0.0,0.7]	0.1 $\pm$ 0.1
Sea level anomaly (m)	[-0.56,-0.13]	-0.34 $\pm$ 0.06	[-0.57,-0.04]	-0.33 $\pm$ 0.06	[-0.57,-0.04]	-0.34 $\pm$ 0.06



Environmental variables were collected for 1419 profiles and locations (tableau 6.2). Variables ranges and means encountered by porbeagle sharks were similar across daily behaviours.

Classification tree algorithm was evaluated at 73% accuracy with  $CI_{95\%}$ : [68; 78] % that was significantly different from «blind guess» (Exact one-sided Binomial test,  $p \ll 0.01$ ). Seabed depth was the major feature driving a shift towards DVM behaviour when the depth was greater than 125 m, off the continental shelf (figure 6.8). On the continental shelf, porbeagle sharks tended to exhibit DVM behaviour when SLA was above or equal to -0.33 m, SST above or equal to 14°C and pressure at sea level above or equal to 1027 hPa. This behaviour was also dominant when sharks were on the continental shelf at depths greater than 50 m with average or cyclonic atmospheric conditions during any lunar phase except new moon. All other associations of weather and ocean conditions encountered by the 19 female porbeagles were associated to neutral behaviour.

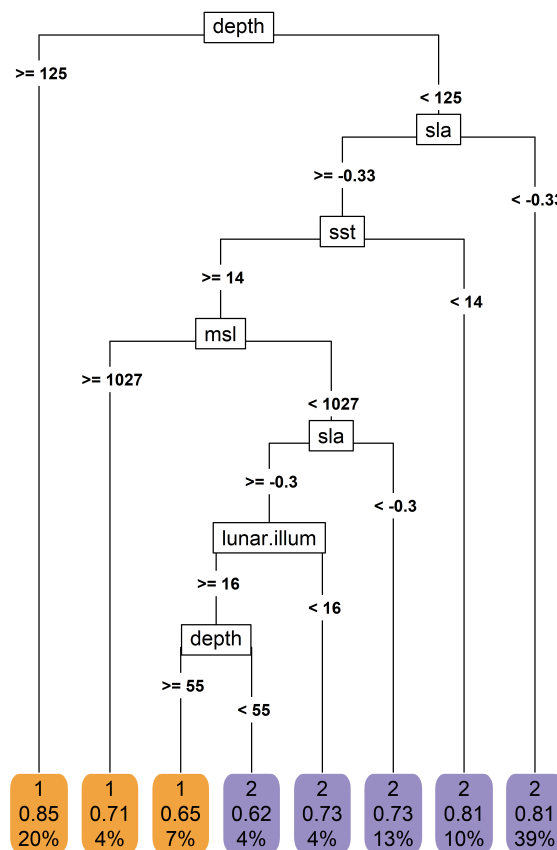


Figure 6.8: Decision tree for daily behaviour attribution based on 1041 profiles from 19 female porbeagle sharks. Leaves are coloured by behaviour (1 - orange: DVM, 2 - violet: neutral) and provide cluster id, accuracy and percentage of daily profiles associated. Splitting variables are depth, sea level anomaly (sla), sea surface temperature (sst), mean sea level pressure and lunar illumination (lunar.illum), with cutting values indicated along tree branches.

## 6.2.4 Discussion

Female porbeagle sharks were tracked from coastal area to open-ocean across seasons and exhibited consistent daily vertical behaviours across the three dimensions of ocean: diel vertical migration and no diel vertical migration, a behaviour we called «neutral». Seabed depth was the major driver of vertical use of the water column by *L. nasus*, followed by seasonal variations related to weather conditions, sea surface temperature and moon light. Moreover, consistency of vertical behaviour across space and time for 19 female porbeagle sharks suggested that our findings might reflect generalizable behaviour for female *L. nasus* at least in this region.

The major limitations in tracking studies are sampling size and track duration. In the present study, deployment period covered all seasons except spring. Indeed, tag deployment was carried out during summer in a coastal area and durations did not last the expected year for various technical and natural reasons with some remaining unelucidated. Nevertheless, seasons are defined by different environmental conditions and tagged female porbeagle sharks encountered various oceanic habitats from coastal to offshore areas with majority of samples recorded on the continental shelf of the Northeast Atlantic Ocean.

Variations in maximum daily depth across individuals were closely related to wide use of water column in coastal, continental and shelf areas from surface to seabed or deep scattering layer in offshore areas. Few profiles had daily maximum deeper than the seabed and occurred on the continental shelf, reflecting either dives further in the open ocean during the 24 hours or geolocation uncertainty (Gatti et al. 2021). They are likely to reflect glitches in collating data with different spatio-temporal resolutions. Moreover, maximum daily depth (~650 m) reached in the open-ocean was in line with existing deep scattering layer, a major oceanic feature structuring the water column and associated biomes, including vast amount of fish biomass (Braun et al. 2022; Hays 2003; Irigoien et al. 2014). In the Northeast Atlantic Ocean, the deep scattering is composed of a stationary layer located between 400-1000 m and a migrating layer confounded with the stationary layer during the day and shallower than 200 m at night (Fennell and Rose 2015; Schaber et al. 2022). Most pelagic shark species exhibit deep-diving behaviour which is likely related to foraging, often within and below deep scattering layer, *L. nasus* is no exception (Andrzejaczek et al. 2019; Cartamil et al. 2010; Saunders et al. 2011). In addition, patrolling the water column from surface to deep scattering layer while offshore and from surface to seabed over the shelf is in accordance with studies on stomach contents. Stomach contents indicated medium-size pelagic teleosts and cephalopods in porbeagle sharks caught offshore whereas demersal fishes dominated diet when sharks moved in shallower waters (Belleggia et al. 2021; Joyce et al. 2002; Stevens 1973).

Comparing vertical behaviour of sharks across marine environments is challenging due to high variability in diving depths. Moreover, there is no straightforward analysis that will not be hampered by maximum depth recorded and likely related to bathymetry from tagging location (Andrzejaczek et al. 2022b). Rescaling the daily depth range from 0 to 1 allowed cross-

comparison between different marine regions, such as shelf or open ocean, and consequently across individuals independently from location. Oscillations were a marking result providing insights into swimming depth variability across individuals. Oscillations occurred randomly across time, space and individuals without distinguishable pattern. This behaviour might be related to bathymetric variations but their amplitude from depth to surface were more likely to be linked to behavioural strategy. Indeed, porbeagle sharks are negatively buoyant (Bone and Roberts 1969; Weihs 1973) and oscillations within water column are foraging strategy exhibited by pelagic species to limit energetic expenditures when maximising prey encounter rate (Gleiss et al. 2011; O'Brien et al. 1990; Sepulveda et al. 2004). Oscillations may also provide environmental cues needed for porbeagle to orientate during their movements like calibration at surface of celestial cues during twilight or at bottom of earth electromagnetic field (Klimley 1993; Lohmann et al. 2008; Weng et al. 2007). In return, *L. nasus* might be prone to be found at various depths from seabed to surface on continental shelf areas where fishing pressure is the highest (McCauley et al. 2015; Tickler et al. 2018).

Two daily averaged vertical behavioural shapes (i.e. DVM and no DVM) were evident in our study. These behavioural strategies results were in line with previous studies across elasmobranchs that depicted DVM as common behaviour in open ocean adapted to deep scattering layer vertical movements (Andrzejczek et al. 2022b; Cartamil et al. 2010; Sims et al. 2005). Accordingly, bathymetry was a major feature driving daily behaviour with DVM frequently encountered from offshore (depth  $\geq 125$  m) to continental shelf, with neutral behaviour remaining the most encountered behaviour across waters shallower than 55 m.

Nevertheless, weather and oceanic conditions were identified as environmental drivers influencing daily pattern when sharks were on the continental shelf. In fact, Northeast Atlantic Ocean is a cyclonic eddies field characterised by low sea level anomalies between 0 and -0.5 m (Jayne 2006; Sutton et al. 2017), and all weather conditions occur over the year from anticyclone to low-pressure weather conditions (Latif et al. 2000; Murphy and Washington 2001). Thus, tagged porbeagle sharks encountered the range of environmental conditions likely to occur in the Northeast Atlantic Ocean across seasons (Longhurst 2007) but demonstrated solely two distinct daily behaviours. On one hand, DVM was the main behaviour over the continental shelf in the outskirts of cyclonic eddies when surface layer is temperate during anticyclone weather conditions. Altogether, DVM could represent a behavioural adaptation of foraging tactics related to conditions likely associated to productive areas with higher prey densities or to areas with more light penetrating the water columns (Gaube et al. 2018; Mahadevan 2016; McGillicuddy 2016). Indeed, porbeagle sharks are considered as potential visual hunters like their phylogenetic relatives (Lisney et al. 2012; Lisney and Collin 2007; Strong 1996), therefore swimming in the depths might favour lurking behaviour to catch preys (Goldman and Anderson 1999); the latter being potentially lured by white spots on dark grey background of *L. nasus* (Myrberg Jr. 1990), especially during good weather conditions. On the other hand, DVM was the main behaviour over the continental shelf during correct to bad weather conditions when

the waters were not shallow. This might reflect an adaptation to harsher conditions affecting energetics expenditure when swimming deeper will limit mechanical constraints (Lauder and Di Santo 2015; Lawson et al. 2019; Watanabe et al. 2019). Those changes in vertical behaviour revealed constant adaptation to environmental conditions and foraging tactics. Accordingly, Wang et al. (2020) depicted consistent behaviour of tagged female porbeagle shark in relation to oceanographic conditions reflecting a vertical behaviour tuned to seek for optimal thermal conditions and foraging grounds.

Last, our study addressed abiotic parameters driving daily vertical behaviours of females that could be used to improve species distribution modelling (Brodie et al. 2018). However, this study only investigated the behaviours of female porbeagle sharks and further work is required to uncover abiotic drivers of male behaviours (Andrzejaczek et al. 2022a; Stehfest et al. 2014). Moreover, further research should be carried out to integrate biotic information such as prey availability, competition for resources and inter-individual interaction such as reproduction or parturition.

### **Acknowledgement**

This work was supported by ISblue project, Interdisciplinary graduate school for the blue planet (ANR-17-EURE-0015) and co-funded by a grant from the French government under the program «Investissements d’Avenir» embedded in France 2030. We thank all the volunteers from APECS who made LAMNA project possible by contributing to the fieldwork. Thanks to Mathieu Le Bouter and his team of volunteer fishers who enable the sampling in good conditions. We also thank the municipality of Perros-Guirec and especially Quentin Le Hervé for their help in the fieldwork sessions organisation. We thank Jérémy Collins and Kévin Balem for their technical support and assistance on datarmor super calculator and Copernicus datasets.

### 6.3 Conclusion

Les femelles de requin-taupe commun du Trégor-Goëlo ont été suivies de la côte à la haute mer au fil des saisons. Les variations quotidiennes de profondeur maximale atteinte par les femelles étaient étroitement liées à la bathymétrie. Les femelles de requin-taupe commun ont exploité la colonne d'eau de la surface au fond en Manche et en mer Celtique et de la surface à la couche dispersante profonde dans l'Atlantique nord-ouest (Fennell et Rose 2015 ; Schaber *et al.* 2022). Ces résultats sont en accord avec les études de contenus stomacaux de requin-taupe commun : au large, le requin-taupe commun s'alimente de téléostéens et céphalopodes pélagiques et, sur le plateau continental, essentiellement de poissons démersaux (Belleggia *et al.* 2021 ; Joyce *et al.* 2002 ; Stevens 1973).

La standardisation des profils quotidiens des individus a permis une comparaison des comportements verticaux entre les femelles de requin-taupe commun indépendamment de leur localisation. Deux comportements ont été identifiés : un comportement de migration verticale journalière et un comportement exempt de migration verticale, appelé « comportement neutre ». Toutefois, ces deux comportements généraux étaient accompagnés d'oscillations permanentes de durée et de profondeur variable en fonction du comportement. Ces oscillations démontrent la variation permanente de la profondeur de nage entre les individus et reflètent probablement une stratégie comportementale. Les requins ont une flottabilité négative (Bone et Roberts 1969 ; Weihs 1973). Ainsi, les oscillations permettent de maximiser la prospection alimentaire en minimisant les dépenses par une alternance de glisse et de nage (Gleiss *et al.* 2011 ; O'Brien *et al.* 1990 ; Sepulveda *et al.* 2004). Les oscillations peuvent également fournir des indices environnementaux nécessaires à l'orientation du requin-taupe commun lors de ses déplacements, tels que la position de astres ou le champ électromagnétique terrestre (Klimley 1993 ; Lohmann *et al.* 2008 ; Weng *et al.* 2007).

Les comportements de migration verticale journalière étaient clairement des mouvements caractéristiques de la haute mer, ils dominaient lorsque la bathymétrie était supérieure à 125 m. Le comportement neutre était prépondérant dans le domaine continental, bien que des migrations verticales journalières soient observées. Ces dernières se produisaient sur le plateau continental dans des conditions météorologiques et océanographiques qui ont été identifiées. Les comportements de migration verticale journalière sont prépondérants en condition anticyclonique (température de surface  $\geq 14^{\circ}\text{C}$ , pression atmosphérique  $\geq 1027$  hPa) ainsi qu'en condition cyclonique lorsque le fond est au-delà de 55 m et la température de surface de l'eau supérieure à  $14^{\circ}\text{C}$ . Ces comportements sont probablement une adaptation comportementale aux conditions environnementales afin d'optimiser la prospection alimentaire que ce soit par le déplacements vers des zones avec des densités de proies plus élevées ou des zones leur permettant de prospecter à vue (Gaube *et al.* 2018 ; Mahadevan 2016 ; McGillicuddy 2016). En effet, les requins-taupes communs sont considérés comme performants en chasse à vue et la nage en profondeur leur permettrait de se mettre à l'affût (Goldman et Anderson 1999 ;

Lisney *et al.* 2012 ; Lisney et Collin 2007 ; Strong 1996).

Le comportement de migration verticale était aussi le comportement principal sur le plateau continental lorsque les conditions météorologiques étaient correctes à mauvaises dans des profondeurs supérieures à 55 m. Cela pourrait refléter une adaptation ponctuelle à des conditions plus difficiles affectant les dépenses énergétiques à proximité de la surface et une nage en profondeur moins contrainte mécaniquement (Lauder et Di Santo 2015 ; Lawson *et al.* 2019 ; Watanabe et Papastamatiou 2023). De façon générale, les changements de comportement vertical révèlent une adaptation constante aux conditions environnementales comme observé lors d'un ouragan par Wang *et al.* (2020)

Si les paramètres abiotiques et les comportements verticaux sont liés, il n'en reste pas moins que *L. nasus* est susceptible de se trouver dans l'ensemble de la colonne d'eau quel que soit le moment de la journée ou de la nuit sur le plateau continental. Ceci expose le requin-taupe commun aux activités anthropiques dans une zone où la pression de pêche est la plus élevée (McCauley *et al.* 2015 ; Tickler *et al.* 2018).

Les résultats de ce dernier chapitre ouvrent de nombreuses perspectives qui sont discuté dans le chapitre suivant.

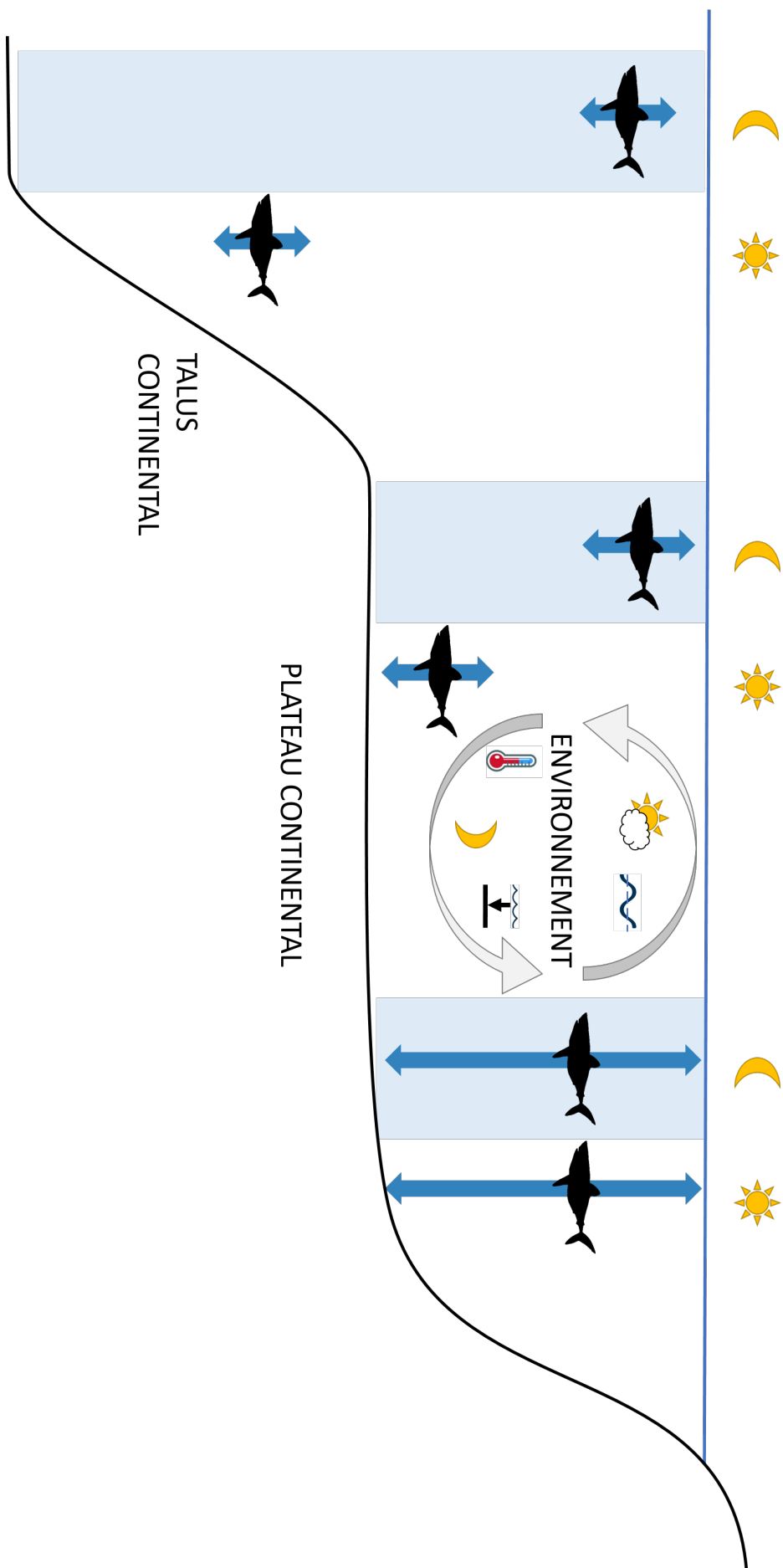


FIG. 6.9 : Résumé graphique des comportements verticaux journaliers des femelles de requin-taube commun du Trégor-Goëlo.

# Chapitre 7

## Discussion et perspectives

Qui veut voyager loin ménage sa monture

---

Jean Racine, *Les Plaideurs* (1668)

### Sommaire

---

<b>7.1 Discussion</b>	<b>116</b>
7.1.1 Les biais de l'échantillonnage	116
7.1.2 Les eaux épi-continentales de la Manche, une zone d'alimentation	117
7.1.3 Les eaux épi-continentales de la Manche, une zone de résidence indépendante du cycle de reproduction	118
7.1.4 Les eaux épi-continentales de la Manche, une habitat pour l'ensemble des stades de vie des femelles	119
<b>7.2 Perspectives</b>	<b>121</b>
7.2.1 Les femelles de requin-taupe commun de la Manche	121
7.2.2 Les zones d'accouplement et de nourriceries des requins-taupes communs	122
7.2.3 L'écologie et la biologie du requin-taupe commun de l'Atlantique nord-est	123
7.2.4 Les scénarios d'évolution climatique et de changements des activités humaines en mer	124

---



Ce sujet de recherche s'inscrit dans une optique d'amélioration des connaissances sur le requin-taupe commun à travers l'étude de la place des eaux côtières dans le cycle de vie des femelles de cette espèce. Dans un premier temps, la discussion portera sur l'ensemble du travail de recherche réalisé et dans un deuxième temps, les perspectives de recherche qui découlent de ces travaux seront développées.

## 7.1 Discussion

### 7.1.1 Les biais de l'échantillonnage

La première limitation de ce travail réside dans l'échantillonnage des individus de femelles de requin-taupe commun. En effet, les campagnes de terrain se sont concentrées sur la période estivale et dans une zone spatialement réduite. Ceci limite la comparaison, sur une même fenêtre temporelle, avec d'autres zones côtières, des individus qui ne fréquenteraient que le large ainsi que les mâles, grands absents de cette étude. L'étude d'une unique zone côtière apporte un complément aux études réalisées antérieurement dans des zones similaires (Cameron *et al.* 2019 ; Pade *et al.* 2009 ; Saunders *et al.* 2011). Cela correspond aussi à un enjeu local basé sur des interactions homme-animal de plus en plus fréquentes au cours de la période estivale dans une zone touristique.

Les études en écologie du mouvement sont fortement affectées par la représentativité de l'échantillonnage et les sites de déploiement des balises télémétriques (Aarts *et al.* 2008 ; Sequeira *et al.* 2019 ; Sippel *et al.* 2015). Par ailleurs, au sein d'une même zone, la probabilité de capturer un individu varie avec l'abondance de l'espèce, le paysage, l'environnement, le matériel de pêche, les mesures de gestion, le comportement et l'expérience des animaux et des pêcheurs (Arreguín-Sánchez 1996 ; Mourier *et al.* 2017 ; Wilberg *et al.* 2009). Gibson et Campana (2005) ont estimé que le potentiel de capture du requin-taupe commun était variable avec notamment une sur-représentation des individus immatures par rapport aux individus matures dans les captures par les pêcheries. Dans la zone d'étude, les plongeurs rapportent et filment la présence de femelles gestantes mais aucune n'a été échantillonnée durant cette étude.

A l'inverse, deux femelles matures (215 et 220 cm) échantillonnées en juillet 2021 ont été recapturées en septembre de la même année pour l'une et en juillet l'année suivante pour l'autre, ce qui indique un potentiel de capture plus élevé pour ces deux individus. Ainsi, malgré le constat de l'absence de mâles de la zone du Trégor-Goëlo (observations sous-marines, projet LAMNA), cette hypothèse ne peut être démontrée.

Il demeure possible que des mâles exploitent la zone d'une façon qui rend leur capture et leur observation moins probable que ce soit par leur utilisation de la colonne d'eau ou leur présence à des temporalités différentes (Bonnin *et al.* 2019 ; Bruce et Bradford 2015 ; Francis et Duffy 2005). En effet, les données issues du programme ObsMer (Observation à la mer des

pêcheries des côtes métropolitaines françaises) favorisent l'hypothèse d'une présence de mâles matures dans la Manche (figure 7.1) mais n'excluent pas une absence de ces derniers de la zone restreinte du Trégor-Goëlo.

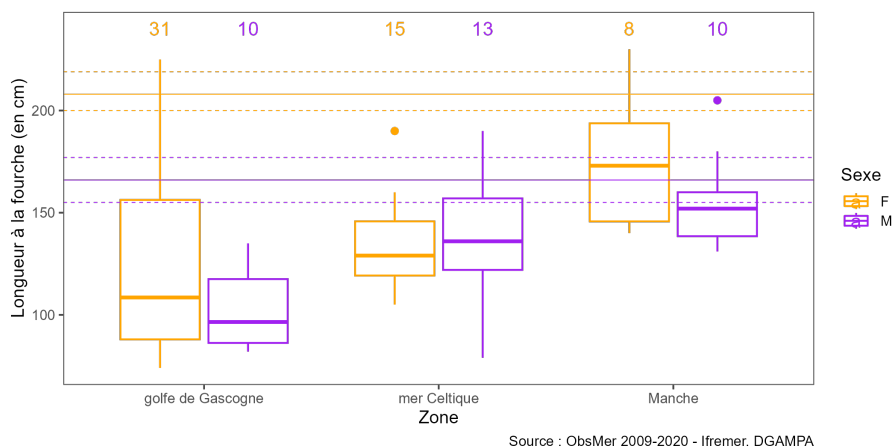


FIG. 7.1 : Distribution des longueurs à la fourche des femelles (F, orange) et mâles (M, violet) de requin-taupe commun capturés accidentellement par les flottilles françaises entre 2009 et 2020 dans le golfe de Gascogne, la mer Celtique et la Manche. Le nombre d'échantillons est indiqué au sommet des boîtes à moustache. Les lignes horizontales pleines indiquent la taille à maturité des mâles (M, violet) et des femelles (F, orange) et les lignes en pointillés indiquent les intervalles de confiance (Jensen *et al.* 2002). Données : ObsMer - Ifremer, Direction des Affaires Maritimes, de la Pêche et de l'Aquaculture.

En dépit des limitations de l'échantillonnage inhérentes aux travaux sur les espèces mobiles marines, les travaux de cette thèse présentent des résultats apportant des éclairages sur les fonctionnalités des eaux épi-continentales de la Manche pour la population de requin-taupe commun de l'Atlantique nord-est.

### 7.1.2 Les eaux épi-continentales de la Manche, une zone d'alimentation

L'analyse des compositions isotopiques en carbone et en azote des tissus des femelles de requin-taupe commun échantillonnées dans le Trégor-Goëlo apportent une rétrospective sur les compositions isotopiques de leur alimentation. La différence peu marquée entre le sang et le muscle de la plupart des femelles indique une forte affinité à des espaces isotopiquement homogènes dans les mois qui ont précédé le prélèvement (Madigan *et al.* 2015 ; Malpica-Cruz *et al.* 2013 ; Wyatt *et al.* 2019). Ceci suggère une alimentation similaire dans le temps pour la plupart des femelles de requin-taupe commun fortement associées à une zone fonctionnelle d'alimentation incluant la zone d'échantillonnage, le Trégor-Goëlo.

De plus, les suivis télémétriques des individus indiquent une affinité à la Manche et aux eaux épi-continentales adjacentes. Ceci implique une faible mobilité des individus comparé à ceux équipés sur le talus du golfe de Gascogne ou en Atlantique nord-ouest (Biais *et al.* 2017 ;

Skomal *et al.* 2021). Or, l'existence de différentes dynamiques spatio-temporelles de résidence au sein d'une même population a été démontrée pour de nombreuses espèces d'Élasmobranches (Chapman *et al.* 2015; Hulbert *et al.* 2005; McMillan *et al.* 2019). Chez le requin saumon, proche parent phylogénétique du requin-taupe commun, Hulbert *et al.* (2005) ont rapporté des déplacements différents en relation avec des stratégies individuelles d'alimentation.

Par ailleurs, l'exploitation de la colonne du fond à la surface par les femelles reflète potentiellement une optimisation de la prospection alimentaire. Ces résultats sont confortés par la présence de proies pélagiques et démersales dans les contenus stomacaux de requins-taupes communs capturés sur le plateau continental (Ellis et Shackley 1995; Joyce *et al.* 2002; Stevens 1973).

Ainsi, à l'issue de ces travaux, la Manche, un écosystème productif (Araújo *et al.* 2006; Cresson *et al.* 2020) influencé par des mécanismes locaux (Longhurst 2007), apparaît comme une zone d'alimentation importante pour nombre de femelles de requin-taupe commun. Elles prospectent l'ensemble de la colonne d'eau en permanence et sont donc exposées aux impacts anthropogéniques dans toutes les couches de la colonne d'eau d'un écosystème déjà sous forte influence humaine (Fincham *et al.* 2020; Genner *et al.* 2010; Rogers et Ellis 2000).

### 7.1.3 Les eaux épi-continentales de la Manche, une zone de résidence indépendante du cycle de reproduction

L'existence d'une période de repos entre deux gestations est rapportée chez plusieurs espèces de requins avec des cycles de reproduction pouvant être bi- voire trisannuels (Conrath *et al.* 2014; Domeier et Nasby-Lucas 2013; Driggers *et al.* 2004; Stevens et Lyle 1989; Whitney et Crow 2007) ou être variables au sein d'une même espèce comme chez le requin-taureau, *Carcharias taurus* (Castro 2009, 2011). Il est probable que le cycle de reproduction des femelles de requin-taupe commun soit bisannuel (Natanson *et al.* 2019), à l'image du requin saumon (*Lamna ditropis*) ou du grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) (Conrath *et al.* 2014; Domeier et Nasby-Lucas 2013). Cette période de repos *post-partum* pourrait être un facteur qui influence la réalisation de déplacements vers des zones d'hivernage du large comme suggéré par Natanson *et al.* (2019). En effet, la haute mer semble être favorisée par les femelles de requin-taupe commun pendant la période de gestation (Campana *et al.* 2010) à l'instar d'autres espèces (Castro 1993; Domeier et Nasby-Lucas 2013).

Ceci implique que la seule femelle ayant décrit un déplacement vers le large était probablement gestante et les autres étaient en repos sexuel. De la même façon, les femelles de requin-taupe commun marquées sur le talus du golfe de Gascogne, par Biais *et al.* (2017) pendant la période et la zone supposée de parturition, ont toutes réalisé des migrations vers le large. Cela signifierait que toutes ces femelles ont mis bas et se sont reproduites sans période de repos. A l'inverse, une autre femelle suivie pendant un an a effectué un déplacement ponctuel vers le talus du golfe de Gascogne en période de parturition estimée (Aasen 1963; Biais

et al. 2017; Jensen et al. 2002). Il paraît probable que cette femelle ait mis bas sur le talus du golfe de Gascogne avant de revenir en Manche. Or, cette femelle a essentiellement résidé en Manche durant le déploiement. Ainsi quelle que soit la durée du cycle de reproduction des femelles de requin-taupe commun, les déplacements vers le large pendant l'hiver seraient liés à des stratégies individuelles et non un indicateur de la gestation. Ce qui est conforté par, les compositions en isotopes stables du carbone et de l'azote dans le muscle des femelles matures (Kim et al. 2012; Logan et Lutcavage 2010). Les compositions isotopiques indiquaient une longue association à un environnement isotopiquement homogène chez certaines femelles et à des environnements contrastés chez d'autres. Par ailleurs, une des femelles immatures a réalisé un déplacement en direction du nord et des eaux du large, confortant l'hypothèse de mouvements indépendants de la reproduction. Ceci est concorde avec une stratégie individuelle de déplacement indépendante de la gestation et l'existence d'une migration partielle de la population comme rapporté chez le requin-hâ, *Galeorhinus galeus* (McMillan et al. 2019).

Ainsi, le cycle de reproduction des femelles de requin-taupe commun est probablement non annuel, ce qui a des conséquences sur la gestion de la population. Le requin-taupe commun est une espèce longévive à faible taux de reproduction, de ce fait, les mesures de gestion optimales de cette espèce reposent sur la préservation des adultes reproducteurs et des premiers stades de vie (Dahlgren et al. 2006; Heupel et al. 2019). La présence de femelles matures dans les eaux épi-continentales de la Manche renforce l'importance de cet habitat dans le maintien de la population de requin-taupe commun. De plus, les estimations de la taille de la population de requin-taupe commun se font sur la base d'une production annuelle de jeunes par les femelles matures (recrutement). Une reproduction bisannuelle diminuerait les évaluations de ce recrutement annuel affectant les décisions et les mesures des organismes régionaux des pêche.

#### **7.1.4 Les eaux épi-continentales de la Manche, une habitat pour l'ensemble des stades de vie des femelles**

Les femelles échantillonnées dans le Trégor-Goëlo ont globalement réalisé peu de déplacements sur l'ensemble des déploiements. Deux individus ont effectué des déplacements vers la haute mer en automne/hiver avec des comportements de migration verticale journalière de la zone de concentration de biomasse dans la couche dispersante profonde le jour à la zone épipelagique la nuit, probablement en lien avec la prospection alimentaire (Carey et Scharold 1990; Howey et al. 2016; Shepard et al. 2006). Ainsi il apparaît que les femelles de requin-taupe commun échantillonnées font preuve de variabilité individuelle quel que soit leur stade de vie.

Le fonctionnement spatio-temporel de la co-occurrence des femelles matures et immatures ne peut être entièrement établi à travers les résultats des travaux de cette thèse. Cependant, les zones côtières de l'Irlande hébergent saisonnièrement des immatures de requin-taupe commun

qui présentent une fidélité inter-annuelle à certains sites (Cameron *et al.* 2019). Or, il s'agit principalement de mâles et femelles immatures, reflétant une ségrégation par taille, contrairement aux individus étudiés dans ces travaux qui présentent essentiellement une ségrégation par sexe dans la zone et non par taille. La présence de femelles matures et immatures de requin-taupe commun dans une même zone pourrait être liée à un maintien à distance des mâles par exclusion ou par évitement (Magurran et Garcia 2000 ; Parker 2006 ; Pratt et Carrier 2001) quels que soient leur stade de vie et leur état reproductif.

Par ailleurs, les variations d'utilisation de l'espace pourraient correspondre au phénomène de migration partielle liée à l'existence d'une population composée à la fois de résidents et de migrants (Hansson et Åkesson 2014). Ce phénomène est présent dans de nombreux taxa terrestres (Grayson et Wilbur 2009 ; Lundberg 1988 ; Mysterud *et al.* 2011) et aquatiques tels que les requins (Chapman *et al.* 2015 ; Espinoza *et al.* 2016 ; Lubitz *et al.* 2023 ; McMillan *et al.* 2019).

Ainsi les eaux épi-continentales de la Manche hébergent une large gamme de stades de vie des femelles de requin-taupe commun avec quelques individus présentant des affinités spatiales variables dans le temps. Les facteurs influençant ces variabilités restent encore non élucidés. Malgré tout, ces eaux apparaissent comme un habitat partagé par l'ensemble des stades de vie des femelles de requin-taupe commun ce qui représente un élément de connaissance important dans la mise en place de mesures de gestion de l'espèce (Birkmanis *et al.* 2020 ; Boerder *et al.* 2019 ; Breen *et al.* 2015 ; Speed *et al.* 2010).

A la lumière de ces conclusions, la Manche est un habitat essentiel pour les femelles matures et immatures de requin-taupe commun. Mais la mise en place de mesures favorisant un partitionnement temporel de l'espace entre l'humain et le requin-taupe commun n'apparaît pas triviale. En effet, l'exploitation tout au long de la journée de l'ensemble de la colonne d'eau, du fond à la surface, sur des plages de temps conséquentes au cours de l'année et sur l'ensemble de la Manche augmente la probabilité d'interactions des individus de requin-taupe commun avec les activités humaines. Il s'avère que la Manche et la mer Celtique sont des zones de concentration des activités et des mesures spatio-temporelles ne seraient pas simples à mettre en place. Il serait opportun de concentrer les efforts de gestion du requin-taupe commun dans les zones marginales, dont les zones côtières non soumises à la pression de pêche ou au développement d'infrastructures en mer, telles que la zone du Trégor-Goëlo.

Par ailleurs, la présence avérée de l'espèce dans une zone restreinte à proximité des côtes est une opportunité précieuse pour la recherche à des fins d'amélioration des connaissances sur le requin-taupe commun. La mutualisation du dérangement des individus permet de limiter le nombre total de requins qui seront perturbés par les manipulations à des fins scientifiques. En effet, de nombreuses interrogations demeurent sur les dynamiques spatio-temporelles du requin-taupe commun et les facteurs associés aux déplacements.

Ainsi, les travaux présentés précédemment ouvrent de nombreuses perspectives de recherche.

## 7.2 Perspectives

Les perspectives de recherche qui émergent de ces travaux sont présentées en quatre volets : les femelles de requin-taupe commun de la Manche, les zones de nourriceries et d'accouplement des requins-taupes communs de la Manche, l'écologie et la biologie de la population requin-taupe commun de l'Atlantique nord et les scénarios d'évolution climatique et des activités socio-économiques en Manche.

### 7.2.1 Les femelles de requin-taupe commun de la Manche

La présence concomitante de femelles de requin-taupe commun, bien que certainement liée à la ressource alimentaire, soulève toutefois des interrogations sur le phénomène d'agrégation d'une espèce considérée solitaire (Compagno 2001). Les facteurs menant à la présence concomitante d'individus sont définis par McInturf *et al.* (2023) comme étant les conditions environnementales affectant la physiologie ou le comportement, les ressources sujettes à compétition et nécessaires à la survie des individus, les conditions environnementales stables ou les ressources pérennes (non variables dans le temps et dans l'espace) et la co-occurrence fortuite ou délibérée des individus. Ainsi, une agrégation d'individus est définie dans le temps et dans l'espace et résulte de l'existence de facteurs communs (McInturf *et al.* 2023). Pour considérer les individus du Trégor-Goëlo comme étant une agrégation, il est nécessaire de définir les limites spatiales et temporelles de cette présence concomitante.

La forte association des femelles étudiées avec la Manche ouvre la possibilité de s'appuyer sur de la télémétrie acoustique afin d'affiner les échelles spatio-temporelles de présence des femelles de requin-taupe commun dans le Trégor-Goëlo. Le suivi acoustique est un outil qui permet d'avoir une approche par zone de l'écologie du mouvement (Goossens *et al.* 2023 ; Matley *et al.* 2023 ; Watanabe et Papastamatiou 2023). Or, un réseau de récepteurs acoustiques est déployé en Manche dans le cadre de l'European Tracking Network (ETN, <https://europeantrackingnetwork.org>) dont le but est de favoriser le partage et la mutualisation du réseau de capteurs.

Par ailleurs, la présence de femelles dans la zone côtière du Trégor-Goëlo n'est pas sans rappeler la philopatrie, un trait de vie partagé par de nombreux élastomobranches (Feldheim *et al.* 2014 ; Mourier et Planes 2013 ; Pardini *et al.* 2001). La philopatrie est la fidélité dans le temps et dans l'espace à une zone dans laquelle les individus reviendront régulièrement (Nosal *et al.* 2021). La philopatrie peut couvrir l'habitat de naissance uniquement ou, plus largement, la région natale (Chapman *et al.* 2015 ; Rangel-Morales *et al.* 2022 ; Sandoval Lurrabaquio-A *et al.* 2019). Chez certaines espèces de requins, seules les femelles démontrent de la philopatrie (Feldheim *et al.* 2004 ; Pardini *et al.* 2001). Or, les outils modernes de génétiques offrent la possibilité de retracer les liens de parentés entre les individus (Feldheim *et al.* 2002 ; Marie *et al.* 2019 ; Wang 2014 ; Weir *et al.* 2006). Ces outils apporteraient une base de connaissances

majeure sur les connections entre les individus et permettraient de tester, voire de valider l'hypothèse de philopatrie des femelles de requin-taupe commun associées aux eaux du Trégor-Goëlo (Félix-López *et al.* 2019; Rangel-Morales *et al.* 2022; Sandoval Laurrabaquio-A *et al.* 2019; Swift *et al.* 2023).

### 7.2.2 Les zones d'accouplement et de nourriceries des requins-taupes communs

Les dynamiques spatio-temporelles de l'utilisation de l'espace par les mâles matures restent inconnues. Des immatures ont été observés aux alentours de l'Irlande (Cameron *et al.* 2019) et les données issues des pêcheries indiquent la présence de mâles matures dans l'Atlantique nord-est (Jung 2008; Mejuto *et al.* 2020). Il conviendrait d'envisager d'utiliser une approche sur la base des savoirs locaux afin de préciser au préalable les zones propices à la présence de mâles reproducteurs (Johannes *et al.* 2000; Silvano *et al.* 2023). L'identification de la ou des zones d'accouplement du requin-taupe commun apporterait des éléments tangibles sur le cycle de reproduction de l'espèce (Howey *et al.* 2017). Cela permettrait de lever l'ambiguïté sur la fréquence, de préciser les périodes et les lieux de reproduction du requin-taupe commun et d'appréhender les risques auxquels les mâles matures sont exposés au cours de leur cycle de vie. Ainsi il serait opportun de transposer les travaux présentés dans ce document à l'étude des dynamiques spatio-temporelles des mâles matures dans les trois dimensions de l'environnement marin (Lee *et al.* 2017).

Les nourriceries supposées de l'Atlantique nord-est se trouvent le long du plateau continental entre le golfe de Gascogne et la mer Celtique et autour des îles britanniques. Or, ces environnements sont isotopiquement contrastés car il s'agit d'habitats océaniques et littoraux avec des eaux potentiellement sous l'influence de rivières (Chouvelon *et al.* 2012; France 1995; Magozzi *et al.* 2017; St. John Glew *et al.* 2019). L'échantillonnage de jeunes requin-taupe commun de petite taille permettrait de retracer l'écologie trophique de leurs premières années de vie à travers les biomarqueurs. Ceci permettrait de distinguer les individus provenant de nourriceries similaires. Les zones de naissance pourraient refléter l'existence de groupes au sein de la population de requin-taupe commun de l'Atlantique nord-est. Ces groupes pourraient expliquer l'existence de différentes dynamiques spatio-temporelles.

Par ailleurs, les gradients des compositions isotopiques des producteurs primaires ont permis le développement de paysage isotopiques appelés isoscapes à l'échelle de la Terre (Magozzi *et al.* 2017; McMahon *et al.* 2013). Toutefois, il est possible de modéliser des isoscapes à des échelles plus fines (St. John Glew *et al.* 2019). Il serait intéressant de connaître les gradients des lignes de base isotopique dans les eaux européennes pour les études sur les mouvements intra-communautaires des espèces marines. Ainsi une bancarisation systématique des données de compositions isotopiques des organismes aquatiques dans les eaux européennes permettrait



de mutualiser les efforts de collecte de données, à l'instar de ce qui est développé pour les espèces mésopélagiques avec la base de données MesoTroph (Silva *et al.* 2022).

### 7.2.3 L'écologie et la biologie du requin-taupe commun de l'Atlantique nord-est

Actuellement, les connaissances sur la structure génétique des individus de l'Atlantique nord restent parcellaires et sont identifiées comme cruciales pour la gestion des stocks de requin-taupe commun en Atlantique nord-est (Haugen *et al.* 2022; ICES 2022a). Or, les outils modernes de génétique sont susceptibles d'apporter des éléments sur la structure des populations de requin-taupe commun (González *et al.* 2021; Haugen *et al.* 2022). Les approches génomiques étudient les flux d'information génétique dans une démarche qui se rapproche de l'écologie du mouvement mais à des échelles spatio-temporelles différentes (Thorogood *et al.* 2023). Ainsi, elles permettraient d'estimer la connectivité génétique entre les unités de gestion de l'espèce et d'identifier les zones critiques pour le maintien de l'espèce et de sa diversité génétique (González *et al.* 2021; Klütsch et Laikre 2021; Lieber *et al.* 2020).

La connaissance de l'écologie trophique du requin-taupe commun est supportée par l'analyse des compositions en isotopes stables, notamment dans le muscle et dans le sang. Les prélèvements de muscle et de sang demeurent une méthode peu invasive et non létale qui permet de compléter des informations obtenues par d'autres méthodes. Les ratios isotopiques du carbone et de l'azote analysés dans ces travaux pourraient être complétés par les isotopes d'autres éléments tels que le mercure (Besnard *et al.* 2021; Le Croizier *et al.* 2020, 2022; Maurice *et al.* 2021). Toutefois, les approches isotopiques sont limitées notamment par la constitution des tissus du requin-taupe commun. Les tissus sur lesquels portent les analyses isotopiques contiennent des composés dont les voies métaboliques ont des temporalités différentes (Boecklen *et al.* 2011). Chez les requins, les composés affectant les compositions isotopiques sont les lipides et l'urée (Bennett-Williams *et al.* 2022; Carlisle *et al.* 2017; Logan et Lutcavage 2010). Afin de comparer les compositions isotopiques entre les tissus, les individus et les espèces, il est nécessaire de standardiser les échantillons (Peterson et Fry 1987). Il existe différentes méthodes pour extraire les lipides et l'urée des tissus des requins (Hussey *et al.* 2012b; Kim et Koch 2012; Logan *et al.* 2008). Cependant, le requin-taupe commun est une espèce dont les muscles contiennent peu de lipides et ne forment pas d'ammoniaque lors de la décomposition contrairement à la plupart des requins (Dyer *et al.* 1963). C'est pourquoi il serait intéressant de vérifier l'intérêt de procéder à des traitements des tissus. L'extraction des lipides et de l'urée implique des pertes de matériel biologique à chaque étape ce qui augmente la taille des prélèvements sur les individus. Ainsi, une étude méthodologique de l'influence des différents traitements sur les compositions isotopiques serait un préalable à des comparaisons entre les études chez le requin-taupe commun.



La détection des comportements du requin-taupe commun à fine échelle temporelle permettrait d'identifier les activités et le budget énergétique associé afin de mieux comprendre les facteurs internes du mouvement (Jeanniard-du-Dot *et al.* 2017 ; Waller *et al.* 2023 ; Wilson *et al.* 2006). Or, les balises déployées durant ces travaux disposent d'un accéléromètre tri-axial offrant l'opportunité d'explorer les comportements verticaux à plus fine échelle (Heerah 2017 ; Willis *et al.* 2009). Pour accéder aux données de l'accéléromètre, il est nécessaire, à l'heure actuelle, de récupérer physiquement les balises. Les mémoires archives des balises contiennent toutes les données des capteurs à un pas de temps de 5 s dont celles de l'accéléromètre. Toutefois, ces données nécessitent une calibration avant le déploiement (Bouyoucos *et al.* 2017 ; Jorgensen *et al.* 2015 ; Whitney *et al.* 2007). Par ailleurs, l'accouplement compte parmi les comportements pouvant être identifiés (Whitney *et al.* 2007 ; Whitney *et al.* 2010). La détection de comportements types à fine échelle temporelle peut, en sus, être testée à des résolutions plus grossières. Ceci permettrait d'optimiser les compromis quantité-qualité des informations générées par les balises et envoyées aux satellites (Breed *et al.* 2011 ; Patterson *et al.* 2017 ; Williams *et al.* 2020).

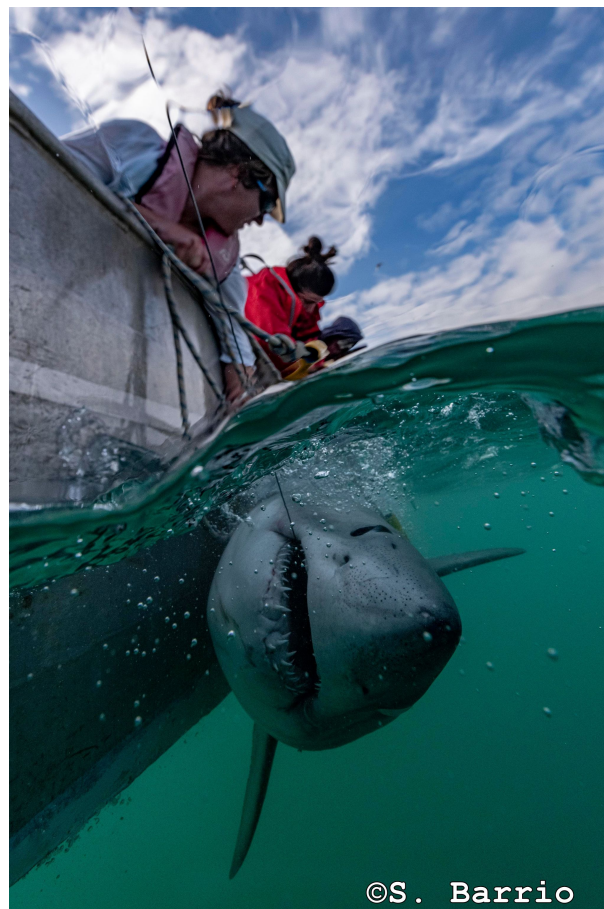
#### **7.2.4 Les scénarios d'évolution climatique et de changements des activités humaines en mer**

Les modifications d'habitats liées au changement climatique auront un effet potentiel sur la distribution de l'espèce et ses habitats fonctionnels comme observé chez d'autres espèces lors de canicules marines (Monteiro *et al.* 2023 ; Montie et Thomsen 2023 ; Semmouri *et al.* 2023). Les modèles de distribution d'espèces sont communément utilisés pour projeter les évolutions des distributions en fonction des scénarios de changement climatique établis par le GIEC (Le Marchand *et al.* 2022 ; Miller et Holloway 2015). Or, les données de mouvement permettent d'affiner les modèles de distribution des espèces en délimitant leur application spatio-temporelle et de détailler ces modèles par stade de vie (Brodie *et al.* 2018 ; McLean *et al.* 2019 ; Sax *et al.* 2013). La gestion du requin-taupe commun implique une concentration de l'effort sur les premiers stades de vie et les reproducteurs (Barbato *et al.* 2023 ; Dahlgren *et al.* 2006 ; Heupel *et al.* 2019). Ainsi, l'identification et la caractérisation des nourriceries et la modélisation de leur évolution sous différents scénarios climatiques permettrait d'adapter les mesures et les efforts pour la préservation de l'espèce.

Finalement, l'approche spatio-temporelle des espèces de façon générale s'intègre dans les démarches actuelles de planification de l'espace maritime, un outil de gouvernance et de gestion intégrée des activités en mer (Ehler et Douvère 2009). La Manche a vocation développer les énergies marines renouvelables et soutenir l'économie de la pêche et de l'aquaculture (Documents stratégiques de façade « Mer Littoral 2030 », <https://www.merlittoral2030.gouv.fr/>). En conséquence, il est attendu des modifications anthropogéniques de l'habitat et des effets sur l'ensemble des espèces marines (Nogues *et al.* 2023), dont le requin-taupe commun.

Le développement des énergies marines renouvelables, notamment des éoliennes, en Manche fait l'objet de recherches afin d'évaluer les effets de ces implantations et du déploiement associé de câbles sous-marins émettant un champ électromagnétique. L'évaluation des conséquences de ces développements reste encore du domaine de la recherche du fait de la difficulté à prévoir les effets attracteurs ou répulsifs de ces câbles sur les espèces marines (Gill et Desender 2020 ; Taormina *et al.* 2018). Le suivi des espèces électrosensibles telles que les élasmobranches apparaît cruciale avant, pendant et après la mise en service de ces câbles afin de mieux comprendre les facteurs externes du mouvement liés à ces installations.

L'ensemble de ces travaux démontrent l'importance de coupler différentes méthodes et approches non invasives afin d'appréhender les histoires de vie des espèces longévives telles que le requin-taupe commun. Toutefois, l'étude du requin-taupe commun est complexe du fait, d'une part, des difficultés logistiques liées à l'échantillonnage en mer et, d'autre part, de la mobilité dans l'espace et dans le temps dont l'espèce peut faire preuve. Ainsi, il reste du chemin à parcourir pour appréhender l'écologie du requin-taupe commun dans son ensemble, ouvrant de nombreuses perspectives de recherche et de collaboration dans la continuité de ces travaux.



©S. Barrio



# Bibliographie

- Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M., Matthiopoulos, J. (2008). Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* **31.1**, p. 140-160. DOI : [10.1111/j.2007.0906-7590.05236.x](https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05236.x).
- Aasen, O. (1961). Some observations on the biology of the porbeagle shark (*Lamna nasus*). *International Council for the Exploration of the Sea* **109**.1961/109, p. 1-7.
- Aasen, O. (1963). Length and growth of the Porbeagle (*Lamna nasus*, Bonnaterre) in the North West Atlantic. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser* **13.6**, p. 20-37.
- Abrantes, K., Barnett, A. (2011). Intrapopulation variations in diet and habitat use in a marine apex predator, the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus*. *Marine Ecology Progress Series* **442**, p. 133-148. DOI : [10.3354/meps09395](https://doi.org/10.3354/meps09395).
- Acevedo-Gutiérrez, A. (2009). Habitat Use. *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, p. 524-529. ISBN : 978-0-12-373553-9.
- Aghabozorgi, S., Seyed Shirshorshidi, A., Ying Wah, T. (2015). Time-series clustering – A decade review. *Information Systems* **53**, p. 16-38. DOI : [10.1016/j.is.2015.04.007](https://doi.org/10.1016/j.is.2015.04.007).
- Anderson, J. M., Burns, E. S., Meese, E. N., Farrugia, T. J., Stirling, B. S., White, C. F., Logan, R. K., O'Sullivan, J., Winkler, C., Lowe, C. G. (2021). Interannual nearshore habitat use of young of the year white sharks off southern California. *Frontiers in Marine Science* **8**. DOI : [10.3389/fmars.2021.645142](https://doi.org/10.3389/fmars.2021.645142).
- Andrzejaczek, S., Chapple, T. K., Jorgensen, S. J., Anderson, S. D., Castleton, M., Kanive, P. E., White, T. D., Block, B. A. (2022). Multi-decadal high-resolution data reveal the cryptic vertical movement patterns of a large marine predator along the Californian coast. *Frontiers in Marine Science* **9**, p. 835576. DOI : [10.3389/fmars.2022.835576](https://doi.org/10.3389/fmars.2022.835576).
- Andrzejaczek, S., Gleiss, A. C., Jordan, L. K. B., Pattiaratchi, C. B., Howey, L. A., Brooks, E. J., Meekan, M. G. (2018). Temperature and the vertical movements of oceanic whitetip sharks, *Carcharhinus longimanus*. *Scientific Reports* **8.1**, p. 8351. DOI : [10.1038/s41598-018-26485-3](https://doi.org/10.1038/s41598-018-26485-3).
- Andrzejaczek, S., Gleiss, A. C., Pattiaratchi, C. B., Meekan, M. G. (2019). Patterns and drivers of vertical movements of the large fishes of the epipelagic. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **29.2**, p. 335-354. DOI : [10.1007/s11160-019-09555-1](https://doi.org/10.1007/s11160-019-09555-1).
- Andrzejaczek, S. (2022). Diving into the vertical dimension of elasmobranch movement ecology. *Science Advances* **8.33**, eabo1754. DOI : [10.1126/sciadv.abo1754](https://doi.org/10.1126/sciadv.abo1754).

- Araújo, J. N., Mackinson, S., Stanford, R. J., Sims, D. W., Southward, A. J., Hawkins, S. J., Ellis, J. R., Hart, P. J. B. (2006). Modelling food web interactions, variation in plankton production, and fisheries in the western English Channel ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **309**, p. 175-187. DOI : [10.3354/meps309175](https://doi.org/10.3354/meps309175).
- Arnés-Urgellés, C., Hoyos-Padilla, E. M., Pochet, F., Salinas-de-León, P. (2018). First observation on the mating behaviour of the marbled ray, *Taeniurops meyeri*, in the tropical Eastern Pacific. *Environmental Biology of Fishes* **101**.12, p. 1693-1699. DOI : [10.1007/s10641-018-0818-z](https://doi.org/10.1007/s10641-018-0818-z).
- Arostegui, M. C., Gaube, P., Woodworth-Jefcoats, P. A., Kobayashi, D. R., Braun, C. D. (2022). Anticyclonic eddies aggregate pelagic predators in a subtropical gyre. *Nature* **609**.7927, p. 535-540. DOI : [10.1038/s41586-022-05162-6](https://doi.org/10.1038/s41586-022-05162-6).
- Arreguín-Sánchez, F. (1996). Catchability : a key parameter for fish stock assessment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **6**.2, p. 221-242. DOI : [10.1007/BF00182344](https://doi.org/10.1007/BF00182344).
- Arrowsmith, L. M., Sequeira, A. M. M., Pattiaratchi, C. B., Meekan, M. G. (2021). Water temperature is a key driver of horizontal and vertical movements of an ocean giant, the whale shark *Rhincodon typus*. *Marine Ecology Progress Series* **679**, p. 101-114. DOI : [10.3354/meps13899](https://doi.org/10.3354/meps13899).
- Ballantyne, J. S. (1997). Jaws : the inside story. The metabolism of Elasmobranch fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B : Biochemistry and Molecular Biology* **118**.4, p. 703-742. DOI : [10.1016/S0305-0491\(97\)00272-1](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(97)00272-1).
- Ballutaud, M., Travers-Trolet, M., Marchal, P., Dubois, S. F., Giraldo, C., Parnell, A. C., Nuche-Pascual, M. T., Lefebvre, S. (2022). Inferences to estimate consumer's diet using stable isotopes : insights from a dynamic mixing model. *PLOS ONE* **17**.2, e0263454. DOI : [10.1371/journal.pone.0263454](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263454).
- Barbato, M., Zampieri, C., D'Acunto, S., Pennino, M. G., Barausse, A., Mazzoldi, C. (2023). Too young to die : Mapping nursery areas for early juveniles of the endangered sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) to inform conservation in the Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ecology* **00**, p. 1-12. DOI : [10.1111/1365-2664.14494](https://doi.org/10.1111/1365-2664.14494).
- Barnes, C., Jennings, S., Polunin, N. V. C., Lancaster, J. E. (2008). The importance of quantifying inherent variability when interpreting stable isotope field data. *Oecologia* **155**.2, p. 227-235. DOI : [10.1007/s00442-007-0904-y](https://doi.org/10.1007/s00442-007-0904-y).
- Baum, J. K., Myers, R. A., Kehler, D. G., Worm, B., Harley, S. J., Doherty, P. A. (2003). Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* **299**.5605, p. 389-392. DOI : [10.1126/science.1079777](https://doi.org/10.1126/science.1079777).
- Bazzi, M., Campione, N. E., Kear, B. P., Pimiento, C., Ahlberg, P. E. (2021). Feeding ecology has shaped the evolution of modern sharks. *Current Biology* **31**.23, 5138-5148.e4. DOI : [10.1016/j.cub.2021.09.028](https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.09.028).

- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width : a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* **73.5**, p. 1007-1012. DOI : [10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x](https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x).
- Belleggia, M., Colonello, J., Cortés, F., Figueroa, D. (2021). Eating catch of the day : the diet of porbeagle shark *Lamna nasus* (Bonnaterre 1788) based on stomach content analysis, and the interaction with trawl fisheries in the South-western Atlantic (52° S-56° S). *Journal of Fish Biology* **99.5**, p. 1591-1601. DOI : [10.1111/jfb.14864](https://doi.org/10.1111/jfb.14864).
- Beltremieux, E. (1868). Deuxième supplément à la faune vivante de la Charente Inférieure. *Annales - Académie de La Rochelle, Section des sciences naturelles*.
- Bennett-Williams, J., Skinner, C., Wyatt, A. S. J., McGill, R. A. R., Willis, T. J. (2022). A multi-tissue, multi-species assessment of lipid and urea stable isotope biases in mesopredator Elasmobranchs. *Frontiers in Marine Science* **9**, p. 821478. DOI : [10.3389/fmars.2022.821478](https://doi.org/10.3389/fmars.2022.821478).
- Bernal, D., Carlson, J. K., Goldman, K. J., Lowe, C. G. (2012). Energetics, metabolism, and endothermy in sharks and rays. *Biology of Sharks and Their Relatives*. Sous la dir. de Jeffrey C. Carrier, John A. Musick et Michael R. Heithaus. 2nd Edition. Boca Raton : CRC Press. ISBN : 978-0-429-10654-5.
- Bernal, D., Dickson, K. A., Shadwick, R. E., Graham, J. B. (2001). Review : analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Molecular & Integrative Physiology* **129.2-3**, p. 695-726. DOI : [10.1016/s1095-6433\(01\)00333-6](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(01)00333-6).
- Bernal, D., Donley, J. M., Shadwick, R. E., Syme, D. A. (2005). Mammal-like muscles power swimming in a cold-water shark. *Nature* **437.7063**, p. 1349-1352. DOI : [10.1038/nature04007](https://doi.org/10.1038/nature04007).
- Besnard, L., Le Croizier, G., Galvan-Magana, F., Point, D., Kraffe, E., Ketchum, J., Martínez Rincon, R. O., Schaal, G. (2021). Foraging depth depicts resource partitioning and contamination level in a pelagic shark assemblage : Insights from mercury stable isotopes. *Environmental Pollution* **283**, p. 117066. DOI : [10.1016/j.envpol.2021.117066](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117066).
- Besnard, L., Lucca, B. M., Shipley, O. N., Le Croizier, G., Martínez-Rincón, R. O., Sonke, J. E., Point, D., Galván-Magaña, F., Kraffe, E., Kwon, S. Y., Schaal, G. (2023). Mercury isotope clocks predict coastal residency and migration timing of hammerhead sharks. *Journal of Applied Ecology* **60.5**, p. 803-813. DOI : [10.1111/1365-2664.14384](https://doi.org/10.1111/1365-2664.14384).
- Biais, G., Coupeau, Y., Séret, B., Calmettes, B., Lopez, R., Hetherington, S., Righton, D. (2017). Return migration patterns of porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the Northeast Atlantic : implications for stock range and structure. *ICES Journal of Marine Science* **74.5**, p. 1268-1276. DOI : [10.1093/icesjms/fsw233](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw233).
- Birkmanis, C. A., Partridge, J. C., Simmons, L. W., Heupel, M. R., Sequeira, A. M. M. (2020). Shark conservation hindered by lack of habitat protection. *Global Ecology and Conservation* **21**, e00862. DOI : [10.1016/j.gecco.2019.e00862](https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00862).



- Bleckmann, H., Zelick, R. (2009). Lateral line system of fish. *Integrative Zoology* **4**.1, p. 13-25.  
DOI : [10.1111/j.1749-4877.2008.00131.x](https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2008.00131.x).
- Block, B. A., Carey, F. G. (1985). Warm brain and eye temperatures in sharks. *Journal of Comparative Physiology B* **156**.2, p. 229-236. DOI : [10.1007/bf00695777](https://doi.org/10.1007/bf00695777).
- Block, B. A., Dewar, H., Blackwell, S. B., Williams, T. D., Prince, E. D., Farwell, C. J., Boustany, A., Teo, S. L. H., Seitz, A., Walli, A., Fudge, D. (2001). Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science* **293**.5533, p. 1310-1314. DOI : [10.1126/science.1061197](https://doi.org/10.1126/science.1061197).
- Block, B. A., Finnerty, J. R., Stewart, A. F. R., Kidd, J. (1993). Evolution of endothermy in fish : mapping physiological traits on a molecular phylogeny. *Science* **260**.5105, p. 210-214.  
DOI : [10.1126/science.8469974](https://doi.org/10.1126/science.8469974).
- Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A., James, A. C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**.1, p. 411-440. DOI : [10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726).
- Boerder, K., Schiller, L., Worm, B. (2019). Not all who wander are lost : Improving spatial protection for large pelagic fishes. *Marine Policy* **105**, p. 80-90.  
DOI : [10.1016/j.marpol.2019.04.013](https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.04.013).
- Boillot, G., Musellec, P. (1975). Origine de la Manche d'après une carte géologique au 1/1000000. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A, Mathematical and Physical Sciences* **279**.1288, p. 21-27. DOI : [10.1098/rsta.1975.0037](https://doi.org/10.1098/rsta.1975.0037).
- Bone, Q., Roberts, B. L. (1969). The density of elasmobranchs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **49**.4, p. 913-937.  
DOI : [10.1017/s0025315400038017](https://doi.org/10.1017/s0025315400038017).
- Bonnaterre, J. P. (1788). *Ichthyologie*. Paris, p. 215.
- Bonnin, L., Robbins, W. D., Boussarie, G., Kiszka, J. J., Dagorn, L., Mouillot, D., Vigliola, L. (2019). Repeated long-range migrations of adult males in a common Indo-Pacific reef shark. *Coral Reefs* **38**.6, p. 1121-1132. DOI : [10.1007/s00338-019-01858-w](https://doi.org/10.1007/s00338-019-01858-w).
- Booke, H. E. (1981). The conundrum of the stock concept - are nature and nurture definable in fishery science? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**.12, p. 1479-1480.  
DOI : [10.1139/f81-200](https://doi.org/10.1139/f81-200).
- Bouyoucos, I. A., Montgomery, D. W., Brownscombe, J. W., Cooke, S. J., Suski, C. D., Mandelman, J. W., Brooks, E. J. (2017). Swimming speeds and metabolic rates of semi-captive juvenile lemon sharks (*Negaprion brevirostris*, Poey) estimated with acceleration biologgers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **486**, p. 245-254.  
DOI : [10.1016/j.jembe.2016.10.019](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.10.019).
- Braun, C. D., Arostegui, M. C., Thorrold, S. R., Papastamatiou, Y. P., Gaube, P., Fontes, J., Afonso, P. (2022). The functional and ecological significance of deep diving by large marine predators. *Annual Review of Marine Science* **14**.1, p. 129-159.  
DOI : [10.1146/annurev-marine-032521-103517](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032521-103517).

- Breed, G. A., Costa, D. P., Goebel, M. E., Robinson, P. W. (2011). Electronic tracking tag programming is critical to data collection for behavioral time-series analysis. *Ecosphere* **2.1**, art10. DOI : [10.1890/ES10-00021.1](https://doi.org/10.1890/ES10-00021.1).
- Breed, M. D., Moore, J. (2012). *Animal behavior*. Amsterdam Heidelberg : Elsevier, Academic Press. 475 p. ISBN : 978-0-12-372581-3.
- Breen, P., Posen, P., Righton, D. (2015). Temperate marine protected areas and highly mobile fish : A review. *Ocean and Coastal Management* **105**, p. 75-83.  
DOI : [10.1016/j.ocecoaman.2014.12.021](https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2014.12.021).
- Breiman, L., Friedman, J., Stone, C. J., Olshen, R. A. (1984). *Classification and regression trees*. Wadsworth. 358 p. ISBN : 978-0-412-04841-8.
- Brodie, S., Jacox, M. G., Bograd, S. J., Welch, H., Dewar, H., Scales, K. L., Maxwell, S. M., Briscoe, D. M., Edwards, C. A., Crowder, L. B., Lewison, R. L., Hazen, E. L. (2018). Integrating dynamic subsurface habitat metrics into species distribution models. *Frontiers in Marine Science* **5**, p. 219. DOI : [10.3389/fmars.2018.00219](https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00219).
- Brooks, D. R., Bandoni, S. M. (1988). Coevolution and relicts. *Systematic Biology* **37.1**, p. 19-33. DOI : [10.2307/2413186](https://doi.org/10.2307/2413186).
- Bruce, B., Bradford, R. (2015). Segregation or aggregation ? Sex-specific patterns in the seasonal occurrence of white sharks *Carcharodon carcharias* at the Neptune Islands, South Australia. *Journal of Fish Biology* **87.6**, p. 1355-1370. DOI : [10.1111/jfb.12827](https://doi.org/10.1111/jfb.12827).
- Burne, R. (1923). Some peculiarities of the blood-vascular system of the porbeagle shark (*Lamna Cornubica*). *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* **212**, p. 209-257.
- Cadrin, S. X. (2020). Defining spatial structure for fishery stock assessment. *Fisheries Research* **221**, p. 105397. DOI : [10.1016/j.fishres.2019.105397](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105397).
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R. A., Boyce, M. S. (2010). Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry : a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* **365**.1550, p. 2157-2162.  
DOI : [10.1098/rstb.2010.0107](https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0107).
- Cameron, L., Roche, W., Green, P., Houghton, J., Mensink, P. (2018). Transatlantic movement in porbeagle sharks, *Lamna nasus*. *Fisheries Research* **207**, p. 25-27.  
DOI : [10.1016/j.fishres.2018.05.014](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.05.014).
- Cameron, L., Roche, W., Houghton, J., Mensink, P., Grabowski, J. (2019). Population structure and spatial distribution of porbeagles (*Lamna nasus*) in Irish waters. *ICES Journal of Marine Science* **76.6**, p. 1581-1590. DOI : [10.1093/icesjms/fsz046](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz046).
- Camilieri-Asch, V., Yopak, K. E., Rea, A., Mitchell, J. D., Partridge, J. C., Collin, S. P. (2020). Convergence of olfactory inputs within the central nervous system of a cartilaginous and a bony fish : an anatomical indicator of olfactory sensitivity. *Brain Behavior and Evolution* **95.3-4**, p. 139-161. DOI : [10.1159/000510688](https://doi.org/10.1159/000510688).



- Campana, S. E., Joyce, W. N. (2004). Temperature and depth associations of porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the Northwest Atlantic. *Fisheries Oceanography* **13**.1, p. 52-64.  
DOI : [10.1111/j.1365-2419.2004.00236.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2004.00236.x).
- Campana, S. E., Joyce, W. N., Fowler, M. (2010). Subtropical pupping ground for a cold-water shark. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**.5, p. 769-773.  
DOI : [10.1139/f10-020](https://doi.org/10.1139/f10-020).
- Campana, S. E., Joyce, W. N., Marks, L. (2003). Status of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) population in the Northwest Atlantic in the context of species at risk. *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document* 2003/007, p. 31.
- Campana, S. E., Joyce, W. N., Marks, L., Natanson, L., Kohler, N., Jensen, C., Mello, J., Pratt, H., Myklevoll, S. (2002). Population dynamics of the porbeagle in the Northwest Atlantic Ocean. *North American Journal of Fisheries Management* **22**.1, p. 106-121.  
DOI : [10.1577/1548-8675\(2002\)022<0106:pdotpi>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(2002)022<0106:pdotpi>2.0.co;2).
- Campana, S. E., Marks, L., Joyce, W. N., Harley, S. J. (2001). Analytical assessment of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) population in the Northwest Atlantic, with estimates of long-term sustainable yield. 2001/067, p. 1-18.
- Campana, S. E., Natanson, L., Myklevoll, S. (2002). Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**.3, p. 450-455.  
DOI : [10.1139/f02-027](https://doi.org/10.1139/f02-027).
- Canseco, J. A., Niklitschek, E. J., Harrod, C. (2022). Variability in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  trophic discrimination factors for teleost fishes : a meta-analysis of temperature and dietary effects. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **32**.2, p. 313-329.  
DOI : [10.1007/s11160-021-09689-1](https://doi.org/10.1007/s11160-021-09689-1).
- Cappetta, H. (1987). Chondrichthyes II. T. 3B. Handbook of Paleoichthyology. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag.
- Carey, F. G., Scharold, J. V. (1990). Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Marine Biology* **106**.3, p. 329-342. DOI : [10.1007/BF01344309](https://doi.org/10.1007/BF01344309).
- Carey, F. G., Teal, J. (1969). Mako and porbeagle : warm-bodied sharks. *Comparative Biochemistry And Physiology* **28**.1, p. 199-204. DOI : [10.1016/0010-406x\(69\)91335-8](https://doi.org/10.1016/0010-406x(69)91335-8).
- Carlisle, A. B., Litvin, S. Y., Madigan, D. J., Lyons, K., Bigman, J. S., Ibarra, M., Bizzarro, J. J. (2017). Interactive effects of urea and lipid content confound stable isotope analysis in elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **74**.3, p. 419-428.  
DOI : [10.1139/cjfas-2015-0584](https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0584).
- Cartamil, D., Wegner, N. C., Aalbers, S., Sepulveda, C. A., Baquero, A., Graham, J. B. (2010). Diel movement patterns and habitat preferences of the common thresher shark (*Alopias vulpinus*) in the Southern California Bight. *Marine and Freshwater Research* **61**.5 (5), p. 596-604. DOI : [10.1071/MF09153](https://doi.org/10.1071/MF09153).
- Cartamil, D., Lowe, C. (2004). Diel movement patterns of ocean sunfish *Mola mola* off southern California. *Marine Ecology Progress Series* **266**, p. 245-253. DOI : [10.3354/meps266245](https://doi.org/10.3354/meps266245).

- Castro, J. I. (2009). Observations on the reproductive cycles of some viviparous North American sharks. **15.4**.
- Castro, J. I. (1993). The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology of Fishes* **38.1**, p. 37-48. DOI : [10.1007/BF00842902](https://doi.org/10.1007/BF00842902).
- Castro, J. I. (2011). The sharks of North America. Oxford ; New York : Oxford University Press. 613 p. ISBN : 978-0-19-539294-4.
- Caunter, J. A. L. (1961). Shark angling in Great Britain. London, UK : George Allen et Unwin Ltd. 145 p.
- Chapman, D. D., Feldheim, K. A., Papastamatiou, Y. P., Hueter, R. E. (2015). There and back again : a review of residency and return migrations in sharks, with implications for population structure and management. *Annual Review of Marine Science* **7.1**, p. 547-570. DOI : [10.1146/annurev-marine-010814-015730](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015730).
- Chen, X. (2022). Shoaling and migration of fish and their relationships with environment. *Theory and Method of Fisheries Forecasting*. Sous la dir. de Xinjun Chen. Singapore : Springer Nature, p. 39-85. ISBN : 978-981-19295-6-4.
- Cherel, Y., Duhamel, G. (2004). Antarctic jaws : cephalopod prey of sharks in Kerguelen waters. *Deep-Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* **51.1**, p. 17-31. DOI : [10.1016/j.dsr.2003.09.009](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2003.09.009).
- Cherel, Y., Hobson, K. A. (2007). Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators : a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 329, p. 281-287.
- Chiquet, J., Donnet, S., Barbillon, P. (2023). sbm : Stochastic blockmodels. manual.
- Chouvelon, T., Spitz, J., Caurant, F., Mèndez-Fernandez, P., Chappuis, A., Laugier, F., Le Goff, E., Bustamante, P. (2012). Revisiting the use of  $\delta^{15}\text{N}$  in meso-scale studies of marine food webs by considering spatio-temporal variations in stable isotopic signatures - the case of an open ecosystem : the Bay of Biscay (North-East Atlantic). *Progress in Oceanography* **101.1**, p. 92-105. DOI : [10.1016/j.pocean.2012.01.004](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2012.01.004).
- Clark, A., Porter, M., Meredith, T. (2022). Morphometric analysis of the elasmobranch olfactory rosette. *Journal of Morphology* **283.11**, p. 1464-1477. DOI : [10.1002/jmor.21514](https://doi.org/10.1002/jmor.21514).
- Coffey, D. M., Royer, M. A., Meyer, C. G., Holland, K. N. (2020). Diel patterns in swimming behavior of a vertically migrating deepwater shark, the bluntnose sixgill (*Hexanchus griseus*). *PLOS ONE* **15.1**, e0228253. DOI : [10.1371/journal.pone.0228253](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228253).
- Collareta, A., Casati, S., Di Cencio, A. (2018). The porbeagle shark, *Lamna nasus* (Elasmobranchii : Lamniformes), from the late Pliocene of the central Mediterranean Basin. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie - Abhandlungen* **287.3**, p. 307-316. DOI : [10.1127/njgpa/2018/0718](https://doi.org/10.1127/njgpa/2018/0718).
- Compagno, L. J. V. (1990). Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes* **28.1-4**, p. 33-75. DOI : [10.1007/BF00751027](https://doi.org/10.1007/BF00751027).

- Compagno, L. J. V. (2001). Sharks of the world : An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. T. 2. FAO Species Catalogue. Rome : Food et Agriculture Organization of the United Nations. 269 p. ISBN : 978-92-5-104543-5.
- Condamine, F. L., Romieu, J., Guinot, G. (2019). Climate cooling and clade competition likely drove the decline of lamniform sharks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **116**.41, p. 20584-20590. DOI : [10.1073/pnas.1902693116](https://doi.org/10.1073/pnas.1902693116).
- Conn, P. B., Johnson, D. S., Williams, P. J., Melin, S. R., Hooten, M. B. (2018). A guide to Bayesian model checking for ecologists. *Ecological Monographs* **88**.4, p. 526-542. DOI : [10.1002/ecm.1314](https://doi.org/10.1002/ecm.1314).
- Conrath, C. L., Tribuzio, C. A., Goldman, K. J. (2014). Notes on the reproductive biology of female salmon sharks in the Eastern North Pacific Ocean. *Transactions of the American Fisheries Society* **143**.2, p. 363-368. DOI : [10.1080/00028487.2013.862179](https://doi.org/10.1080/00028487.2013.862179).
- Cooke, S. J. (2008). Biotelemetry and biologging in endangered species research and animal conservation : relevance to regional, national, and IUCN Red List threat assessments. *Endangered Species Research* **4**.1-2, p. 165-185. DOI : [10.3354/esr00063](https://doi.org/10.3354/esr00063).
- Cooke, S. J., Bergman, J. N., Twardek, W. M., Piczak, M. L., Casselberry, G. A., Lutek, K., Dahlmo, L. S., Birnie-Gauvin, K., Griffin, L. P., Brownscombe, J. W., Raby, G. D., Standen, E. M., Horodysky, A. Z., Johnsen, S., Danylchuk, A. J., Furey, N. B., Gallagher, A. J., Lédée, E. J., Midwood, J. D., Gutowsky, L. F., Jacoby, D. M., Matley, J. K., Lennox, R. J. (2022). The movement ecology of fishes. *Journal of Fish Biology* **101**.4, p. 756-779. DOI : [10.1111/jfb.15153](https://doi.org/10.1111/jfb.15153).
- Copernicus Marine Service, (2016). Global Ocean 1/12° Physics Analysis and Forecast updated Daily. Mercator Ocean International. DOI : [10.48670/MOI-00016](https://doi.org/10.48670/MOI-00016).
- Costa, D. P., Breed, G. A., Robinson, P. W. (2012). New insights into pelagic migrations : implications for ecology and conservation, p. 24. DOI : [10.1146/annurev-ecolsys-102710-145045](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145045).
- Cresson, P., Chouvelon, T., Bustamante, P., Bănar, D., Baudrier, J., Le Loc'h, F., Mauffret, A., Mialet, B., Spitz, J., Wessel, N., Briand, M., Denamiel, M., Doray, M., Guillou, G., Jadaud, A., Lazard, C., Prieur, S., Rouquette, M., Saraux, C., **Serre, S.**, Timmerman, C.-A., Verin, Y., Harmelin-Vivien, M. (2020). Primary production and depth drive different trophic structure and functioning of fish assemblages in French marine ecosystems. *Progress in Oceanography* **186**. DOI : [10.1016/j.pocean.2020.102343](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102343).
- Crowder, L., Norse, E. (2008). Essential ecological insights for marine ecosystem-based management and marine spatial planning. *Marine Policy*. The role of marine spatial planning in implementing ecosystem-based, sea use management **32**.5, p. 772-778. DOI : [10.1016/j.marpol.2008.03.012](https://doi.org/10.1016/j.marpol.2008.03.012).
- Dahlgren, C., Kellison, G., Adams, A., Gillanders, B., Kendall, M., Layman, C., Ley, J., Nagelkerken, I., Serafy, J. (2006). Marine nurseries and effective juvenile habitats : concepts

- and applications. *Marine Ecology Progress Series* **312**, p. 291-295.  
DOI : [10.3354/meps312291](https://doi.org/10.3354/meps312291).
- Décret n°2011-537 - Articles R214-87 à R214-137 : Utilisation d'animaux vivants à des fins scientifiques (2011).
- DeNiro, M. J., Epstein, S. (1977). Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* **197**.4300, p. 261-263. DOI : [10.1126/science.327543](https://doi.org/10.1126/science.327543).
- Dent, F., Clarke, S. (2015). State of the global market for shark products. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper 590. Rome : FAO, p. 187.
- Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A. R., Kram, R., Lehman, S. (2000). How animals move : an integrative view. *Science* **288**.5463, p. 100-106.  
DOI : [10.1126/science.288.5463.100](https://doi.org/10.1126/science.288.5463.100).
- Domeier, M. L., Nasby-Lucas, N. (2013). Two-year migration of adult female white sharks (*Carcharodon carcharias*) reveals widely separated nursery areas and conservation concerns. *Animal Biotelemetry* **1**.1, p. 2. DOI : [10.1186/2050-3385-1-2](https://doi.org/10.1186/2050-3385-1-2).
- Driggers, W. B., Oakley, D. A., Ulrich, G., Carlson, J. K., Cullum, B. J., Dean, J. M. (2004). Reproductive biology of *Carcharhinus acronotus* in the coastal waters of South Carolina. *Journal of Fish Biology* **64**.6, p. 1540-1551.  
DOI : [10.1111/j.0022-1112.2004.00408.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00408.x).
- Dulvy, N. K., Pacoureau, N., Rigby, C. L., Pollom, R. A., Jabado, R. W., Ebert, D. A., Finucci, B., Pollock, C. M., Cheok, J., Derrick, D. H., Herman, K. B., Sherman, C. S., VanderWright, W. J., Lawson, J. M., Walls, R. H. L., Carlson, J. K., Charvet, P., Bineesh, K. K., Fernando, D., Ralph, G. M., Matsushiba, J. H., Hilton-Taylor, C., Fordham, S. V., Simpfendorfer, C. A. (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology* **31**.21, 4773-4787.e8.  
DOI : [10.1016/j.cub.2021.08.062](https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062).
- Dunlop, J. (1892). Loch Long sharks (Porbeagle, *Lamna cornubica* Cuv.) *Natural History Society Glasboro Transactions* **4**, p. 134-137.
- Dunn, D. C. (2019). The importance of migratory connectivity for global ocean policy. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **286**.1911, p. 20191472.  
DOI : [10.1098/rspb.2019.1472](https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1472).
- Dyer, W., Fraser, D., Tibbo, S. (1963). Composition and palatability of porbeagle flesh. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **20**, p. 1153-1158. DOI : [10.1139/f63-082](https://doi.org/10.1139/f63-082).
- Ebert, D. A., Dando, M. (2021). Field guide to sharks, rays & chimaeras of Europe and the Mediterranean. Princeton, New Jersey : Princeton University Press. 383 p. ISBN : 978-0-691-20598-4.
- Ebert, D. A., Fowler, S., Dando, M. (2021). Sharks of the world : a complete guide. Princeton : Princeton University Press. ISBN : 978-0-691-20599-1.

- Ehler, C., Douvère, F. (2009). Marine Spatial Planning : a step-by-step approach toward ecosystem-based management. Intergovernmental Oceanographic Commission and Man and the Biosphere Programme. Unesco. DOI : [10.25607/OBP-43](https://doi.org/10.25607/OBP-43).
- Elliott, R., Montgomery, J., Della Penna, A., Radford, C. (2022). Satellite tags describe movement and diving behaviour of blue sharks *Prionace glauca* in the Southwest Pacific. *Marine Ecology Progress Series* **689**, p. 77-94. DOI : [10.3354/meps14037](https://doi.org/10.3354/meps14037).
- Ellis, J. R., Bendall, V. A., Hetherington, S. J., Silva, J. F., McCully Phillips, S. R. (2016). National Evaluation of Populations of Threatened and Uncertain Elasmobranchs (NEPTUNE), p. x + 105.
- Ellis, J. R., Johnston, G., Coelho, R. (2022). Stock delineation of Northeast Atlantic porbeagle *Lamna nasus*. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT* **79.4**, p. 203-215.
- Ellis, J. R., Shackley, S. (1995). Notes on porbeagle sharks, *Lamna nasus*, from the Bristol Channel. *Journal of Fish Biology* **46.2** (2), p. 368-370.  
DOI : [10.1111/j.1095-8649.1995.tb05976.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb05976.x).
- 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* **11.2**, e0147608. DOI : [10.1371/journal.pone.0147608](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147608).
- Espinoza, M., Matley, J., Heupel, M. R., Tobin, A. J., Fisk, A. T., Simpfendorfer, C. A. (2019). Multi-tissue stable isotope analysis reveals resource partitioning and trophic relationships of large reef-associated predators. *Marine Ecology Progress Series* **615**, p. 159-176.  
DOI : [10.3354/meps12915](https://doi.org/10.3354/meps12915).
- Feldheim, K. A., Gruber, S. H., Ashley, M. V. (2002). The breeding biology of lemon sharks at a tropical nursery lagoon. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* **269**.1501, p. 1655-1661. DOI : [10.1098/rspb.2002.2051](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2051).
- Feldheim, K. A., Gruber, S. H., Ashley, M. V. (2004). Reconstruction of parental microsatellite genotypes reveals female polyandry and philopatry in the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. *Evolution* **58**.10, p. 2332-2342. DOI : [10.1111/j.0014-3820.2004.tb01607.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01607.x).
- Feldheim, K. A., Gruber, S. H., DiBattista, J. D., Babcock, E. A., Kessel, S. T., Hendry, A. P., Pikitch, E. K., Ashley, M. V., Chapman, D. D. (2014). Two decades of genetic profiling yields first evidence of natal philopatry and long-term fidelity to parturition sites in sharks. *Molecular Ecology* **23**.1, p. 110-117. DOI : [10.1111/mec.12583](https://doi.org/10.1111/mec.12583).
- Félix-López, D. G., Bolaño-Martínez, N., Díaz-Jaimes, P., Oñate-González, E. C., Ramírez-Pérez, J. S., García-Rodríguez, E., Corro-Espinosa, D., Osuna-Soto, J. E., Saavedra-Sotelo, N. C. (2019). Possible female philopatry of the smooth hammerhead shark *Sphyrna zygaena* revealed by genetic structure patterns. *Journal of Fish Biology* **94.4**, p. 671-679.  
DOI : [10.1111/jfb.13949](https://doi.org/10.1111/jfb.13949).
- Fennell, S., Rose, G. (2015). Oceanographic influences on deep scattering layers across the North Atlantic. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* **105**, p. 132-141. DOI : [10.1016/j.dsr.2015.09.002](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.09.002).

- Fincham, J. I., Veneziano, A., Ellis, J. R. (2020). The influence of natural and anthropogenic factors on demersal fauna in the western English Channel and Celtic Sea. *Journal of Sea Research* **165**, p. 101956. DOI : [10.1016/j.seares.2020.101956](https://doi.org/10.1016/j.seares.2020.101956).
- Foley, M. M., Halpern, B. S., Micheli, F., Armsby, M. H., Caldwell, M. R., Crain, C. M., Prahler, E., Rohr, N., Sivas, D., Beck, M. W., Carr, M. H., Crowder, L. B., Emmett Duffy, J., Hacker, S. D., McLeod, K. L., Palumbi, S. R., Peterson, C. H., Regan, H. M., Ruckelshaus, M. H., Sandifer, P. A., Steneck, R. S. (2010). Guiding ecological principles for marine spatial planning. *Marine Policy* **34.5**, p. 955-966. DOI : [10.1016/j.marpol.2010.02.001](https://doi.org/10.1016/j.marpol.2010.02.001).
- Fordham, S. V., Lawson, J. M., Koubrak, O., Cronin, M. R. (2022). Elasmobranch conservation policy : progress and priorities. Carrier, J. C., Simpfendorfer, C. A., Heithaus, M. R., Yopak, K. E. *Biology of Sharks and Their Relatives*. 3<sup>e</sup> éd. Boca Raton : CRC Press, p. 689-713. ISBN : 978-1-00-326219-0.
- France, R. (1995). Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae : foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series* **124**, p. 307-312. DOI : [10.3354/meps124307](https://doi.org/10.3354/meps124307).
- Francis, M. P., Campana, S. E., Jones, C. (2007). Age under-estimation in New Zealand porbeagle sharks (*Lamna nasus*) : is there an upper limit to ages that can be determined from shark vertebrae? *Marine and Freshwater Research* **58.1** (1), p. 10-23. DOI : [10.1071/mf06069](https://doi.org/10.1071/mf06069).
- Francis, M. P., Duffy, C. (2005). Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus*, and *Prionace glauca*) from New Zealand. *Fishery Bulletin* **103.3** (3), p. 489-500.
- Francis, M. P., Holdsworth, J. C., Block, B. A. (2015). Life in the open ocean : seasonal migration and diel diving behaviour of Southern Hemisphere porbeagle sharks (*Lamna nasus*). *Marine Biology* **162.11** (11), p. 2305-2323. DOI : [10.1007/s00227-015-2756-z](https://doi.org/10.1007/s00227-015-2756-z).
- Francis, M. P., Natanson, L. J., Campana, S. E. (2008). The biology and ecology of the porbeagle shark, *Lamna nasus*. *Sharks of the open ocean*. Sous la dir. de Merry Camhi, Ellen K. Pikitch et Elizabeth A. Babcock. Oxford : Blackwell Science, p. 105-113. ISBN : 978-0-632-05995-9.
- Francis, M. P., Stevens, J. D. (2000). Reproduction, embryonic development, and growth of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the southwest Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* **98.1**, p. 41-63.
- Freake, M. J., Muheim, R., Phillips, J. B. (2006). Magnetic maps in animals : a theory comes of age? *The Quarterly Review of Biology* **81.4**, p. 327-347. DOI : [10.1086/511528](https://doi.org/10.1086/511528).
- Fry, B., Arnold, C. (1982). Rapid <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia* **54.2**, p. 200-204. DOI : [10.1007/BF00378393](https://doi.org/10.1007/BF00378393).



- Fukuyama, Hidenao et Denis Le Bihan, éd. (2011). *Water : the forgotten biological molecule*. Singapore : Pan Stanford. ISBN : 978-981-4267-52-6.
- Gadeau de Kerville, H. (1896). Reptiles, Batraciens et Poissons. *Faune de la Normandie*.
- Gatti, P., Fisher, J. A. D., Cyr, F., Galbraith, P. S., Robert, D., Le Bris, A. (2021). A review and tests of validation and sensitivity of geolocation models for marine fish tracking. *Fish and Fisheries* **22.5**, p. 1041-1066. DOI : [10.1111/faf.12568](https://doi.org/10.1111/faf.12568).
- Gaube, P., Braun, C. D., Lawson, G. L., McGillicuddy, D. J., Penna, A. D., Skomal, G. B., Fischer, C., Thorrold, S. R. (2018). Mesoscale eddies influence the movements of mature female white sharks in the Gulf Stream and Sargasso Sea. *Scientific Reports* **8.1**, p. 7363. DOI : [10.1038/s41598-018-25565-8](https://doi.org/10.1038/s41598-018-25565-8).
- Gauld, J. A. (1989). Records of porbeagles landed in Scotland, with observations on the biology, distribution and exploitation of the species. *Fisheries Research Services, Aberdeen, Scotland* **45.45**.
- Genner, M. J., Sims, D. W., Southward, A. J., Budd, G. C., Masterson, P., Mchugh, M., Rendle, P., Southall, E. J., Wearmouth, V. J., Hawkins, S. J. (2010). Body size-dependent responses of a marine fish assemblage to climate change and fishing over a century-long scale. *Global Change Biology* **16.2**, p. 517-527. DOI : [10.1111/j.1365-2486.2009.02027.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02027.x).
- Gibson, A., Campana, S. E. (2005). Status and recovery potential of porbeagle shark in the Northwest Atlantic. *Canadian Science Advisory Secretariat Research Document* **53**, p. 79.
- Gilbert-Norton, L., Wilson, R., Stevens, J. R., Beard, K. H. (2010). A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation Biology* **24.3**, p. 660-668. DOI : [10.1111/j.1523-1739.2010.01450.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01450.x).
- Gill, A., Desender, M. (2020). 2020 state of the science report - Chapter 5 : risk to animals from electromagnetic fields emitted by electric cables and marine renewable energy devices. DOI : [10.2172/1633088](https://doi.org/10.2172/1633088).
- Gilmore, R. G. (1993). Reproductive biology of lamnoid sharks. *Environmental Biology of Fishes* **38.1-3**, p. 95-114. DOI : [10.1007/BF00842907](https://doi.org/10.1007/BF00842907).
- Gleiss, A. C., Norman, B., Wilson, R. P. (2011). Moved by that sinking feeling : variable diving geometry underlies movement strategies in whale sharks. *Functional Ecology* **25.3**, p. 595-607. DOI : [10.1111/j.1365-2435.2010.01801.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01801.x).
- Goldman, K. J., Anderson, S. D. (1999). Space utilization and swimming depth of white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the South Farallon islands, Central California. *Environmental Biology of Fishes* **56.4**, p. 351-364. DOI : [10.1023/A:1007520931105](https://doi.org/10.1023/A:1007520931105).
- González, M., Sepúlveda, F., Zárata, P., Baeza, J. (2021). Regional population genetics and global phylogeography of the endangered highly migratory shark *Lamna nasus* : implications for fishery management and conservation. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* **31.3**, p. 620-634. DOI : [10.1002/aqc.3455](https://doi.org/10.1002/aqc.3455).

- Goossens, J., Woillez, M., LeBris, A., Verhelst, P., Moens, T., Torreele, E., Reubens, J. (2023). Acoustic and archival technologies join forces : a combination tag. *Methods in Ecology and Evolution* **14.3**, p. 860-866. DOI : [10.1111/2041-210X.14045](https://doi.org/10.1111/2041-210X.14045).
- Grayson, K. L., Wilbur, H. M. (2009). Sex- and context-dependent migration in a pond-breeding amphibian. *Ecology* **90.2**, p. 306-312. DOI : [10.1890/08-0935.1](https://doi.org/10.1890/08-0935.1).
- Halpern, B. S., McLeod, K. L., Rosenberg, A. A., Crowder, L. B. (2008). Managing for cumulative impacts in ecosystem-based management through ocean zoning. *Ocean & Coastal Management* **51.3**, p. 203-211. DOI : [10.1016/j.ocecoaman.2007.08.002](https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2007.08.002).
- Hamann, M., Limpus, C., Whittier, J. (2002). Patterns of lipid storage and mobilisation in the female green sea turtle (*Chelonia mydas*). *Journal of Comparative Physiology B* **172.6**, p. 485-493. DOI : [10.1007/s00360-002-0271-2](https://doi.org/10.1007/s00360-002-0271-2).
- Hansson, Lars-Anders et Susanne Åkesson, éd. (2014). Animal movement across scales. First edition. Oxford : Oxford University Press. 279 p. ISBN : 978-0-19-967718-4.
- Harrison, A.-L., Costa, D. P., Winship, A. J., Benson, S. R., Bograd, S. J., Antolos, M., Carlisle, A. B., Dewar, H., Dutton, P. H., Jorgensen, S. J., Kohin, S., Mate, B. R., Robinson, P. W., Schaefer, K. M., Shaffer, S. A., Shillinger, G. L., Simmons, S. E., Weng, K. C., Gjerde, K. M., Block, B. A. (2018). The political biogeography of migratory marine predators. *Nature Ecology & Evolution* **2.10** (10), p. 1571-1578. DOI : [10.1038/s41559-018-0646-8](https://doi.org/10.1038/s41559-018-0646-8).
- Haugen, J., Skomal, G. B., Curtis, T., Cadrin, S. (2022). Interdisciplinary stock identification of North Atlantic porbeagle (*Lamna nasus*). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **53**, p. 1-18. DOI : [10.2960/J.v53.m732](https://doi.org/10.2960/J.v53.m732).
- Hays, G. C. (2003). A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Migrations and dispersal of marine organisms*. Sous la dir. de M. B. Jones, A. Ingólfsson, E. Ólafsson, G. V. Helgason, K. Gunnarsson et J. Svavarsson. Developments in Hydrobiology. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 163-170. ISBN : 978-94-017-2276-6.
- Hays, G. C., Bailey, H., Bograd, S. J., Bowen, W. D., Campagna, C., Carmichael, R. H., Casale, P., Chiaradia, A., Costa, D. P., Cuevas, E., Nico de Bruyn, P. J., Dias, M. P., Duarte, C. M., Dunn, D. C., Dutton, P. H., Esteban, N., Friedlaender, A., Goetz, K. T., Godley, B. J., Halpin, P. N., Hamann, M., Hammerschlag, N., Harcourt, R., Harrison, A.-L., Hazen, E. L., Heupel, M. R., Hoyt, E., Humphries, N. E., Kot, C. Y., Lea, J. S. E., Marsh, H., Maxwell, S. M., McMahon, C. R., Notarbartolo di Sciara, G., Palacios, D. M., Phillips, R. A., Righton, D., Schofield, G., Seminoff, J. A., Simpfendorfer, C. A., Sims, D. W., Takahashi, A., Tetley, M. J., Thums, M., Trathan, P. N., Villegas-Amtmann, S., Wells, R. S., Whiting, S. D., Wildermann, N. E., Sequeira, A. M. M. (2019). Translating marine animal tracking data into conservation policy and management. *Trends in Ecology & Evolution* **34.5**, p. 459-473. DOI : [10.1016/j.tree.2019.01.009](https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.009).



- Hays, G. C., Ferreira, L. C., Sequeira, A. M., Meekan, M. G., Duarte, C. M., Bailey, H., Bailleul, F., Bowen, W. D., Caley, M. J., Costa, D. P., Eguíluz, V. M., Fossette, S., Friedlaender, A. S., Gales, N., Gleiss, A. C., Gunn, J., Harcourt, R., Hazen, E. L., Heithaus, M. R., Heupel, M., Holland, K., Horning, M., Jonsen, I., Kooyman, G. L., Lowe, C. G., Madsen, P. T., Marsh, H., Phillips, R. A., Righton, D., Ropert-Coudert, Y., Sato, K., Shaffer, S. A., Simpfendorfer, C. A., Sims, D. W., Skomal, G. B., Takahashi, A., Trathan, P. N., Wikelski, M., Womble, J. N., Thums, M. (2016). Key questions in marine megafauna movement ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **31**.6, p. 463-475.  
DOI : [10.1016/j.tree.2016.02.015](https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.015).
- Heerah, K. (2017). Coupling spectral analysis and hidden Markov models for the segmentation of behavioural patterns, p. 15. DOI : [10.1186/s40462-017-0111-3](https://doi.org/10.1186/s40462-017-0111-3).
- Heithaus, M. R., Dunn, R. E., Farabaugh, N. F., Lester, E., Madin, E., Meekan, M. G., Papastamatiou, Y. P., Roff, G., Vaudo, J. J., Wirsing, A. J. (2022). Advances in our understanding of the ecological importance of sharks and their relatives. Carrier, J. C., Simpfendorfer, C. A., Heithaus, M. R., Yopak, K. E. *Biology of Sharks and Their Relatives*. 3<sup>e</sup> éd. Boca Raton : CRC Press, p. 487-521. ISBN : 978-1-00-326219-0.
- Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., Worm, B. (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution* **23**.4, p. 202-210.  
DOI : [10.1016/j.tree.2008.01.003](https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.003).
- Hennache, C., Jung, A. (2010). Etude de la Pêche de la Pêche de Requins de l'Île d'Yeu. Rapport final EPPARTIY. APECS, p. 66.
- Hersbach, H., Bell, B., Berrisford, P., Hirahara, S., Horányi, A., Muñoz-Sabater, J., Nicolas, J., Peubey, C., Radu, R., Schepers, D., Simmons, A., Soci, C., Abdalla, S., Abellan, X., Balsamo, G., Bechtold, P., Biavati, G., Bidlot, J., Bonavita, M., Chiara, G., Dahlgren, P., Dee, D., Diamantakis, M., Dragani, R., Flemming, J., Forbes, R., Fuentes, M., Geer, A., Haimberger, L., Healy, S., Hogan, R. J., Hólm, E., Janisková, M., Keeley, S., Laloyaux, P., Lopez, P., Lupu, C., Radnoti, G., Rosnay, P., Rozum, I., Vamborg, F., Villaume, S., Thépaut, J.-N. (2018). ERA5 hourly data on single levels from 1940 to present. Copernicus Climate Change Service (C3S) : Climate Data Store (CDS).  
DOI : [10.24381/cds.adbb2d47](https://doi.org/10.24381/cds.adbb2d47).
- Heupel, M. R., Carlson, J. K., Simpfendorfer, C. A. (2007). Shark nursery areas : concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series* **337**, p. 287-297. DOI : [10.3354/meps337287](https://doi.org/10.3354/meps337287).
- Heupel, M. R., Kanno, S., Martins, A. P. B., Simpfendorfer, C. A. (2019). Advances in understanding the roles and benefits of nursery areas for elasmobranch populations. *Marine and Freshwater Research* **70**.7, p. 897. DOI : [10.1071/MF18081](https://doi.org/10.1071/MF18081).
- Hight, B. V., Lowe, C. G. (2007). Elevated body temperatures of adult female leopard sharks, *Triakis semifasciata*, while aggregating in shallow nearshore embayments : Evidence for

- behavioral thermoregulation? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **352**.1, p. 114-128. DOI : [10.1016/j.jembe.2007.07.021](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.07.021).
- Hobson, K. A. (2019). Application of isotopic methods to tracking animal movements. *Tracking animal migration with stable isotopes*. Elsevier, p. 85-115. ISBN : 978-0-12-814723-8.
- Hobson, K. A., Ambrose Jr, W. G., Renaud, P. E. (1995). Sources of primary production, benthic-pelagic coupling, and trophic relationships within the Northeast Water Polynya : insights from  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis. *Marine Ecology Progress Series* **128**, p. 1-10. DOI : [10.3354/meps128001](https://doi.org/10.3354/meps128001).
- Hochkirch, A., Gröning, J., Krause, S. (2007). Intersexual niche segregation in Cepero's Ground-hopper, *Tetrix ceperoi*. *Evolutionary Ecology* **21**.6, p. 727-738. DOI : [10.1007/s10682-006-9147-3](https://doi.org/10.1007/s10682-006-9147-3).
- Howey, L. A., Tolentino, E. R., Papastamatiou, Y. P., Brooks, E. J., Abercrombie, D. L., Watanabe, Y. Y., Williams, S., Brooks, A., Chapman, D. D., Jordan, L. K. (2016). Into the deep : the functionality of mesopelagic excursions by an oceanic apex predator. *Ecology and Evolution* **6**.15, p. 5290-5304. DOI : [10.1002/ece3.2260](https://doi.org/10.1002/ece3.2260).
- Howey, L. A., Wetherbee, B. M., Tolentino, E. R., Shivji, M. S. (2017). Biogeophysical and physiological processes drive movement patterns in a marine predator. *Movement Ecology* **5**.1, p. 16. DOI : [10.1186/s40462-017-0107-z](https://doi.org/10.1186/s40462-017-0107-z).
- Howey-Jordan, L. A., Brooks, E. J., Abercrombie, D. L., Jordan, L. K. B., Brooks, A., Williams, S., Gospodarczyk, E., Chapman, D. D. (2013). Complex movements, philopatry and expanded depth range of a severely threatened pelagic shark, the oceanic whitetip (*Carcharhinus longimanus*) in the western North Atlantic. *PLoS ONE* **8**.2, e56588. DOI : [10.1371/journal.pone.0056588](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056588).
- Huffaker, C. B., Gutierrez, A. P. (1998). Ecological entomology. John Wiley & Sons. 782 p. ISBN : 978-0-471-24483-7.
- Hulbert, L. B., Aires-da-Silva, A. M., Gallucci, V. F., Rice, J. S. (2005). Seasonal foraging movements and migratory patterns of female *Lamna ditropis* tagged in Prince William Sound, Alaska. *Journal of Fish Biology* **67**.2 (2), p. 490-509. DOI : [10.1111/j.0022-1112.2005.00757.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00757.x).
- Hussey, N. E., MacNeil, M. A., Olin, J. A., McMeans, B. C., Kinney, M. J., Chapman, D. D., Fisk, A. T. (2012). Stable isotopes and elasmobranchs : tissue types, methods, applications and assumptions. *Journal of Fish Biology* **80**.5, p. 1449-1484. DOI : [10.1111/j.1095-8649.2012.03251.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03251.x).
- Hussey, N. E., Kessel, S. T., Aarestrup, K., Cooke, S. J., Cowley, P. D., Fisk, A. T., Harcourt, R. G., Holland, K. N., Iverson, S. J., Kocik, J. F., Mills Flemming, J. E., Whoriskey, F. G. (2015). Aquatic animal telemetry : a panoramic window into the underwater world. *Science* **348**.6240, p. 1255642. DOI : [10.1126/science.1255642](https://doi.org/10.1126/science.1255642).
- Hussey, N. E., Olin, J. A., Kinney, M. J., McMeans, B. C., Fisk, A. T. (2012). Lipid extraction effects on stable isotope values ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) of elasmobranch muscle tissue. *Journal of*

- Experimental Marine Biology and Ecology* **434–435**, p. 7-15.  
DOI : [10.1016/j.jembe.2012.07.012](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.07.012).
- ICCAT, (2020). Report of the 2020 porbeagle stock assessments meeting. *ICCAT Scientific Papers* **77.6**, p. 1-88.
- ICES, (2009). Report of the joint meeting between ICES Working Group on Elasmobranch Fishes (WGEF) and ICCAT Shark Subgroup. *ICES CM 2009/ACOM :16*. Copenhagen, Denmark, p. 424. DOI : [10.17895/ices.pub.19280483.v2](https://doi.org/10.17895/ices.pub.19280483.v2).
- ICES, (2022). Benchmark workshop for selected elasmobranch stocks (WKELASMO). *ICES Scientific Reports* **4.47**, p. 136. DOI : [10.17895/ices.pub.21025021.v1](https://doi.org/10.17895/ices.pub.21025021.v1).
- ICES, (2022b). Porbeagle (*Lamna nasus*) in subareas 1–10, 12, and 14 (the Northeast Atlantic and adjacent waters). ICES Advice : Recurrent Advice. Copenhagen, Denmark : ICES.
- IPBES, (2019). Global assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Sous la dir. d'Eduardo S. Brondízio, Josef Settele, Sandra Díaz et Hien T Ngo. Bonn, Germany : IPBES Secretariat. 1144 p. ISBN : 978-3-947851-20-1.
- Irigoiien, X., Klevjer, T. A., Røstad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuña, J. L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzalez-Gordillo, J. I., Hernandez-Leon, S., Agusti, S., Aksnes, D. L., Duarte, C. M., Kaartvedt, S. (2014). Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature Communications* **5.1**, p. 3271. DOI : [10.1038/ncomms4271](https://doi.org/10.1038/ncomms4271).
- IUCN, (2019). *Lamna nasus* : Rigby, C.L., Barreto, R., Carlson, J., Fernando, D., Fordham, S., Francis, M.P., Herman, K., Jabado, R.W., Liu, K.M., Marshall, A., Pacoureaux, N., Romanov, E., Sherley, R.B. & Winker, H. : The IUCN Red List of Threatened Species 2019 : e.T11200A500969. International Union for Conservation of Nature.  
DOI : [10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T11200A500969.en](https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T11200A500969.en).
- Jayne, S. R. (2006). Circulation of the North Atlantic Ocean from altimetry and the gravity recovery and climate experiment geoid. *Journal of Geophysical Research : Oceans* **111**, p. C03005. DOI : [10.1029/2005JC003128](https://doi.org/10.1029/2005JC003128).
- Jeanniard-du-Dot, T., Guinet, C., Arnould, J. P., Speakman, J. R., Trites, A. W. (2017). Accelerometers can measure total and activity-specific energy expenditures in free-ranging marine mammals only if linked to time-activity budgets. *Functional Ecology* **31.2**. Sous la dir. de Jeremy Goldbogen, p. 377-386. DOI : [10.1111/1365-2435.12729](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12729).
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe'er, G., Reineking, B., Leimgruber, P., Balkenhol, N., Schröder, B., Buchmann, C. M., Mueller, T., Blaum, N., Zurell, D., Böhning-Gaese, K., Wiegand, T., Eccard, J. A., Hofer, H., Reeg, J., Eggers, U., Bauer, S. (2013). Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Movement Ecology* **1.1**, p. 6. DOI : [10.1186/2051-3933-1-6](https://doi.org/10.1186/2051-3933-1-6).
- Jensen, C., Natanson, L., Pratt Jr. H., Kohler, N., Campana, S. E. (2002). The reproductive biology of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* **100.4**, p. 727-738.

- Johannes, R., Freeman, M., Hamilton, R. (2000). Ignore fishers' knowledge and miss the boat. *Fish and Fisheries* **1.3**, p. 257-271. DOI : [10.1111/j.1467-2979.2000.00019.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2000.00019.x).
- Jorgensen, S. J., Arnoldi, N. S., Estess, E. E., Chapple, T. K., Rückert, M., Anderson, S. D., Block, B. A. (2012). Eating or meeting? Cluster analysis reveals intricacies of white shark (*Carcharodon carcharias*) migration and offshore behavior. *PLoS ONE* **7.10**, e47819. DOI : [10.1371/journal.pone.0047819](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047819).
- Jorgensen, S. J., Gleiss, A. C., Kanive, P. E., Chapple, T. K., Anderson, S. D., Ezcurra, J. M., Brandt, W. T., Block, B. A. (2015). In the belly of the beast : resolving stomach tag data to link temperature, acceleration and feeding in white sharks (*Carcharodon carcharias*). *Animal Biotelemetry* **3.1**, p. 52. DOI : [10.1186/s40317-015-0071-6](https://doi.org/10.1186/s40317-015-0071-6).
- Jorgensen, S. J., Reeb, C. A., Chapple, T. K., Anderson, S., Perle, C., Van Sommeran, S. R., Fritz-Cope, C., Brown, A. C., Klimley, A. P., Block, B. A. (2009). Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **277.1682**, p. 679-688. DOI : [10.1098/rspb.2009.1155](https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1155).
- Joyce, W. N., Campana, S. E., Natanson, L., Kohler, N., Pratt Jr. H., Jensen, C. (2002). Analysis of stomach contents of the porbeagle shark (*Lamna nasus*, Bonnaterre) in the Northwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* **59.6**, p. 1263-1269. DOI : [10.1006/jmsc.2002.1286](https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1286).
- Jung, A. (2008). A preliminary assessment of the French fishery targeted porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the Northeast Atlantic Ocean : biology and catch statistics. SCRS/2008/152. ICCAT, p. 11.
- Kanive, P. E., Rotella, J. J., Jorgensen, S. J., Chapple, T. K., Hines, J. E., Anderson, S. D., Block, B. A. (2019). Size-specific apparent survival rate estimates of white sharks using mark-recapture models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **76.11**, p. 2027-2034. DOI : [10.1139/cjfas-2018-0142](https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0142).
- Keramidas, I., Ugarković, P., Maddalena, A., Giovos, I. (2019). An additional record of *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788) from Croatia, Adriatic Sea. *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment* **25.1**, p. 87-92.
- Kerr, L. A., Hintzen, N. T., Cadrin, S. X., Clausen, L. W., Dickey-Collas, M., Goethel, D. R., Hatfield, E. M., Kritzer, J. P., Nash, R. D. (2017). Lessons learned from practical approaches to reconcile mismatches between biological population structure and stock units of marine fish. *ICES Journal of Marine Science* **74.6**, p. 1708-1722. DOI : [10.1093/icesjms/fsw188](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw188).
- Kim, S. L., Rio, C. M., Casper, D., Koch, P. L. (2012). Isotopic incorporation rates for shark tissues from a long-term captive feeding study. *Journal of Experimental Biology* **215.14**, p. 2495-2500. DOI : [10.1242/jeb.070656](https://doi.org/10.1242/jeb.070656).
- Kim, S. L., Koch, P. L. (2012). Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes* **95**, p. 53-63. DOI : [10.1007/s10641-011-9860-9](https://doi.org/10.1007/s10641-011-9860-9).

- Kim, S. H., Shimada, K., Rigsby, C. K. (2013). Anatomy and evolution of heterocercal tail in Lamniform sharks. *The Anatomical Record* **296**.3, p. 433-442. DOI : [10.1002/ar.22647](https://doi.org/10.1002/ar.22647).
- Kissling, W. D., Walls, R., Bowser, A., Jones, M. O., Kattge, J., Agosti, D., Amengual, J., Basset, A., Bodegom, P. M., Cornelissen, J. H. C., Denny, E. G., Deudero, S., Egloff, W., Elmendorf, S. C., Alonso García, E., Jones, K. D., Jones, O. R., Lavorel, S., Lear, D., Navarro, L. M., Pawar, S., Pirzl, R., Rüger, N., Sal, S., Salguero-Gómez, R., Schigel, D., Schulz, K.-S., Skidmore, A., Guralnick, R. P. (2018). Towards global data products of Essential Biodiversity Variables on species traits. *Nature Ecology & Evolution* **2**.10, p. 1531-1540. DOI : [10.1038/s41559-018-0667-3](https://doi.org/10.1038/s41559-018-0667-3).
- Kitamura, T., Matsunaga, H. (2010). Population structure of porbeagle (*Lamna nasus*) in the Atlantic Ocean as inferred from mitochondrial DNA control region sequences. *ICCAT Scientific Papers. Collective Volume of Scientific Papers* **65**.6, p. 6.
- Klevjer, T. A., Irigoien, X., Røstad, A., Fraile-Nuez, E., Benítez-Barrios, V. M., Kaartvedt, S. (2016). Large scale patterns in vertical distribution and behaviour of mesopelagic scattering layers. *Scientific Reports* **6**.1, p. 19873. DOI : [10.1038/srep19873](https://doi.org/10.1038/srep19873).
- Klimley, A. P. (1993). Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Marine Biology* **117**.1, p. 1-22. DOI : [10.1007/BF00346421](https://doi.org/10.1007/BF00346421).
- Klimley, A. P. (1987). The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes* **18**.1, p. 27-40. DOI : [10.1007/BF00002325](https://doi.org/10.1007/BF00002325).
- Klimley, A. P., Porcher, I. F., Clua, E. E. G., Pratt, H. L. (2023). A review of the behaviours of the Chondrichthyes : a multi-species ethogram for the chimaeras, sharks, and rays. *Behaviour*, p. 1-114. DOI : [10.1163/1568539X-bja10214](https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10214).
- Klütsch, C. F. C., Laikre, L. (2021). Closing the conservation genetics gap : integrating genetic knowledge in conservation management to ensure evolutionary potential. *Closing the knowledge-implementation gap in conservation science*. Sous la dir. de Catarina C. Ferreira et Cornelya F. C. Klütsch. T. 4. Wildlife Research Monographs. Cham : Springer International Publishing, p. 51-82. ISBN : 978-3-030-81085-6.
- Knauss, J. M. (2005). The growth of British fisheries during the Industrial revolution. *Ocean Development & International Law* **36**.1, p. 1-11. DOI : [10.1080/00908320490508912](https://doi.org/10.1080/00908320490508912).
- Kohler, N. E., Turner, P. A. (2020). Distributions and movements of Atlantic shark species : a 52-year retrospective atlas of mark and recapture data. *Marine Fisheries Review* **81**.2, p. 1-93. DOI : [10.7755/mfr.81.2.1](https://doi.org/10.7755/mfr.81.2.1).
- Kostecki, C., Roussel, J., Desroy, N., Roussel, G., Lanshere, J., Le Bris, H., Le Pape, O. (2012). Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground : contributions of intertidal primary production and freshwater particulate organic matter. *Marine Ecology Progress Series* **449**, p. 221-232. DOI : [10.3354/meps09563](https://doi.org/10.3354/meps09563).

- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.-M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., Le Pape, O. (2010). Dynamics of an estuarine nursery ground : the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research*. Proceedings of the Seventh International Symposium on Flatfish Ecology, Part I **64.1**, p. 54-60.  
DOI : [10.1016/j.seares.2009.07.006](https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.07.006).
- Kramer, G. (1953). Die Sonnenorientierung der Vogel. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **1**, p. 77-84.
- Kramer, G. (1957). Experiments on bird orientation and their interpretation. *Ibis* **99.2**, p. 196-227. DOI : [10.1111/j.1474-919X.1957.tb01947.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1957.tb01947.x).
- Krzywinski, M., Altman, N. (2017). Classification and regression trees. *Nature Methods* **14.8**, p. 757-758. DOI : [10.1038/nmeth.4370](https://doi.org/10.1038/nmeth.4370).
- Lacy, E. L., Sheridan, M. A., Moore, M. C. (2002). Sex differences in lipid metabolism during reproduction in free-living tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *General and Comparative Endocrinology* **128.3**, p. 180-192. DOI : [10.1016/S0016-6480\(02\)00502-6](https://doi.org/10.1016/S0016-6480(02)00502-6).
- Latif, M., Arpe, K., Roeckner, E. (2000). Oceanic control of decadal North Atlantic sea level pressure variability in winter. *Geophysical Research Letters* **27.5**, p. 727-730.  
DOI : [10.1029/1999GL002370](https://doi.org/10.1029/1999GL002370).
- Lauder, G. V., Di Santo, V. (2015). Swimming mechanics and energetics of Elasmobranch fishes. *Physiology of Elasmobranch fishes : Structure and interaction with environment*. Sous la dir. de Robert E. Shadwick, Anthony P. Farrell et Colin J. Brauner. T. 34. Fish Physiology. Academic Press, p. 219-253.  
DOI : [10.1016/B978-0-12-801289-5.00006-7](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801289-5.00006-7).
- Lawson, C. L., Halsey, L. G., Hays, G. C., Dudgeon, C. L., Payne, N. L., Bennett, M. B., White, C. R., Richardson, A. J. (2019). Powering ocean giants : the energetics of shark and ray megafauna. *Trends in Ecology & Evolution* **34.11**, p. 1009-1021.  
DOI : [10.1016/j.tree.2019.07.001](https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.07.001).
- Lazure, P., Desmare, S. (2012). Courantologie. Sous-région marine Manche - Mer du Nord. Evaluation initiale DCSMM. MEDDE, AAMP, Ifremer, Ref. DCSMM/EI/EE/MMN/06/2012, p. 9.
- Le Bot, T., Lescroël, A., Fort, J., Péron, C., Gimenez, O., Provost, P., Grémillet, D. (2019). Fishery discards do not compensate natural prey shortage in Northern gannets from the English Channel. *Biological Conservation* **236**, p. 375-384.  
DOI : [10.1016/j.biocon.2019.05.040](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.040).
- Le Croizier, G., Lorrain, A., Sonke, J. E., Jaquemet, S., Schaal, G., Renedo, M., Besnard, L., Cherel, Y., Point, D. (2020). Mercury isotopes as tracers of ecology and metabolism in two sympatric shark species. *Environmental Pollution* **265**, p. 114931.  
DOI : [10.1016/j.envpol.2020.114931](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114931).



- Le Croizier, G., Sonke, J. E., Lorrain, A., **Serre, S.**, Besnard, L., Schaal, G., Amezcua-Martinez, F., Point, D. (2022). Mercury stable isotopes suggest reduced foraging depth in oxygen minimum zones for blue sharks. *Marine Pollution Bulletin* **181**, p. 113892.  
DOI : [10.1016/j.marpolbul.2022.113892](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113892).
- Le Gall, J.-Y., Mallet, G. (1972). Technique de pêche à la palangre du requin sonneur (*Lamna nasus* Bonnaterre) et de l'espadon (*Xiphias gladius* Linnaeus) en Atlantique Nord-est. *Bulletin de la Société franco-japonaise d'océanographie* **10.4**, p. 174-177.
- Le Marchand, M., Ben Rais Lasram, F., Araignous, E., Saint-Béat, B., Lassalle, G., Michelet, N., **Serre, S.**, Safi, G., Lejart, M., Niquil, N., Le Loc'h, F. (2022). Potential combined impacts of climate change and non-indigenous species arrivals on Bay of Biscay trophic network structure and functioning. *Journal of Marine Systems* **228**, p. 103704.  
DOI : [10.1016/j.jmarsys.2022.103704](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2022.103704).
- Lea, J. S. E., Wetherbee, B. M., Queiroz, N., Burnie, N., Aming, C., Sousa, L. L., Mucientes, G. R., Humphries, N. E., Harvey, G. M., Sims, D. W., Shivji, M. S. (2015). Repeated, long-distance migrations by a philopatric predator targeting highly contrasting ecosystems. *Scientific Reports* **5.1** (1), p. 11202. DOI : [10.1038/srep11202](https://doi.org/10.1038/srep11202).
- Lee, K., Huveneers, C., Duong, T., Harcourt, R. (2017). The ocean has depth : two- versus three-dimensional space use estimators in a demersal reef fish. *Marine Ecology Progress Series* **572**, p. 223-241. DOI : [10.3354/meps12097](https://doi.org/10.3354/meps12097).
- Léger, J.-B. (24 fév. 2016). Blockmodels : A R-package for estimating in Latent Block Model and Stochastic Block Model, with various probability functions, with or without covariates. DOI : [10.48550/arXiv.1602.07587](https://doi.org/10.48550/arXiv.1602.07587). arXiv : [1602.07587](https://arxiv.org/abs/1602.07587). preprint.
- Lieber, L., Hall, G., Hall, J., Berrow, S., Johnston, E., Gubili, C., Sarginson, J., Francis, M. P., Duffy, C., Wintner, S. P., Doherty, P. D., Godley, B. J., Hawkes, L. A., Witt, M. J., Henderson, S. M., Sabata, E., Shivji, M. S., Dawson, D. A., Sims, D. W., Jones, C. S., Noble, L. R. (2020). Spatio-temporal genetic tagging of a cosmopolitan planktivorous shark provides insight to gene flow, temporal variation and site-specific re-encounters. *Scientific Reports* **10.1** (1), p. 1661. DOI : [10.1038/s41598-020-58086-4](https://doi.org/10.1038/s41598-020-58086-4).
- Lindeløv, J. K. (2020). mcp : an R package for regression with multiple change points. DOI : [DOI:10.31219/osf.io/fzqxv](https://doi.org/10.31219/osf.io/fzqxv).
- Lisney, T. J., Theiss, S. M., Collin, S. P., Hart, N. S. (2012). Vision in elasmobranchs and their relatives : 21st century advances. *Journal of Fish Biology* **80.5**, p. 2024-2054.  
DOI : [10.1111/j.1095-8649.2012.03253.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03253.x).
- Lisney, T. J., Collin, S. P. (2007). Relative eye size in Elasmobranchs. *Brain Behavior and Evolution* **69.4**, p. 266-279. DOI : [10.1159/000100036](https://doi.org/10.1159/000100036).
- Loc'h, F. L., Hily, C. (2005). Stable carbon and nitrogen isotope analysis of *Nephrops norvegicus* / *Merluccius merluccius* fishing grounds in the Bay of Biscay (Northeast Atlantic). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62.1**, p. 123-132.  
DOI : [10.1139/f04-242](https://doi.org/10.1139/f04-242).

- Logan, J. M., Jardine, T. D., Miller, T. J., Bunn, S. E., Cunjak, R. A., Lutcavage, M. E. (2008). Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses : comparison of chemical extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology* **77.4**, p. 838-846. DOI : [10.1111/j.1365-2656.2008.01394.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01394.x).
- Logan, J. M., Lutcavage, M. E. (2010). Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia* **644.1**, p. 231-244. DOI : [10.1007/s10750-010-0120-3](https://doi.org/10.1007/s10750-010-0120-3).
- Lohmann, K. J., Lohmann, C. M. F., Endres, C. S. (2008). The sensory ecology of ocean navigation. *Journal of Experimental Biology* **211.11**, p. 1719-1728. DOI : [10.1242/jeb.015792](https://doi.org/10.1242/jeb.015792).
- Longhurst, A. R. (2007). Ecological geography of the sea. 2nd ed. Amsterdam ; Boston, MA : Academic Press. 542 p. ISBN : 978-0-12-455521-1.
- Lubitz, N., Daly, R., Filmlalter, J. D., Sheaves, M., Cowley, P. D., Naesje, T. F., Barnett, A. (2023). Context drives movement patterns in a mobile marine predator. *Movement Ecology* **11.1**, p. 28. DOI : [10.1186/s40462-023-00390-5](https://doi.org/10.1186/s40462-023-00390-5).
- Lundberg, P. (1988). The evolution of partial migration in Birds. *Trends in Ecology & Evolution* **3.7**, p. 172-175. DOI : [10.1016/0169-5347\(88\)90035-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90035-3).
- MacNeil, M., Skomal, G. B., Fisk, A. (2005). Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Marine Ecology Progress Series* **302**, p. 199-206. DOI : [10.3354/meps302199](https://doi.org/10.3354/meps302199).
- Madigan, D. J., Richardson, A. J., Carlisle, A. B., Weber, S. B., Brown, J., Hussey, N. E. (2021). Water column structure defines vertical habitat of twelve pelagic predators in the South Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* **78.3**, p. 867-883. DOI : [10.1093/icesjms/fsaa222](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa222).
- Madigan, D. J., Brooks, E. J., Bond, M. E., Gelsleichter, J., Howey, L. A., Abercrombie, D. L., Brooks, A., Chapman, D. D. (2015). Diet shift and site-fidelity of oceanic whitetip sharks *Carcharhinus longimanus* along the Great Bahama Bank. *Marine Ecology Progress Series* **529**, p. 185-197. DOI : [10.3354/meps11302](https://doi.org/10.3354/meps11302).
- Madigan, D. J., Shipley, O. N., Carlisle, A. B., Dewar, H., Snodgrass, O. E., Hussey, N. E. (2021). Isotopic tracers suggest limited trans-oceanic movements and regional residency in North Pacific blue sharks (*Prionace glauca*). *Frontiers in Marine Science* **8**, p. 653606. DOI : [10.3389/fmars.2021.653606](https://doi.org/10.3389/fmars.2021.653606).
- Magnan, A. (1929). Les caractéristiques géométriques et physiques des Poissons. *Annales des sciences naturelles. Zoologie*.
- Magozzi, S., Yool, A., Vander Zanden, H. B., Wunder, M. B., Trueman, C. N. (2017). Using ocean models to predict spatial and temporal variation in marine carbon isotopes. *Ecosphere* **8.5**. DOI : [10.1002/ecs2.1763](https://doi.org/10.1002/ecs2.1763).
- Magurran, A. E., Garcia, C. M. (2000). Sex differences in behaviour as an indirect consequence of mating system. *Journal of Fish Biology* **57.4**, p. 839-857. DOI : [10.1111/j.1095-8649.2000.tb02196.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02196.x).



- Mahadevan, A. (2016). The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Annual Review of Marine Science* **8**.1, p. 161-184.  
DOI : [10.1146/annurev-marine-010814-015912](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912).
- Maia, A. M., Wilga, C. A., Lauder, G. V. (2012). Biomechanics of locomotion in Sharks, Rays, and Chimaeras. *Biology of sharks and their relatives*. Sous la dir. de Jeffrey C. Carrier, John A. Musick et Michael R. Heithaus. 2. ed. CRC marine biology series 6. Boca Raton, Florida : CRC Press. ISBN : 978-1-4398-3924-9.
- Maisey, J. G. (2012). What is an 'elasmobranch' ? The impact of palaeontology in understanding elasmobranch phylogeny and evolution. *Journal of Fish Biology* **80**.5, p. 918-951.  
DOI : [10.1111/j.1095-8649.2012.03245.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03245.x).
- Malpica-Cruz, L., Herzka, S. Z., Sosa-Nishizaki, O., Escobedo-Olvera, M. A. (2013). Tissue-specific stable isotope ratios of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and white (*Carcharodon carcharias*) sharks as indicators of size-based differences in foraging habitat and trophic level. *Fisheries Oceanography* **22**.6, p. 429-445. DOI : [10.1111/fog.12034](https://doi.org/10.1111/fog.12034).
- Malpica-Cruz, L., Herzka, S. Z., Sosa-Nishizaki, O., Lazo, J. P. (2012). Tissue-specific isotope trophic discrimination factors and turnover rates in a marine elasmobranch : empirical and modeling results. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **69**.3, p. 551-564.  
DOI : [10.1139/f2011-172](https://doi.org/10.1139/f2011-172).
- Marconi, M., De Maddalena, A. (2001). On the capture of a young porbeagle, *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788), in the Western-Adriatic Sea. *Annales. Series Historia Naturalis* **11**.2, p. 179-184.
- Marie, A. D., Herbinger, C., Fullsack, P., Rico, C. (2019). First reconstruction of kinship in a scalloped hammerhead shark aggregation reveals the mating patterns and breeding sex ratio. *Frontiers in Marine Science* **6**. DOI : [10.3389/fmars.2019.00676](https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00676).
- Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., Bacouillard, L., Beisner, B. E., Bittner, L., Castella, E., Danger, M., Gauthier, O., Karp-Boss, L., Lombard, F., Maps, F., Stemmann, L., Thiébaud, E., Usseglio-Polatera, P., Vogt, M., Laviale, M., Ayata, S.-D. (2021). Functional trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology and Oceanography* **66**.3, p. 965-994. DOI : [10.1002/lno.11655](https://doi.org/10.1002/lno.11655).
- Matheson, C. (1928). Porbeagle shark in the river Towy. *Nature* **122**.3077, p. 608-609.  
DOI : [10.1038/122608b0](https://doi.org/10.1038/122608b0).
- Matley, J. K., Klinard, N. V., Larocque, S. M., McLean, M. F., Brownscombe, J. W., Raby, G. D., Nguyen, V. M., Barbosa Martins, A. P. (2023). Making the most of aquatic animal tracking : a review of complementary methods to bolster acoustic telemetry. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **33**, p. 35-54. DOI : [10.1007/s11160-022-09738-3](https://doi.org/10.1007/s11160-022-09738-3).
- Matthiopoulos, J. (2003). The use of space by animals as a function of accessibility and preference. *Ecological Modelling* **159**.2, p. 239-268.  
DOI : [10.1016/S0304-3800\(02\)00293-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00293-4).

- Maurice, L., Le Croizier, G., Morales, G., Carpintero, N., Guayasamin, J. M., Sonke, J., Paez-Rosas, D., Point, D., Bustos, W., Ochoa-Herrera, V. (2021). Concentrations and stable isotopes of mercury in sharks of the Galapagos Marine Reserve : Human health concerns and feeding patterns. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **215**, p. 112122.  
DOI : [10.1016/j.ecoenv.2021.112122](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112122).
- McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H., Warner, R. R. (2015). Marine defaunation : animal loss in the global ocean. *Science* **347**.6219, p. 1255641.  
DOI : [10.1126/science.1255641](https://doi.org/10.1126/science.1255641).
- McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C., McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* **102**.2, p. 378-390.  
DOI : [10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x).
- McGillicuddy, D. J. (2016). Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic mesoscale. *Annual Review of Marine Science* **8**.1, p. 125-159.  
DOI : [10.1146/annurev-marine-010814-015606](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606).
- McInturf, A. G., Bowman, J., Schulte, J. M., Newton, K. C., Vigil, B., Honig, M., Pelletier, S., Cox, N., Lester, O., Cantor, M., Chapple, T. K. (2023). A unified paradigm for defining elasmobranch aggregations. *ICES Journal of Marine Science* **80**.6, p. 1551-1566.  
DOI : [10.1093/icesjms/fsad099](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsad099).
- McLean, M. J., Mouillot, D., Goascoz, N., Schlaich, I., Auber, A. (2019). Functional reorganization of marine fish nurseries under climate warming. *Global Change Biology* **25**.2, p. 660-674. DOI : [10.1111/gcb.14501](https://doi.org/10.1111/gcb.14501).
- McMahon, K. W., Hamady, L. L., Thorrold, S. R. (2013). A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnology and Oceanography* **58**.2, p. 697-714. DOI : [10.4319/lo.2013.58.2.0697](https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.2.0697).
- McMillan, M. N., Huveneers, C., Semmens, J. M., Gillanders, B. M. (2019). Partial female migration and cool-water migration pathways in an overfished shark. *ICES Journal of Marine Science* **76**.4. Sous la dir. de Caroline Durif, p. 1083-1093.  
DOI : [10.1093/icesjms/fsy181](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy181).
- Mejuto, J., Ortiz, M., García-Cortés, B., Urbina, J. O., Ramos-Cartelle, A. (2010). Historical data and standardized catch rates of porbeagle (*Lamna nasus*) caught as by-catch of the Spanish surface longline fishery targeting swordfish (*Xiphias gladius*) in the Atlantic Ocean. *ICCAT Scientific Papers. Collective Volume of Scientific Papers* **65**.6, p. 2006-2030.
- Mejuto, J., Ramos-Cartelle, A., García-Cortés, B., Fernández-Costa, J. (2020). Size and area distribution of porbeagle (*Lamna nasus*) inferred from a data mining in the Spanish longline fishery targeting swordfish (*Xiphias gladius*) in the Atlantic for the 1987-2017 period. *ICCAT Scientific Papers* **77**.6, p. 89-117.
- Meredith, T. L., Kajiura, S. M., Newton, K. C., Tricas, T. C., Bedore, C. N. (2022). Advances in the Sensory Biology of Elasmobranchs. Carrier, J. C., Simpfendorfer, C. A., Heithaus,

- M. R., Yopak, K. E. *Biology of Sharks and Their Relatives*. 3<sup>e</sup> éd. Boca Raton : CRC Press, p. 143-176. ISBN : 978-1-00-326219-0.
- Miller, J. A., Holloway, P. (2015). Incorporating movement in species distribution models. *Progress in Physical Geography : Earth and Environment* **39**.6, p. 837-849.  
DOI : [10.1177/0309133315580890](https://doi.org/10.1177/0309133315580890).
- Milner-Gulland, E. J., Fryxell, J. M., Sinclair, A. R. E. (2011). Animal migrations. A synthesis. Oxford, New York : Oxford University Press. ISBN : 978-0-19-956899-4.
- Monteiro, M., Castro, S. L. P., Marques, S. C., Freitas, R., Azeiteiro, U. M. (2023). An emergent treat : marine heatwaves - implications for marine decapod crustacean species - an overview. *Environmental Research* **229**, p. 116004.  
DOI : [10.1016/j.envres.2023.116004](https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.116004).
- Montie, S., Thomsen, M. S. (2023). Long-term community shifts driven by local extinction of an iconic foundation species following an extreme marine heatwave. *Ecology and Evolution* **13**.6, e10235. DOI : [10.1002/ece3.10235](https://doi.org/10.1002/ece3.10235).
- Mourier, J., Brown, C., Planes, S. (2017). Learning and robustness to catch-and-release fishing in a shark social network. *Biology Letters* **13**.3, p. 20160824.  
DOI : [10.1098/rsbl.2016.0824](https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0824).
- Mourier, J., Planes, S. (2013). Direct genetic evidence for reproductive philopatry and associated fine-scale migrations in female blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) in French Polynesia. *Molecular Ecology* **22**.1, p. 201-214. DOI : [10.1111/mec.12103](https://doi.org/10.1111/mec.12103).
- Mucientes, G. R., Queiroz, N., Sousa, L. L., Tarroso, P., Sims, D. W. (2009). Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. *Biology Letters* **5**.2, p. 156-159.  
DOI : [10.1098/rsbl.2008.0761](https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0761).
- Mull, C. G., Andrzejaczek, S., Udyawer, V., Dwyer, R. G. (2022). Advances in Methods, Understanding, and Applications of Elasmobranch Movement Ecology. Carrier, J. C., Simpfendorfer, C. A., Heithaus, M. R., Yopak, K. E. *Biology of Sharks and Their Relatives*. 3<sup>e</sup> éd. Boca Raton : CRC Press, p. 357-399. ISBN : 978-1-00-326219-0.
- Munang, R., Thiaw, I., Alverson, K., Mumba, M., Liu, J., Rivington, M. (2013). Climate change and ecosystem-based adaptation : a new pragmatic approach to buffering climate change impacts. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. Terrestrial systems **5**.1, p. 67-71. DOI : [10.1016/j.cosust.2012.12.001](https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.12.001).
- Munroe, S., Meyer, L., Heithaus, M. R. (2022). Elasmobranch foraging strategies and tactics. Carrier, J. C., Simpfendorfer, C. A., Heithaus, M. R., Yopak, K. E. *Biology of Sharks and Their Relatives*. 3<sup>e</sup> éd. Boca Raton : CRC Press, p. 323-355. ISBN : 978-1-00-326219-0.
- Murphy, S. J., Washington, R. (2001). United Kingdom and Ireland precipitation variability and the North Atlantic sea-level pressure field. *International Journal of Climatology* **21**.8, p. 939-959. DOI : [10.1002/joc.670](https://doi.org/10.1002/joc.670).
- Murua, H., Rodriguez-Marin, E., Neilson, J. D., Farley, J. H., Juan-Jordá, M. J. (2017). Fast versus slow growing tuna species : age, growth, and implications for population dynamics

- and fisheries management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **27.4**, p. 733-773.  
DOI : [10.1007/s11160-017-9474-1](https://doi.org/10.1007/s11160-017-9474-1).
- Myrberg Jr. A. A. (1990). Distinctive markings of sharks : ethological considerations of visual function. *Journal of Experimental Zoology* **256**.S5, p. 156-166.  
DOI : [10.1002/jez.1402560520](https://doi.org/10.1002/jez.1402560520).
- Mysterud, A., Loe, L. E., Zimmermann, B., Bischof, R., Veiberg, V., Meisingset, E. (2011). Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence? *Oikos* **120**.12, p. 1817-1825.  
DOI : [10.1111/j.1600-0706.2011.19439.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19439.x).
- Natanson, L., Deacy, B., Joyce, W. N., Sulikowski, J. (2019). Presence of a resting population of female porbeagles (*Lamna nasus*), indicating a biennial reproductive cycle, in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* **117**.1-2 (1-2), p. 70-77.  
DOI : [10.7755/fb.117.1-2.8](https://doi.org/10.7755/fb.117.1-2.8).
- Natanson, L., Mello, J., Campana, S. E. (2002). Validated age and growth of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* **100**.2, p. 266-278.
- Natanson, L., Skomal, G. B., Hoffmann, S., Porter, M., Goldman, K., Serra, D. (2018). Age and growth of sharks : do vertebral band pairs record age? *Marine and Freshwater Research* **69**.9, p. 1440-1452. DOI : [10.1071/mf17279](https://doi.org/10.1071/mf17279).
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**.49, p. 19052-19059.  
DOI : [10.1073/pnas.0800375105](https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105).
- 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**.8, p. 429-436.  
DOI : [10.1890/060150.1](https://doi.org/10.1890/060150.1).
- Nogues, Q., Baulaz, Y., Clavel, J., Aраignous, E., Bourdaud, P., Ben Rais Lasram, F., Dauvin, J.-C., Girardin, V., Halouani, G., Le Loc'h, F., Loew-Turbout, F., Raoux, A., Niquil, N. (2023). The usefulness of food web models in the ecosystem services framework : quantifying, mapping, and linking services supply. *Ecosystem Services* **63**, p. 101550.  
DOI : [10.1016/j.ecoser.2023.101550](https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2023.101550).
- Nosal, A. P., Cartamil, D. P., Ammann, A. J., Bellquist, L. F., Ben-Aderet, N. J., Blincow, K. M., Burns, E. S., Chapman, E. D., Freedman, R. M., Klimley, A. P., Logan, R. K., Lowe, C. G., Semmens, B. X., White, C. F., Hastings, P. A. (2021). Triennial migration and philopatry in the critically endangered soupfin shark *Galeorhinus galeus*. *Journal of Applied Ecology* **58**.8, p. 1570-1582. DOI : [10.1111/1365-2664.13848](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13848).
- O'Brien, W. J., Browman, H. I., Evans, B. I. (1990). Search strategies of foraging animals. *American Scientist* **78**.2, p. 152-160.

- ONU, (2015). *Transforming our World : The 2030 Agenda for Sustainable Development*. Résolution adoptée par l'Assemblée Générale le 25 September 2015 (A/70/L.1).
- Pacoureau, N., Rigby, C. L., Kyne, P. M., Sherley, R. B., Winker, H., Carlson, J. K., Fordham, S. V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M. P., Jabado, R. W., Herman, K. B., Liu, K.-M., Marshall, A. D., Pollom, R. A., Romanov, E. V., Simpfendorfer, C. A., Yin, J. S., Kindsvater, H. K., Dulvy, N. K. (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature* **589**.7843, p. 567-571. DOI : [10.1038/s41586-020-03173-9](https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9).
- Pade, N., Queiroz, N., Humphries, N., Witt, M., Jones, C., Noble, L., Sims, D. (2009). First results from satellite-linked archival tagging of porbeagle shark, *Lamna nasus* : area fidelity, wider-scale movements and plasticity in diel depth changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **370**.1-2, p. 64-74. DOI : [10.1016/j.jembe.2008.12.002](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.12.002).
- Pardini, A. T., Jones, C. S., Noble, L. R., Kreiser, B., Malcolm, H., Bruce, B. D., Stevens, J. D., Cliff, G., Scholl, M. C., Francis, M. P., Duffy, C. A. J., Martin, A. P. (2001). Sex-biased dispersal of great white sharks. *Nature* **412**.6843, p. 139-140. DOI : [10.1038/35084125](https://doi.org/10.1038/35084125).
- Parker, G. (2006). Sexual conflict over mating and fertilization : an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* **361**.1466, p. 235-259. DOI : [10.1098/rstb.2005.1785](https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1785).
- Parsons, G. R. (1990). Metabolism and swimming efficiency of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*. *Marine Biology* **104**.3, p. 363-367. DOI : [10.1007/BF01314338](https://doi.org/10.1007/BF01314338).
- Parsons, G. R., Carlson, J. K. (1998). Physiological and behavioral responses to hypoxia in the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo* : routine swimming and respiratory regulation. *Fish Physiology and Biochemistry* **19**.2, p. 189-196. DOI : [10.1023/A:1007730308184](https://doi.org/10.1023/A:1007730308184).
- Patterson, T. A., Evans, K., Carter, T. I., Gunn, J. S. (2008). Movement and behaviour of large southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in the Australian region determined using pop-up satellite archival tags. *Fisheries Oceanography* **17**.5, p. 352-367. DOI : [10.1111/j.1365-2419.2008.00483.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2008.00483.x).
- Patterson, T. A., Parton, A., Langrock, R., Blackwell, P. G., Thomas, L., King, R. (2017). Statistical modelling of individual animal movement : an overview of key methods and a discussion of practical challenges. *AStA Advances in Statistical Analysis* **101**.4, p. 399-438. DOI : [10.1007/s10182-017-0302-7](https://doi.org/10.1007/s10182-017-0302-7).
- Pedersen, M. W., Patterson, T. A., Thygesen, U. H., Madsen, H. (2011). Estimating animal behavior and residency from movement data. *Oikos* **120**.9, p. 1281-1290. DOI : [10.1111/j.1600-0706.2011.19044.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19044.x).
- Pellegrin, J. (1938). La Lamie long-nez. *La Terre et la vie : revue d'histoire naturelle* **8**.1, p. 18-19. DOI : [10.3406/revec.1940.4050](https://doi.org/10.3406/revec.1940.4050).
- Peterson, B. J., Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**.1, p. 293-320. DOI : [10.1146/annurev.es.18.110187.001453](https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453).

- Petitjean, F., Ketterlin, A., Gançarski, P. (2011). A global averaging method for dynamic time warping, with applications to clustering. *Pattern Recognition* **44**.3, p. 678-693.  
DOI : [10.1016/j.patcog.2010.09.013](https://doi.org/10.1016/j.patcog.2010.09.013).
- Pilgrim, B., Franz-Odenaal, T. (2009). A comparative study of the ocular skeleton of fossil and modern chondrichthyans. *Journal of Anatomy* **214**.6, p. 848-858.  
DOI : [10.1111/j.1469-7580.2009.01077.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2009.01077.x).
- Pingree, R. (1980). Physical oceanography of the Celtic Sea and English Channel. *Elsevier Oceanography Series*. T. 24. Elsevier, p. 415-465. ISBN : 978-0-444-41693-3.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position : models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**.3, p. 703-718.  
DOI : [10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:USITET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2).
- Pratt, H. L., Carrier, J. C. (2001). A review of Elasmobranch reproductive behavior with a case study on the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. *Environmental Biology of Fishes* **60**.1, p. 157-188. DOI : [10.1023/A:1007656126281](https://doi.org/10.1023/A:1007656126281).
- Quinn, T. P. (1980). Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. *Journal of comparative physiology* **137**.3, p. 243-248.  
DOI : [10.1007/BF00657119](https://doi.org/10.1007/BF00657119).
- R Core Team, (2023). R : a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.
- Rae, B. (1962). Porbeagle sharks. *Scottish Fisheries Bulletin* **18**, p. 17-19.
- Ramos, R., González-Solís, J. (2012). Trace me if you can : the use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Frontiers in Ecology and the Environment* **10**.5, p. 258-266. DOI : [10.1890/110140](https://doi.org/10.1890/110140).
- Rangel-Morales, J. M., Rosales-López, L. P., Díaz-Jaimes, P., Amezcua-Martínez, F., Ketchum, J. T., Hoyos-Padilla, M., Corgos, A. (2022). Regional philopatry of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) to nursery areas in the Mexican Pacific. *Hydrobiologia* **849**.14, p. 3083-3099. DOI : [10.1007/s10750-022-04880-2](https://doi.org/10.1007/s10750-022-04880-2).
- Raoult, V., Trueman, C. N., Kingsbury, K. M., Gillanders, B. M., Broadhurst, M. K., Williamson, J. E., Nagelkerken, I., Booth, D. J., Peddemors, V., Couturier, L. I. E., Gaston, T. F. (2020). Predicting geographic ranges of marine animal populations using stable isotopes : a case study of great hammerhead sharks in Eastern Australia. *Frontiers in Marine Science* **7**, p. 594636. DOI : [10.3389/fmars.2020.594636](https://doi.org/10.3389/fmars.2020.594636).
- Régui, J.-M.-F. (1881). Essai sur l'histoire naturelle des Vertébrés de la Provence et des départements circonvoisins. *Bulletin de la Société d'études scientifiques et archéologiques de la ville de Draguignan* **XIII**, p. 462.
- Renshaw, S., Hammerschlag, N., Gallagher, A. J., Lubitz, N., Sims, D. W. (2023). Global tracking of shark movements, behaviour and ecology : a review of the renaissance years of satellite tagging studies, 2010–2020. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **560**, p. 151841. DOI : [10.1016/j.jembe.2022.151841](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2022.151841).



- Resasco, J. (2019). Meta-analysis on a decade of testing corridor efficacy : what new have we learned? *Current Landscape Ecology Reports* **4.3**, p. 61-69.  
DOI : [10.1007/s40823-019-00041-9](https://doi.org/10.1007/s40823-019-00041-9).
- Revill, A. T., Young, J. W., Lansdell, M. (2009). Stable isotopic evidence for trophic groupings and bio-regionalization of predators and their prey in oceanic waters off eastern Australia. *Marine Biology* **156.6**, p. 1241-1253. DOI : [10.1007/s00227-009-1166-5](https://doi.org/10.1007/s00227-009-1166-5).
- Ringler, M., Ursprung, E., Hödl, W. (2009). Site fidelity and patterns of short- and long-term movement in the brilliant-thighed poison frog *Allobates femoralis* (Aromobatidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **63.9**, p. 1281-1293.  
DOI : [10.1007/s00265-009-0793-7](https://doi.org/10.1007/s00265-009-0793-7).
- Robinson, R., Crick, H., Learmonth, J., Maclean, I., Thomas, C., Bairlein, F., Forchhammer, M., Francis, C., Gill, J., Godley, B., Harwood, J., Hays, G., Huntley, B., Hutson, A., Pierce, G., Rehfish, M., Sims, D., Santos, B., Sparks, T., Stroud, D., Visser, M. (2009). Travelling through a warming world : climate change and migratory species. *Endangered Species Research* **7**, p. 87-99. DOI : [10.3354/esr00095](https://doi.org/10.3354/esr00095).
- Rogers, S. I., Ellis, J. R. (2000). Changes in the demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century. *ICES Journal of Marine Science* **57.4**, p. 866-881.  
DOI : [10.1006/jmsc.2000.0574](https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0574).
- Rondelet, G. (1554). De piscibus marinis, libri XVIII, in quibus veræ piscium effigies expressæ sunt. Sous la dir. de Matthiam Bonhomme. Lungduni.
- Runge, C. A., Martin, T. G., Possingham, H. P., Willis, S. G., Fuller, R. A. (2014). Conserving mobile species. *Frontiers in Ecology and the Environment* **12.7**, p. 395-402.  
DOI : [10.1890/130237](https://doi.org/10.1890/130237).
- Runge, C. A., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Hanson, J. O., Possingham, H. P., Fuller, R. A. (2015). Protected areas and global conservation of migratory birds. *Science* **350.6265**, p. 1255-1258. DOI : [10.1126/science.aac9180](https://doi.org/10.1126/science.aac9180).
- Russell, W. M. S., Burch, R. L. (1959). The principles of humane experimental technique. London, UK : Methuen. 238 p.
- Sahrhage, D., Lundbeck, J. (1992). A history of fishing. Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag. ISBN : 978-3-642-77413-3.
- Sakoe, H., Chiba, S. (1978). Dynamic programming algorithm optimization for spoken word recognition. *IEEE Transactions on Acoustics, Speech, and Signal Processing* **26.1**, p. 43-49.  
DOI : [10.1109/TASSP.1978.1163055](https://doi.org/10.1109/TASSP.1978.1163055).
- Salviani, H. (1558). De historia aquatilium animalium liber primus. Cum eorundem formis aere excursis. Romae. 256 p.
- Sanderson, E. W., Redford, K. H., Vedder, A., Coppolillo, P. B., Ward, S. E. (2002). A conceptual model for conservation planning based on landscape species requirements. *Landscape and Urban Planning* **58.1**, p. 41-56. DOI : [10.1016/S0169-2046\(01\)00231-6](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(01)00231-6).

- Sandoval Laurrabaquio-A, N., Islas-Villanueva, V., Adams, D. H., Uribe-Alcocer, M., Alvarado-Bremer, J. R., Díaz-Jaimes, P. (2019). Genetic evidence for regional philopatry of the bull shark (*Carcharhinus leucas*), to nursery areas in estuaries of the Gulf of Mexico and western North Atlantic ocean. *Fisheries Research* **209**, p. 67-74.  
DOI : [10.1016/j.fishres.2018.09.013](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.09.013).
- Sardá-Espinosa, A. (2023). dtwclust : time series clustering along with optimizations for the dynamic time warping distance. Version R package version 5.5.12.
- Saunders, R., Royer, F., Clarke, M. (2011). Winter migration and diving behaviour of porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* **68**.1, p. 166-174. DOI : [10.1093/icesjms/fsq145](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq145).
- Sax, D. F., Early, R., Bellemare, J. (2013). Niche syndromes, species extinction risks, and management under climate change. *Trends in Ecology & Evolution* **28**.9, p. 517-523. DOI : [10.1016/j.tree.2013.05.010](https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.010).
- Schaber, M., Gastauer, S., Cisewski, B., Hielscher, N., Janke, M., Peña, M., Sakinan, S., Thorburn, J. (2022). Extensive oceanic mesopelagic habitat use of a migratory continental shark species. *Scientific Reports* **12**.1 (1), p. 2047.  
DOI : [10.1038/s41598-022-05989-z](https://doi.org/10.1038/s41598-022-05989-z).
- Sède de Liédoux, P. (1884). Recherches sur la ligne latérale des poissons osseux. Sciences Naturelles. Paris : Faculté des sciences. 115 p.
- Semba, Y., Yokawa, K., Matsunaga, H., Shono, H. (2013). Distribution and trend in abundance of the porbeagle (*Lamna nasus*) in the southern hemisphere. *Marine and Freshwater Research* **64**.6 (6), p. 518. DOI : [10.1071/MF12272](https://doi.org/10.1071/MF12272).
- Semmouri, I., De Schampheleere, K. A. C., Mortelmans, J., Mees, J., Asselman, J., Janssen, C. R. (2023). Decadal decline of dominant copepod species in the North Sea is associated with ocean warming : importance of marine heatwaves. *Marine Pollution Bulletin* **193**, p. 115159. DOI : [10.1016/j.marpolbul.2023.115159](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115159).
- Sepulveda, C., Kohin, S., Chan, C., Vetter, R., Graham, J. (2004). Movement patterns, depth preferences, and stomach temperatures of free-swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*, in the Southern California Bight. *Marine Biology* **145**.1, p. 191-199.  
DOI : [10.1007/s00227-004-1356-0](https://doi.org/10.1007/s00227-004-1356-0).
- Sequeira, A. M. M., Heupel, M. R., Lea, M.-A., Eguíluz, V. M., Duarte, C. M., Meekan, M. G., Thums, M., Calich, H. J., Carmichael, R. H., Costa, D. P., Ferreira, L. C., Fernández-Gracia, J., Harcourt, R., Harrison, A.-L., Jonsen, I., McMahon, C. R., Sims, D. W., Wilson, R. P., Hays, G. C. (2019). The importance of sample size in marine megafauna tagging studies. *Ecological Applications* **29**.6 (6), e01947. DOI : [10.1002/eap.1947](https://doi.org/10.1002/eap.1947).
- Serre, S.**, Jung, A., Cherel, Y., Gamblin, C., Hennache, C., Le Loc'h, F., Lorrain, A., Priac, A., Schaal, G., Stephan, E. (under revision). Stable isotopes reveal intrapopulation heterogeneity of porbeagle shark (*Lamna nasus*). *Regional Studies in Marine Science*.



- Shann, E. W. (1923). The embryonic development of the porbeagle shark, *Lamna cornubica*. *Proceedings of the Zoological Society of London* **93**.1, p. 161-171.  
DOI : [10.1111/j.1096-3642.1923.tb02180.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1923.tb02180.x).
- Shepard, E., Ahmed, M., Southall, E., Witt, M., Metcalfe, J., Sims, D. (2006). Diel and tidal rhythms in diving behaviour of pelagic sharks identified by signal processing of archival tagging data. *Marine Ecology Progress Series* **328**, p. 205-213.  
DOI : [10.3354/meps328205](https://doi.org/10.3354/meps328205).
- SHOM, (2015). MNT Bathymétrie de façade Atlantique (Projet Homonim). SHOM.  
DOI : [10.17183/MNT\\_ATL100M\\_HOMONIM\\_WGS84](https://doi.org/10.17183/MNT_ATL100M_HOMONIM_WGS84).
- Silberberger, M. J., Renaud, P. E., Kröncke, I., Reiss, H. (2018). Food-web structure in four locations along the European shelf indicates spatial differences in ecosystem functioning. *Frontiers in Marine Science* **5**, p. 119. DOI : [10.3389/fmars.2018.00119](https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00119).
- Silva, M. A., Fonseca, C. T., Olivar, M. P., Bernal, A., Spitz, J., Chouvelon, T., Jonasdottir, S., Colaço, A., Carmo, V., Sutton, T., Menezes, G., Falkenhaus, T., Bergstad, O. A., Pérez-Jorge, S. (2022). MesopTroph, a database of trophic parameters to study interactions in mesopelagic food webs. *Scientific Data* **9**.1 (1), p. 716.  
DOI : [10.1038/s41597-022-01831-3](https://doi.org/10.1038/s41597-022-01831-3).
- Silvano, R. A. M., Baird, I. G., Begossi, A., Hallwass, G., Huntington, H. P., Lopes, P. F. M., Parlee, B., Berkes, F. (2023). Fishers' multidimensional knowledge advances fisheries and aquatic science. *Trends in Ecology & Evolution* **38**.1, p. 8-12.  
DOI : [10.1016/j.tree.2022.10.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.10.002). pmid : [36369163](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/36369163/).
- Simpfendorfer, C. A., Heupel, M. R. (2012). Assessing habitat use and movement. *Biology of Sharks and their Relatives*. Sous la dir. de Jeffrey C. Carrier, John A. Musick et Michael R. Heithaus. London, UK : CRC Press, p. 579-601. ISBN : 978-1-4398-3924-9.
- Sims, D. W., Southall, E. J., Tarling, G. A., Metcalfe, J. D. (2005). Habitat-specific normal and reverse diel vertical migration in the plankton-feeding basking shark. *Journal of Animal Ecology* **74**.4, p. 755-761. DOI : [10.1111/j.1365-2656.2005.00971.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00971.x).
- Sippel, T., Paige Eveson, J., Galuardi, B., Lam, C., Hoyle, S., Maunder, M., Kleiber, P., Carvalho, F., Tsontos, V., Teo, S. L. H., Aires-da-Silva, A., Nicol, S. (2015). Using movement data from electronic tags in fisheries stock assessment : a review of models, technology and experimental design. *Fisheries Research*. IO Tuna tagging **163**, p. 152-160.  
DOI : [10.1016/j.fishres.2014.04.006](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.04.006).
- Skomal, G. B., Braun, C. D., Chisholm, J. H., Thorrold, S. R. (2017). Movements of the white shark *Carcharodon carcharias* in the North Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **580**, p. 1-16. DOI : [10.3354/meps12306](https://doi.org/10.3354/meps12306).
- Skomal, G. B., Marshall, H., Galuardi, B., Natanson, L. J., Braun, C., Bernal, D. (2021). Horizontal and vertical movement patterns and habitat use of juvenile porbeagles (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic. *Frontiers in Marine Science* **8**, p. 624158.  
DOI : [10.3389/fmars.2021.624158](https://doi.org/10.3389/fmars.2021.624158).

- Southward, A. J., Langmead, O., Hardman-Mountford, N. J., Aiken, J., Boalch, G. T., Dando, P. R., Genner, M. J., Joint, I., Kendall, M. A., Halliday, N. C., Harris, R. P., Leaper, R., Mieszowska, N., Pingree, R. D., Richardson, A. J., Sims, D. W., Smith, T., Walne, A. W., Hawkins, S. J. (2004). Long-term oceanographic and ecological research in the Western English Channel. *Advances in Marine Biology*. T. 47. Elsevier, p. 1-105. ISBN : 978-0-12-026148-2. DOI : [10.1016/S0065-2881\(04\)47001-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(04)47001-1).
- Spaet, J. L. Y., Lam, C. H., Braun, C. D., Berumen, M. L. (2017). Extensive use of mesopelagic waters by a scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) in the Red Sea. *Animal Biotelemetry* **5**.1, p. 20. DOI : [10.1186/s40317-017-0135-x](https://doi.org/10.1186/s40317-017-0135-x).
- Speed, C. W., Field, I. C., Meekan, M. G., Bradshaw, C. J. A. (2010). Complexities of coastal shark movements and their implications for management. *Marine Ecology Progress Series* **408**, p. 275-293. DOI : [10.3354/meps08581](https://doi.org/10.3354/meps08581).
- St. John Glew, K., Graham, L. J., McGill, R. A. R., Trueman, C. N. (2019). Spatial models of carbon, nitrogen and sulphur stable isotope distributions (isoscapes) across a shelf sea : an INLA approach. *Methods in Ecology and Evolution* **10**.4, p. 518-531. DOI : [10.1111/2041-210X.13138](https://doi.org/10.1111/2041-210X.13138).
- Standen, E. M., Lauder, G. V. (2007). Hydrodynamic function of dorsal and anal fins in brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Journal of Experimental Biology* **210**.2, p. 325-339. DOI : [10.1242/jeb.02661](https://doi.org/10.1242/jeb.02661).
- Stehfest, K. M., Patterson, T. A., Barnett, A., Semmens, J. M. (2014). Intraspecific differences in movement, dive behavior and vertical habitat preferences of a key marine apex predator. *Marine Ecology Progress Series* **495**, p. 249-262. DOI : [10.3354/meps10563](https://doi.org/10.3354/meps10563).
- Stevens, J. D. (1973). Stomach contents of the blue shark (*Prionace glauca* L.) off South-West England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **53**.2, p. 357-361. DOI : [10.1017/S0025315400022323](https://doi.org/10.1017/S0025315400022323).
- Stevens, J. D., Dunning, M. C., Machida, S. (1983). Occurrence of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the Tasman Sea. *Japanese Journal of Ichthyology* **30**.3, p. 301-307.
- Stevens, J. D., Lyle, J. (1989). Biology of three hammerhead sharks (*Eusphyra blochii*, *Sphyrna mokarran* and *S. lewini*) from Northern Australia. *Marine and Freshwater Research* **40**.2, p. 129. DOI : [10.1071/MF9890129](https://doi.org/10.1071/MF9890129).
- Storai, T., Celona, A., Zuffa, M., De Maddalena, A. (2005). On the occurrence of the porbeagle, *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788) (Chondrichthyes : Lamnidae), off Italian coasts (northern and central Mediterranean Sea) : A historical survey. *Annales Series historia naturalis* **15**.2 (2), p. 195-202.
- Streit, R. P., Bellwood, D. R. (2023). To harness traits for ecology, let's abandon 'functionality'. *Trends in Ecology & Evolution* **38**.5, p. 402-411. DOI : [10.1016/j.tree.2022.11.009](https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.11.009).
- Strong, W. R. (1996). Shape discrimination and visual predatory tactics in white sharks. *Great white sharks - The biology of Carcharodon carcharias*. Sous la dir. d'A. P. Klimley et D. G. Ainley. San Diego, California : Academic Press, p. 229-240. ISBN : 978-0-12-415031-7.

- Surina, S., Girard, C. (2020). Rencontres avec les requins. *Turtle Prod.* 224 p.
- Sutton, T. T., Clark, M. R., Dunn, D. C., Halpin, P. N., Rogers, A. D., Guinotte, J., Bograd, S. J., Angel, M. V., Perez, J. A. A., Wishner, K., Haedrich, R. L., Lindsay, D. J., Drazen, J. C., Vereshchaka, A., Piatkowski, U., Morato, T., Błachowiak-Samołyk, K., Robison, B. H., Gjerde, K. M., Pierrot-Bults, A., Bernal, P., Reygondeau, G., Heino, M. (2017). A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* **126**, p. 85-102. DOI : [10.1016/j.dsr.2017.05.006](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.05.006).
- Swanson, H. K., Lysy, M., Power, M., Stasko, A. D., Johnson, J. D., Reist, J. D. (2015). A new probabilistic method for quantifying  $n$ -dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology* **96**.2, p. 318-324. DOI : [10.1890/14-0235.1](https://doi.org/10.1890/14-0235.1).
- Swift, D. G., O'Leary, S. J., Grubbs, R. D., Frazier, B. S., Fields, A. T., Gardiner, J. M., Drymon, J. M., Bethea, D. M., Wiley, T. R., Portnoy, D. S. (2023). Philopatry influences the genetic population structure of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) at multiple spatial scales. *Molecular Ecology* **00** (), p. 1-18. DOI : [10.1111/mec.17096](https://doi.org/10.1111/mec.17096).
- Taormina, B., Bald, J., Want, A., Thouzeau, G., Lejart, M., Desroy, N., Carlier, A. (2018). A review of potential impacts of submarine power cables on the marine environment : knowledge gaps, recommendations and future directions. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* **96**, p. 380-391. DOI : [10.1016/j.rser.2018.07.026](https://doi.org/10.1016/j.rser.2018.07.026).
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G. (1993). Connectivity Is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**.3, p. 571-573. DOI : [10.2307/3544927](https://doi.org/10.2307/3544927).
- Testerman, C. B. (2014). Molecular ecology of globally distributed sharks. Thèse de doct. Nova Southeastern University. 202 p.
- Therneau, T., Atkinson, B. (2022). rpart : Recursive Partitioning and Regression Trees. Version R package version 4.1.19.
- Thomson, K. S., Simanek, D. E. (1977). Body form and locomotion in sharks. *American Zoologist* **17**.2, p. 343-354. DOI : [10.1093/icb/17.2.343](https://doi.org/10.1093/icb/17.2.343).
- Thorogood, R., Mustonen, V., Aleixo, A., Aphalo, P. J., Asiegbu, F. O., Cabeza, M., Cairns, J., Candolin, U., Cardoso, P., Eronen, J. T., Hällfors, M., Hovatta, I., Juslén, A., Kovalchuk, A., Kulmuni, J., Kuula, L., Mäkipää, R., Ovaskainen, O., Pesonen, A.-K., Primmer, C. R., Saastamoinen, M., Schulman, A. H., Schulman, L., Strona, G., Vanhatalo, J. (2023). Understanding and applying biological resilience, from genes to ecosystems. *npj biodiversity* **2**.1, p. 16. DOI : [10.1038/s44185-023-00022-6](https://doi.org/10.1038/s44185-023-00022-6).
- Tickler, D., Meeuwig, J. J., Palomares, M.-L., Pauly, D., Zeller, D. (2018). Far from home : distance patterns of global fishing fleets. *Science Advances* **4**.8, eaar3279. DOI : [10.1126/sciadv.aar3279](https://doi.org/10.1126/sciadv.aar3279).
- Tokunaga, S., Watanabe, Y. Y., Kawano, M., Kawabata, Y. (2022). Factors affecting gestation periods in elasmobranch fishes. *Biology Open* **11**.6, bio059270. DOI : [10.1242/bio.059270](https://doi.org/10.1242/bio.059270).

- Trueman, C. N., Jackson, A. L., Chadwick, K. S., Coombs, E. J., Feyrer, L. J., Magozzi, S., Sabin, R. C., Cooper, N. (2019). Combining simulation modeling and stable isotope analyses to reconstruct the last known movements of one of Nature's giants. *PeerJ* **7**, e7912. DOI : [10.7717/peerj.7912](https://doi.org/10.7717/peerj.7912).
- Trueman, C. N., St John Glew, K. (2019). Isotopic tracking of marine animal movement. *Tracking animal migration with stable isotopes*. Sous la dir. de Keith A. Hobson et Leonard I. Wassenaar. Elsevier, p. 137-172. ISBN : 978-0-12-814723-8.
- Udyawer, V. (2022). Scaling of activity space in marine organisms across latitudinal gradients. *The American Naturalist* **201.4**, p. 586-602. DOI : [10.1086/723405](https://doi.org/10.1086/723405).
- Union européenne, (2010). Directive 2010/63/UE du Parlement européen et du Conseil du 22 septembre 2010 relative à la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques. *Journal officiel de l'Union européenne*.
- Van der Merwe, A. B., Lyons, K., Kacev, D., Feldheim, K. (2022). Elasmobranch mating systems. *Biology of Sharks and Their Relatives*. Sous la dir. de Jeffrey C. Carrier, Colin A. Simpfendorfer, Michael R. Heithaus et Kara E. Yopak. 3<sup>e</sup> éd. Boca Raton : CRC Press, p. 203-229. ISBN : 978-1-00-326219-0.
- Van Der Vyver, J., De Bruyn, P., Lipinski, M., Leslie, R. (2015). First record of a porbeagle shark *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788) stranding at sub-Antarctic Marion Island. *Marine Biodiversity Records* **8**. DOI : [10.1017/s1755267215000500](https://doi.org/10.1017/s1755267215000500).
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116.5**, p. 882-892. DOI : [10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x).
- Vlieg, P., Murray, T., Body, D. (1993). Nutritional data on six oceanic pelagic fish species from New Zealand waters. *Journal of Food Composition and Analysis* **6.1**, p. 45-54. DOI : [10.1006/jfca.1993.1006](https://doi.org/10.1006/jfca.1993.1006).
- Waller, M. J., Queiroz, N., Costa, I., Cidade, T., Loureiro, B., Womersley, F. C., Fontes, J., Afonso, P., Macena, B. C. L., Loveridge, A., Humphries, N. E., Southall, E. J., Sims, D. W. (2023). Direct measurement of cruising and burst swimming speeds of the shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) with estimates of field metabolic rate. *Journal of Fish Biology*, p. 1-20. DOI : [10.1111/jfb.15475](https://doi.org/10.1111/jfb.15475).
- Wang, J. (2014). Marker-based estimates of relatedness and inbreeding coefficients : an assessment of current methods. *Journal of Evolutionary Biology* **27.3**, p. 518-530. DOI : [10.1111/jeb.12315](https://doi.org/10.1111/jeb.12315).
- Wang, Z., Horwitz, R., Bowlby, H., Ding, F., Joyce, W. N. (2020). Changes in ocean conditions and hurricanes affect porbeagle *Lamna nasus* diving behavior. *Marine Ecology Progress Series* **654**, p. 219-224. DOI : [10.3354/meps13503](https://doi.org/10.3354/meps13503).
- Waples, R. S., Gaggiotti, O. (2006). What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* **15.6**, p. 1419-1439. DOI : [10.1111/j.1365-294X.2006.02890.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02890.x).

- Watanabe, Y. Y., Papastamatiou, Y. P. (2023). Biologging and biotelemetry : tools for understanding the lives and environments of marine animals. *Annual Review of Animal Biosciences* **11.1**, p. 247-267. DOI : [10.1146/annurev-animal-050322-073657](https://doi.org/10.1146/annurev-animal-050322-073657).
- Watanabe, Y. Y., Payne, N. L., Semmens, J. M., Fox, A., Huvneers, C. (2019). Swimming strategies and energetics of endothermic white sharks during foraging. *Journal of Experimental Biology* **222.4**, jeb185603. DOI : [10.1242/jeb.185603](https://doi.org/10.1242/jeb.185603).
- Wearmouth, V. J., Sims, D. W. (2008). Segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals : behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. T. 54. *Advances in Marine Biology*. Academic Press, p. 107-170. DOI : [10.1016/S0065-2881\(08\)00002-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)00002-3).
- Weih, D. (1973). Optimal fish cruising speed. *Nature* **245**.5419, p. 48-50. DOI : [10.1038/245048a0](https://doi.org/10.1038/245048a0).
- Weir, B. S., Anderson, A. D., Hepler, A. B. (2006). Genetic relatedness analysis : modern data and new challenges. *Nature Reviews Genetics* **7.10**, p. 771-780. DOI : [10.1038/nrg1960](https://doi.org/10.1038/nrg1960).
- Weng, K. C., Boustany, A. M., Pyle, P., Anderson, S. D., Brown, A., Block, B. A. (2007). Migration and habitat of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific Ocean. *Marine Biology* **152.4**, p. 877-894. DOI : [10.1007/s00227-007-0739-4](https://doi.org/10.1007/s00227-007-0739-4).
- White, W. T., O'Neill, H. L., Naylor, G. J. (2022). Taxonomy and Diversity of extant Elasmobranchs. Carrier, J. C., Simpfendorfer, C. A., Heithaus, M. R., Yopak, K. E. *Biology of Sharks and Their Relatives*. 3<sup>e</sup> éd. Boca Raton : CRC Press, p. 31-57. ISBN : 978-1-00-326219-0.
- Whitney, N. M., Crow, G. L. (2007). Reproductive biology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) in Hawaii. *Marine Biology* **151.1**, p. 63-70. DOI : [10.1007/s00227-006-0476-0](https://doi.org/10.1007/s00227-006-0476-0).
- Whitney, N. M., Papastamatiou, Y. P., Holland, K. N., Lowe, C. G. (2007). Use of an acceleration data logger to measure diel activity patterns in captive whitetip reef sharks, *Triaenodon obesus*. *Aquatic Living Resources* **20.4**, p. 299-305. DOI : [10.1051/alr:2008006](https://doi.org/10.1051/alr:2008006).
- Whitney, N., Pratt, H., Pratt, T., Carrier, J. (2010). Identifying shark mating behaviour using three-dimensional acceleration loggers. *Endangered Species Research* **10**, p. 71-82. DOI : [10.3354/esr00247](https://doi.org/10.3354/esr00247).
- Wilberg, M. J., Thorson, J. T., Linton, B. C., Berkson, J. (2009). Incorporating time-varying catchability into population dynamic stock assessment models. *Reviews in Fisheries Science* **18.1**, p. 7-24. DOI : [10.1080/10641260903294647](https://doi.org/10.1080/10641260903294647).
- Williams, H. J., Taylor, L. A., Benhamou, S., Bijleveld, A. I., Clay, T. A., Grissac, S., Demšar, U., English, H. M., Franconi, N., Gómez-Laich, A., Griffiths, R. C., Kay, W. P., Morales, J. M., Potts, J. R., Rogerson, K. F., Rutz, C., Spelt, A., Trevail, A. M., Wilson, R. P., Börger, L. (2020). Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *Journal of Animal Ecology* **89.1**, p. 186-206. DOI : [10.1111/1365-2656.13094](https://doi.org/10.1111/1365-2656.13094).

- Willis, J., Phillips, J., Muheim, R., Diego-Rasilla, F. J., Hobday, A. J. (2009). Spike dives of juvenile southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) : a navigational role? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**.1, p. 57-68. DOI : [10.1007/s00265-009-0818-2](https://doi.org/10.1007/s00265-009-0818-2).
- Wilson, R. P., White, C. R., Quintana, F., Halsey, L. G., Liebsch, N., Martin, G. R., Butler, P. J. (2006). Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals : the case of the cormorant. *Journal of Animal Ecology* **75**.5, p. 1081-1090. DOI : [10.1111/j.1365-2656.2006.01127.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01127.x).
- Wiltschko, W., Wiltschko, R. (2005). Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology A* **191**.8, p. 675-693.  
DOI : [10.1007/s00359-005-0627-7](https://doi.org/10.1007/s00359-005-0627-7).
- Winter, S. T., Fahmi, Rudianto, D., Laglbauer, B. J. L., Ender, I., Simpfendorfer, C. A. (2020). Immature individuals dominate elasmobranch fisheries of the Bali Strait. *Marine and Freshwater Research* **71**.11, p. 1488-1500. DOI : [10.1071/MF19300](https://doi.org/10.1071/MF19300).
- Wu, N. C., Seebacher, F. (2022). Physiology can predict animal activity, exploration, and dispersal. *Communications Biology* **5**.1, p. 1-11. DOI : [10.1038/s42003-022-03055-y](https://doi.org/10.1038/s42003-022-03055-y).
- Wyatt, A. S., Matsumoto, R., Chikaraishi, Y., Miyairi, Y., Yokoyama, Y., Sato, K., Ohkouchi, N., Nagata, T. (2019). Enhancing insights into foraging specialization in the world's largest fish using a multi-tissue, multi-isotope approach. *Ecological Monographs* **89**.1, e01339.  
DOI : [10.1002/ecm.1339](https://doi.org/10.1002/ecm.1339).
- Yates, P., Heupel, M., Tobin, A., Simpfendorfer, C. (2012). Diversity in young shark habitats provides the potential for portfolio effects. *Marine Ecology Progress Series* **458**, p. 269-281.  
DOI : [10.3354/meps09759](https://doi.org/10.3354/meps09759).



## **Annexe A**

### **Projet LAMNA - Communiqué de presse de l'APECS**







---

## Projet LAMNA

### Requins taupes du Trégor-Goëlo

#### *Vers plus de connaissances et une meilleure protection*

---

#### Note de présentation – Novembre 2020

---

Le requin taupe commun (*Lamna nasus*) constitue un enjeu de conservation particulièrement fort en Europe. Cette espèce a longtemps été pêchée en Atlantique nord-est, notamment au nord et à l'ouest des îles britanniques, en Mer Celtique, dans le Golfe de Gascogne et en Manche. L'espèce a été inscrite en 1996 sur la liste rouge des espèces menacées de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) avec le statut « Vulnérable - VU ». En 2006, les sous-populations d'Atlantique Nord-Est et de Méditerranée ont été inscrites sur cette même liste avec le statut « En danger critique d'extinction - CR ». Depuis, l'espèce a été inscrite sur d'autres conventions internationales et en application du principe de précaution, l'Europe a décidé d'interdire la pêche du requin taupe commun dans ses eaux en 2010.

Bien qu'elle soit peu documentée, la présence du requin taupe commun est attestée de longue date dans les eaux de Manche occidentale. Mais ces dernières années ont été marquées par une augmentation du nombre d'observations signalées à l'APECS. Ces observations proviennent pour la plupart d'une zone située à proximité des côtes du Trégor et du Goëlo dans les Côtes d'Armor et ont un caractère saisonnier. L'augmentation apparente de la présence de l'espèce suggère que cette zone pourrait jouer un rôle important au cours du cycle de vie de l'espèce.

Le projet LAMNA vise à **comprendre comment les requins taupes communs utilisent les eaux côtières du Trégor et du Goëlo et à évaluer l'importance de cette zone pour l'espèce**. Ces nouvelles connaissances seront partagées avec l'ensemble des parties prenantes afin de **construire un diagnostic partagé**. Sur cette base, **des propositions de mesures de gestion et de protection pourront être élaborées collectivement si besoin**. L'objectif du projet est aussi de **mieux faire connaître le requin taupe commun et sensibiliser à la nécessité d'agir pour sa conservation** au travers de différentes actions.

Le projet a été conçu par l'Association Pour l'Etude et la Conservation des Sélaciens (APECS). Une collaboration a été mise en place avec le Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), Unité mixte de recherche UBO-CNRS-IRD-Ifremer, permettant qu'une partie des actions soient réalisées dans le cadre d'un doctorat. Le projet est prévu pour se dérouler sur quatre ans, de 2020 à 2023.

---

#### Contacts :

- APECS : Eric STEPHAN (coordinateur) / 06 77 59 69 83 / [asso@asso-apecs.org](mailto:asso@asso-apecs.org)  
- LEMAR : Sandrine SERRE (doctorante) / [sandrine.serre@univ-brest.fr](mailto:sandrine.serre@univ-brest.fr)



## Partenaires

Plusieurs partenaires financiers et techniques accompagnent le projet.

UNION EUROPÉENNE  
UNANIEZH EUROPA



L'Europe s'engage  
en Bretagne / Avec le Fonds européen  
pour les affaires maritimes et la pêche



## Actions prévues

### Amélioration des connaissances

Plusieurs méthodes complémentaires sont mises en œuvre pour **mieux caractériser la présence des requins taupes communs dans les eaux côtières du Trégor et du Goëlo** et pour **étudier leurs déplacements**.

Le marquage d'une dizaine de requins avec une balise acoustique est prévu pour étudier les déplacements au sein de la zone d'étude. Une fois équipés, les animaux sont suivis en bateau au moyen d'un hydrophone et d'un récepteur embarqués. Ces suivis dits actifs peuvent durer sur une journée entière. Ils apportent des informations sur la façon dont les requins utilisent cet habitat côtier. Des secteurs particulièrement utilisés pourront éventuellement être mis en évidence. Si les requins équipés continuent de fréquenter la zone dans les jours ou dans les mois qui suivent le marquage, ils peuvent être détectés au moyen de l'hydrophone et du récepteur et donc faire éventuellement l'objet de plusieurs suivis.

Le requin taupe commun étant capable d'effectuer de grands déplacements, il est aussi prévu d'équiper une quinzaine de requins avec une balise archive à détachement programmé appelée PSAT (Pop-up Satellite Archival Tag). Une fois accrochée sur l'animal, la balise mesure et enregistre plusieurs paramètres à intervalles réguliers. Après une période plus ou moins longue programmée

2

#### Contacts :

- APECS : Eric STEPHAN (coordinateur) / 06 77 59 69 83 / [asso@asso-apecs.org](mailto:asso@asso-apecs.org)  
- LEMAR : Sandrine SERRE (doctorante) / [sandrine.serre@univ-brest.fr](mailto:sandrine.serre@univ-brest.fr)



par l'utilisateur et pouvant aller jusqu'à un an, la balise se décroche et remonte à la surface pour transmettre les données enregistrées via les satellites du système Argos. Il est alors possible de connaître le parcours réalisé le plus probable. Ces balises qui permettent donc des suivis à grande échelle, apportent aussi des informations sur le profil des plongées de l'animal ainsi que sur les caractéristiques des masses d'eau traversées. Ces suivis permettront d'identifier d'éventuelles connexions entre la zone côtière étudiée et d'autres zones géographiques occupées par l'espèce en Atlantique nord-est. Des suivis longs (un an) permettront aussi de savoir où sont les requins en dehors de la période à laquelle ils sont observés dans la zone d'étude (l'été principalement) et si les requins reviennent d'une année sur l'autre dans la zone.

Pour la pose des balises, les requins sont capturés à la canne en collaboration avec une équipe de pêcheurs sportifs (technique testée en 2018 et 2019). Des hameçons circulaires sans ardillon sont utilisés. Leur forme les rend difficile à accrocher ailleurs qu'au coin de la bouche du requin. Il n'y a donc pas de risque de blesser le requin au niveau des organes internes et le décrochage pour libérer le requin est facilité. Les balises sont accrochées sur le dos de l'animal au moyen de deux petites fléchettes plantées sous la peau, sans que le requin ne soit sorti de l'eau. Une autorisation de pêche à des fins scientifiques a été obtenue pour permettre les captures.

Les acteurs locaux de la vie maritime sont par ailleurs invités à signaler leurs observations. Ces informations compléteront celles déjà collectées par l'APECS au cours de ces dernières années. Elles permettront de dresser une image complémentaire de la présence de l'espèce dans la zone et de pointer du doigt d'éventuels événements exceptionnels. Cette action participe également à sensibiliser les usagers de la mer à la présence de l'espèce.

Enfin, il est envisagé de mobiliser la connaissance empirique des pêcheurs professionnels, qu'elle concerne l'époque où l'espèce était encore exploitée en Manche ou la situation actuelle. Les pêcheurs sont en effet des observateurs privilégiés de l'environnement marin, qui de plus, fréquentent la mer toute l'année. L'idée est de réaliser des entretiens de pêcheurs volontaires afin d'obtenir des informations sur les zones et périodes de présence de l'espèce.

Un second volet est consacré à **l'étude de l'écologie trophique** des requins taupes qui utilisent les eaux côtières du Trégor-Goëlo. En se basant sur le principe de « je suis ce que je mange » (la composition des tissus d'un organisme reflète celle de son alimentation), l'analyse des traceurs trophiques que sont les isotopes stables permet de renseigner sur le niveau trophique de l'espèce étudiée mais aussi sur le type d'environnement fréquenté lors des phases d'alimentation. Selon la vitesse de régénération des tissus sur lesquels les mesures isotopiques sont effectuées, les ratios isotopiques apportent des informations à court terme ou à plus long terme. Pour chaque requin capturé, un petit échantillon de muscle est donc prélevé par biopsie et une prise de sang est réalisée. La comparaison de la composition isotopique du sang, un tissu avec un taux de renouvellement élevé, et du muscle qui se régénère plus lentement permettra de savoir si l'utilisation de la zone côtière pour se nourrir a débuté peu de temps avant le prélèvement (différence marquée entre le sang et le muscle) ou au contraire si le requin fréquentait un environnement côtier depuis plusieurs mois (peu de différence).

3

**Contacts :**

- APECS : Eric STEPHAN (coordinateur) / 06 77 59 69 83 / [asso@asso-apecs.org](mailto:asso@asso-apecs.org)  
- LEMAR : Sandrine SERRE (doctorante) / [sandrine.serre@univ-brest.fr](mailto:sandrine.serre@univ-brest.fr)



**APECS**  
Association Pour l'Etude  
et la Conservation des Sélaciens



**LEMAR**  
laboratoire des sciences  
de l'environnement marin  
UBO | CNRS | IRD | Ifremer



Université de Bretagne Occidentale

Cette combinaison d'approches devrait permettre de dire si les requins fréquentent la zone toute l'année ou si leur présence n'est que saisonnière comme les observations le laissent penser. Il sera également possible d'évaluer le degré de fidélité des requins à la zone et d'identifier les éventuelles connections avec d'autres secteurs géographiques occupés par l'espèce en Europe.

### Education et sensibilisation

Des conférences grand public seront organisées à partir de 2021 afin de mieux faire connaître le requin taupe commun et présenter les actions menées dans le cadre du projet à la population locale. Le projet sera également présenté à l'occasion de différents événements grand public.

Un projet sera également proposé aux écoles du secteur au cours de l'année scolaire 2021-2022. L'idée est de rendre les plus jeunes acteurs de l'éducation à l'environnement sur leur territoire en leur proposant de créer un support d'information à destination du grand public et notamment de la population touristique. Ce support pourrait prendre la forme d'une fresque ou de panneaux visant à mieux faire connaître le requin taupe commun et à faire prendre conscience de son appartenance au patrimoine naturel local et plus largement régional. Différents équipements locaux accueillant du public, tels que l'Aquarium marin de Trégastel, la Maison du littoral de Ploumanac'h ou encore la Maison de la Réserve naturelle des Sept-Iles pourraient participer à ce projet pédagogique et à termes présenter les supports créés par les enfants.

Le tournage d'un film documentaire de format court a été prévu. Ce film pourra être présenté en complément du support pédagogique créé et réalisé avec les enfants. Le format court permettra également de présenter ce film sur des stands lors de différents événements.

De nouvelles collaborations et d'autres actions pourront être développées en cours de projet si des occasions se présentent.

### Information et concertation des parties prenantes

Les résultats du projet seront valorisés et présentés aux principaux acteurs concernés.

La communauté scientifique sera informée au travers de présentations lors de conférences internationales et à la fin du projet par des publications scientifiques. Les résultats seront également mis à disposition des groupes d'experts sur les éla-smobranche afin qu'ils puissent servir lors des prochaines évaluations de la population de requins taupes communs de l'Atlantique nord-est.

Des réunions seront organisées avec les usagers de la mer, en particulier les pêcheurs professionnels, les pêcheurs plaisanciers et les plongeurs locaux, afin de les informer des résultats obtenus et de pouvoir co-construire avec eux un diagnostic. Il sera alors envisageable de réfléchir collectivement à de nouvelles propositions de mesures de gestion, notamment des mesures spatio-temporelles.

#### **Contacts :**

- APECS : Eric STEPHAN (coordinateur) / 06 77 59 69 83 / [asso@asso-apecs.org](mailto:asso@asso-apecs.org)

- LEMAR : Sandrine SERRE (doctorante) / [sandrine.serre@univ-brest.fr](mailto:sandrine.serre@univ-brest.fr)

## Le projet en images



1. Récepteur et tag acoustique  
(E. Stephan-APECS)



2. Tags acoustiques et tags archive  
(E. Stephan-APECS)



3. La capture  
(P. Poisson-APECS)



4. La pose de balise  
(J-F Le Roux-APECS)



5. Requin équipé d'une marque archive  
(A. Deniau-RNN des Sept-Iles)



6. Zoom sur marque archive posée  
(A. Rohr-APECS)



7. Prise de sang  
(H. Gadenne-APECS)



8. Suivi acoustique  
(E. Stephan-APECS)



9. Requin taupe à la surface  
(A. Rohr-APECS)



10. (F. Bonnaire)



11. (F. Bonnaire)



12. (P. Dury)

Vidéo présentant l'opération test menée en septembre 2018, en amont du lancement du projet LAMNA : <https://www.youtube.com/watch?v=A7XkNS-fa94>

### Contacts :

- APECS : Eric STEPHAN (coordinateur) / 06 77 59 69 83 / [asso@asso-apecs.org](mailto:asso@asso-apecs.org)  
- LEMAR : Sandrine SERRE (doctorante) / [sandrine.serre@univ-brest.fr](mailto:sandrine.serre@univ-brest.fr)





**APECS**  
Association Pour l'Etude  
et la Conservation des Séliaciens



**LEMAR**  
laboratoire des sciences  
de l'environnement marin  
UBO | CNRS | IRD | Ifremer



Université de Bretagne Occidentale

## Présentation de l'APECS et du LEMAR

---

**L'Association Pour l'Etude et la Conservation des Séliaciens (APECS)** est une association Loi de 1901 créée à Brest en 1997 en vue d'agir pour la conservation des requins et des raies, et plus largement pour la préservation des écosystèmes marins qu'ils occupent. Elle compte aujourd'hui environ 150 adhérents. L'association contribue à l'amélioration des connaissances en développant des projets d'étude et de suivi sur plusieurs espèces ainsi que des programmes de sciences participatives permettant aux citoyens de participer. Elle travaille sur une vaste zone d'étude (les eaux de France métropolitaine) et dans divers domaines et est ainsi amenée à collaborer avec différentes structures. L'APECS s'attache aussi à développer de nombreuses actions de sensibilisation et d'éducation à l'environnement auprès de différents publics, scolaires, grand public, usagers de la mer, afin de diffuser les connaissances, de mieux faire connaître les requins et les raies et de sensibiliser à la nécessité d'agir pour leur conservation. Depuis quelques années, l'APECS répond également à la demande croissante de conseils et d'expertises. Elle met donc à disposition des décideurs, des gestionnaires, des élus, ses compétences et connaissances scientifiques, son savoir-faire et son réseau.

APECS

13 rue Jean-François Tartu - BP 51151

29211 Brest Cedex 1

<https://asso-apecs.org/>

Facebook, Instagram, Twitter : AssoAPECS

**Le Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR)** est un laboratoire résolument interdisciplinaire. Il regroupe des écologues, biologistes, microbiologistes, biogéochimistes, chimistes, physiciens et des juristes de l'environnement, dans le but de comprendre et modéliser les systèmes marins au sein de la biosphère, définir les caractéristiques du milieu et des organismes, et décrypter leurs interactions. Le LEMAR est une UMR, Unité Mixte de Recherche, rattachée à l'Université de Bretagne Occidentale (UBO), au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) et à l'Ifremer. Le LEMAR est également partie prenante de l'Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM) de l'UBO.

Le LEMAR contribue fortement aux enseignements de la Faculté des Sciences et de l'IUT de Brest à l'UBO et s'implique depuis de nombreuses années dans la médiation scientifique, la diffusion et la vulgarisation de la recherche scientifique sur ses propres thématiques (environnement marin, climat).

LEMAR

Institut Universitaire Européen de la Mer - Technopôle Brest-Iroise - Rue Dumont D'urville

29280 Plouzané

<https://www-iuem.univ-brest.fr/lemar/>

### Contacts :

- APECS : Eric STEPHAN (coordinateur) / 06 77 59 69 83 / [asso@asso-apecs.org](mailto:asso@asso-apecs.org)

- LEMAR : Sandrine SERRE (doctorante) / [sandrine.serre@univ-brest.fr](mailto:sandrine.serre@univ-brest.fr)

## **Annexe B**

**Description originale du requin-taupe  
commun par Bonnaterre (1788)**





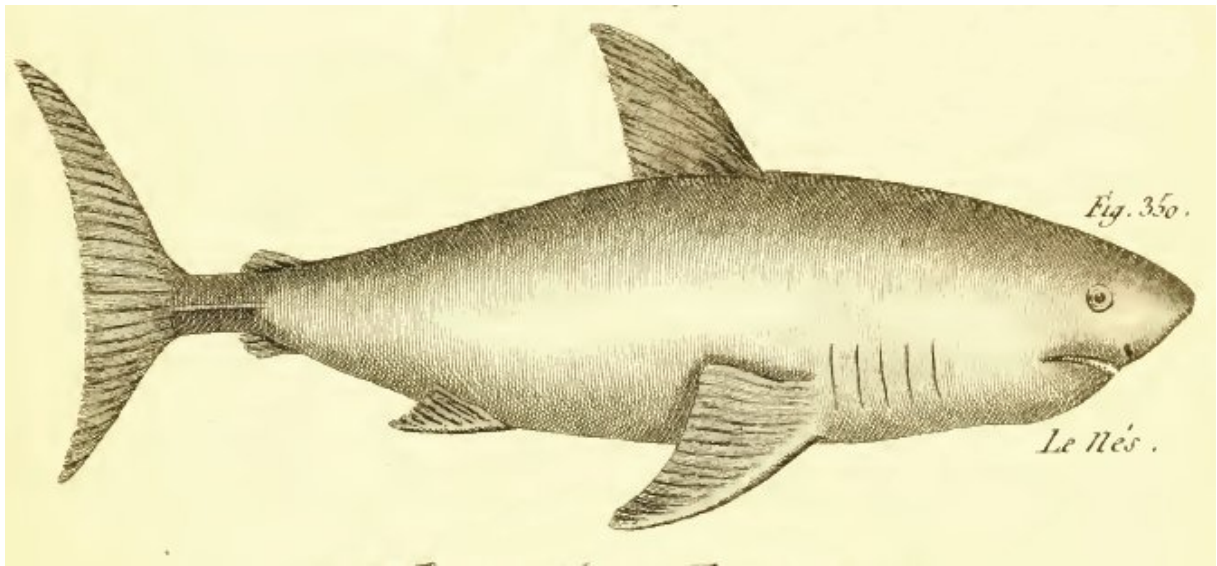


FIG. B.1 : Illustration du Nez, *Squalus nasus* (Bonnaterre 1788)

« LE NEZ *S. Nasus S. rostro conico, punctis pertufo :caudâ utrinquè carinatâ : pinnâ dorsali posteriore anali oppositâ*

Le museau conique & percé de petits trous : une saillie en forme de carène de chaque côté de la queue : la seconde nageoire du dos opposée à celle de l'anus. (figure B.1)

La forme conique & relevée du museau de ce poisson lui a fait donner le nom de Nez : ses mâchoires sont garnies de trois rangées de dents alongées, mobiles, aiguës, dilatées à leur base, & courbées vers le fond de la gueule. Toutes les nageoires sont triangulaires ; la première du dos est placée au milieu du corps, presque à l'aplomb de celles de la poitrine ; la seconde est en dessus des saillies latérales de la queue, vis-à-vis celle de l'anus ; la nageoire de la queue représente un fer de faux. La ligne latérale commence au dessous des yeux, et après avoir fait quelques zigzags, elle va former vers le bout de la queue un pli longitudinal et saillant. On voit encore un enfoncement à la base de la nageoire de la queue, en dessus & en dessous. La peau est lisse, légèrement marbrée : un individu desséché, qui est au cabinet du Roi, a deux pieds & demi de longueur. C'est le *Beumaris* de M. Pennant. Zool. brit. vol. 3, pag. 118. M. Broussonet, Mem. de l'Acad. des Scienc. 1980, p.646 »

Bonnaterre, J. P. (1788). Ichthyologie. *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature*. Paris. p. 215.

**Titre :** Importance fonctionnelle des zones côtières dans le cycle de vie du requin-taupe commun, *Lamna nasus* : cas des femelles du Trégor-Goëlo

**Mot clés :** écologie du mouvement, télémétrie, isotopes stables, mégafaune marine, espèce mobile

**Résumé :** Les prédateurs supérieurs sont des acteurs majeurs des écosystèmes marins. Ils influencent le fonctionnement global par leur capacité de déplacement, assurant ainsi la connectivité entre des habitats distants nécessaires à leur cycle de vie, appelés zones fonctionnelles. Le requin-taupe commun (*Lamna nasus*) est un prédateur supérieur qui fréquente la haute mer, le plateau continental et les eaux côtières, notamment pendant l'été. Depuis plusieurs années l'espèce est observée proche du littoral et en saison estivale dans le Trégor-Goëlo (Côtes d'Armor). La fréquentation de cette zone côtière de Bretagne par les requins taupes soulève la question de la fonctionnalité de l'habitat côtier dans leur cycle de vie (alimentation, reproduction, nourricerie). Ces travaux ont pour objectif d'identifier les dynamiques spatio-temporelles d'exploitation des eaux de l'Atlantique Nord-Est afin d'identifier le rôle fonctionnel des eaux

côtières dans le cycle de vie du requin-taupe commun. Les femelles de requin-taupe commun fréquentant les eaux côtières du Trégor-Goëlo ont été équipées de balises archives à transmission satellite et des prélèvements de muscle et de sang ont été réalisés. La combinaison des analyses isotopiques des tissus musculaire et sanguin, des reconstructions de traces à partir des données des balises et des comportements journaliers verticaux a permis de préciser les dynamiques spatio-temporelles des femelles du Trégor-Goëlo. En effet, les eaux de la Manche et de la mer Celtique apparaissent comme des zones d'alimentation majeures, procurent un habitat pour les femelles reproductrices et hébergent tous les stades de vie d'une espèce vulnérable. De ce fait ce travail met en lumière l'importance des zones côtières dans le cycle de vie des femelles de requin-taupe commun qui favorisent la pérennité de l'espèce.

**Title:** Functional importance of coastal areas in the life cycle of porbeagle shark, *Lamna nasus*: females from Trégor-Goëlo case study

**Keywords:** movement ecology, biologging, stable isotopes, marine megafauna, mobile species

**Abstract:** Top predators play crucial role in marine ecosystems. They influence ecosystem functioning through their free-ranging capability, ensuring connectivity between distant ecosystems necessary for their life cycle that are functional zones. The porbeagle shark (*Lamna nasus*) is a top predator that frequents open-ocean, continental shelf and coastal waters, particularly during summer. For several years, porbeagle sharks had been reported close to shoreline during summer in Trégor-Goëlo (Côtes d'Armor, France). Presence of porbeagle sharks along Brittany coast raises the question of coastal habitat functionality in their life cycle (feeding, reproduction, nursery). The aim of this work is to identify the spatio-temporal dynamics of porbeagle sharks inhabiting North-East Atlantic Ocean in or-

der to determine the functional role of coastal waters in porbeagle shark's life cycle. Porbeagle shark females frequenting the coastal waters of Trégor-Goëlo were equipped with satellite-transmitting archival tags and muscle and blood tissues were sampled. The combination of stable isotope analyses of muscle and blood tissues, track reconstruction from tags data and daily vertical behaviour has enabled us to pinpoint the spatio-temporal dynamics of females in Trégor-Goëlo. The waters of the English Channel and the Celtic Sea are major feeding grounds, provide a habitat for breeding females and host all the life stages of this vulnerable species. Thus, this work highlights the importance of coastal areas in the life cycle of porbeagle shark females, ensuring species' survival.