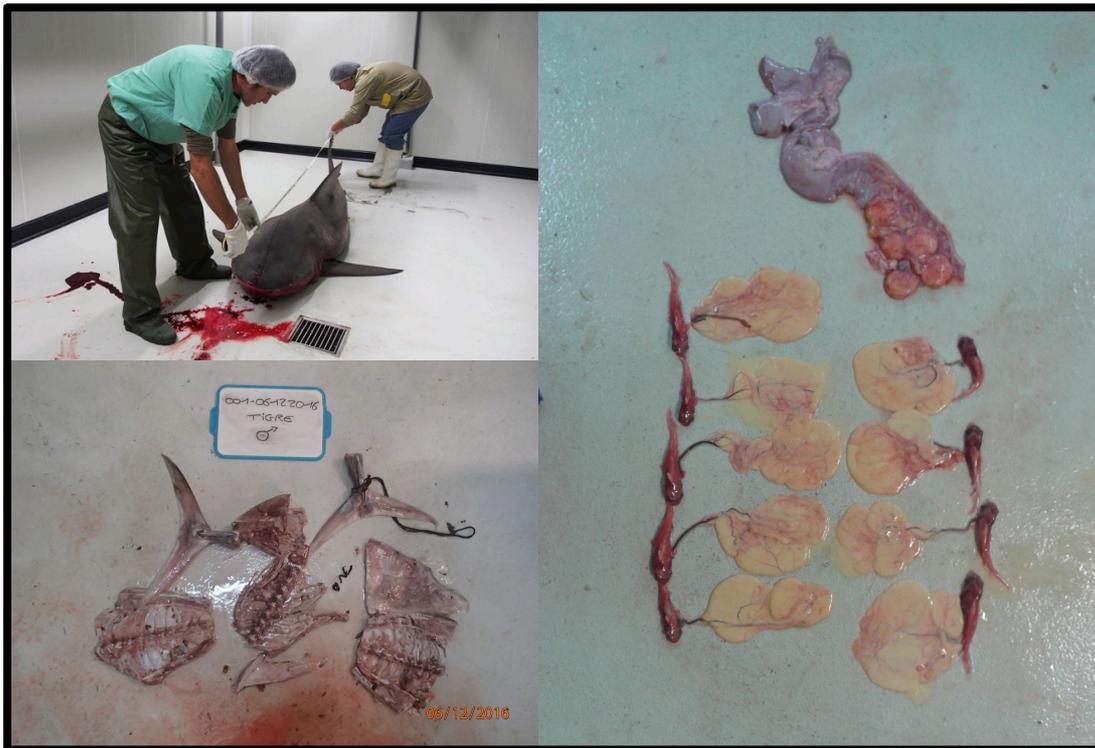


RAPPORT FINAL

Ecologie et Comportement des Requins Côtiers de La Réunion (ECORECO-RUN)



Porteur de projet : Université de La Réunion, UMR Entropie

Résumé : Le programme EcoReco-Run (Ecologie et Comportement des Requins Côtiers de La Réunion) s'est déroulé entre juillet 2015 et mai 2017. Financé par la DEAL-Réunion et la DRRT-Réunion dans le cadre du plan gouvernemental de réduction du risque requin à La Réunion, il avait pour objectifs d'améliorer les connaissances sur l'écologie trophique, la biologie de la reproduction, la dynamique des populations et la génétique des populations des requins tigre (*Galeocerdo cuvier*) et bouledogue (*Carcharhinus leucas*). Pour cela, l'ensemble des requins pêchés dans le cadre du programme de pêche expérimental Caprequins2 a été disséqué pour réaliser des mesures biométriques et prélever des échantillons biologiques. En parallèle du travail de terrain et de constitution d'un réseau de pêcheurs amateurs ont contribué à la récolte de quelques échantillons supplémentaires sur des requins bouledogue juvéniles, stade de vie le moins connu chez cette espèce. L'analyse des résultats a permis d'améliorer globalement les connaissances sur les deux espèces, bien que l'ensemble soit encore peu robuste du fait de l'hétérogénéité dans le jeu de données.

Le travail sur l'écologie trophique a montré la dominance du poisson dans le régime alimentaire des deux espèces, la plus grande diversité de proies chez le requin tigre et l'importance des déchets de pêche et d'organismes d'origine terrestre dans le régime alimentaire du requin tigre.

A partir de l'étude de la maturation des gonades, les tailles à maturité ont été déterminées chez les deux espèces pour les deux sexes. En complément, l'étude des embryons issus des femelles gestantes combinée à celle des gonades ont permis de proposer le cycle de reproduction des deux espèces à La Réunion.

L'analyse des marqueurs génétiques développés à La Réunion précédemment suggère une forte connectivité entre les individus des populations de requin tigre et bouledogue à La Réunion et celles de l'indo-pacifique.

La poursuite des travaux permettra de renforcer ces résultats et d'affiner les connaissances sur la biologie et l'écologie des deux espèces, ce qui pourrait aider à mieux gérer le risque requin à La Réunion.

Sommaire

1- CONTEXTE ET OBJECTIFS DU PROJET ECoReCo-RUN	1
2- MATERIELS ET METHODES	5
3- RESULTATS ET DISCUSSION	8
4- IMPACT DU PROJET	42
5- REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	44

1- CONTEXTE ET OBJECTIFS DU PROJET ECORECO-RUN

Depuis 2011, l'île de La Réunion a connu 25 attaques de requin, dont 9 mortelles (dernière attaque mortelle le 29/04/2017 à St Leu), essentiellement localisées sur le littoral ouest. L'île, de part sa situation géographique et son contexte océanique, est naturellement exposée au risque d'attaque de requins. Ces dernières ont d'ailleurs toujours existé à La Réunion, mais semble plus fréquentes depuis 2011. Dans le contexte actuel de mondialisation de l'économie et de l'information d'une part et dans celui d'un développement de l'île autour du tourisme, des activités nautiques et de l'économie bleue d'autre part, les attaques de requin ont un impact négatif pour la dynamique économique de l'île, en plus des conséquences humaines. Cette situation a renforcé les difficultés socio-économiques que connaît l'île et s'est traduite par une situation qualifiée de « crise requin ».

Face à cette situation, les autorités ont mis en place un plan gouvernemental « requin », dont les objectifs sont de prévenir et réduire le risque requin à La Réunion de façon durable, c'est à dire en prenant en compte les dimensions économique, sociale et environnementale de cette crise. Le plan ambitionne de tout mettre en œuvre pour préserver les usages multiples de la mer sur le littoral de l'île. Parmi les actions financées par ce plan gouvernemental, celles qui concernent la connaissance scientifique, dont l'objectif est de mieux connaître les espèces de requin impliquées dans les attaques afin d'apporter des éléments d'aide à la gestion du risque, tout en préservant la biodiversité et les équilibres écologiques. En effet, cette situation de crise aux conséquences locales ne doit pas faire oublier le contexte global de changement climatique, d'érosion de la biodiversité, de surexploitation des ressources marines (dont de nombreuses espèces de requin) et de perturbations parfois profondes des équilibres écologiques aux conséquences socio-économiques, bien que difficilement quantifiables, très néfastes pour le développement des sociétés humaines. De plus, il n'est pas exclu que les causes de cette série d'attaques aient des origines qui dépassent largement le cadre réunionnais (Chapman & McPhee 2016), c'est à dire qu'une ou une série de perturbations globales (échelle du bassin océanique) aient des répercussions locales (île de La Réunion).

Bien que les requins soient des espèces emblématiques, leur biologie et leur écologie restent globalement peu documentées à l'échelle mondiale. Les connaissances sont néanmoins plus importantes sur les principales espèces impliquées dans les attaques, à savoir le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*), le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) et le requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*). A La Réunion jusqu'au début de la crise requin, aucune étude n'avait été menée sur ces animaux, en particulier sur les requin tigre et bouledogue, les deux espèces principalement impliquées dans les attaques. La seule étude conduite sur le sujet concerne le domaine médical (Vangrevelynghé 1994). La première étude sur la biologie, l'écologie et le comportement des deux espèces a été le programme CHARC, développé en première réponse aux besoins de connaissances sur les requins tigre et bouledogue à La Réunion. Ce programme de recherche pluridisciplinaire a permis d'obtenir des résultats importants concernant les déplacements (y compris sur de grandes distances), le mode d'occupation de la zone côtière réunionnaise, le cycle biologique des deux espèces et l'écologie trophique (Soria 2015). Ainsi d'après les conclusions de CHARC, les requins bouledogue auraient la capacité de s'éloigner des côtes réunionnaises pour se déplacer

en milieu océanique pélagique, ils pourraient se reproduire le long des côtes réunionnaises, principalement en hiver austral, cela pourrait conduire à des agrégations saisonnières très proches du littoral. Leur activité exploratoire de recherche de nourriture serait rythmée par un cycle jour-nuit. De plus, l'analyse conjointe des contenus stomacaux et des valeurs de carbone et d'azote isotopiques mesurés dans le sang et la chair des requins tigre et bouledogue a mis en évidence des populations locales au régime alimentaire varié et de type généraliste. Elles ont aussi suggéré des stratégies alimentaires différentes, puisque les requins tigre seraient plus similaires entre eux vis-à-vis des ressources qu'ils exploitent, quand les requins bouledogues présentent des profils alimentaires plus dissemblables entre eux, suggérant une certaine spécialisation alimentaire des individus. Il semble aussi exister des habitats d'alimentation qui changent avec l'âge des individus chez le requin bouledogue. L'habitat d'alimentation des adultes serait plus étendu et plus éloigné de la côte que celui des jeunes individus (Trystram et al. 2017). Enfin, les études de génétique ont mis en évidence la présence de polyandrie chez le requin bouledogue à La Réunion (Pirog et al. 2017).

En parallèle du programme CHARC, d'autres actions ont été mises en place pour diminuer le risque d'attaques, dont un programme expérimental de pêche (Guyomard 2015). En effet, bien que les résultats du programme CHARC constituent une première base de référence pour l'étude des requins tigre et bouledogue à La Réunion et aient donné lieu à plusieurs publications scientifiques dans des revues internationales à comité de lecture (Jaquemet et al. 2013, Pirog et al. 2015, Blaison et al. 2015, Pirog et al. 2016, Loizeau et al. 2016, Lemahieu et al. 2017, Pirog et al. 2017, Trystram et al. 2017), ils sont encore insuffisants pour apporter des éléments pertinents d'aide à la décision en termes de gestion du risque requin. Face à ce constat et de nouvelles attaques, les autorités ont décidé de maintenir une activité de pêche avec pour objectif de réduire les populations de requins tigre et bouledogue aux abords de La Réunion et ainsi réduire le risque d'attaques, sans aucune certitude sur l'effet réel de cette pêche sur les attaques. En effet, une synthèse des études sur les coûts économiques des programmes de pêche conduits à Hawaii entre 1959 et 1976 et les résultats en termes de réduction des attaques a conclu que la pêche n'avait pas été efficace pour réduire les attaques par les requins tigre (Wetherbee et al. 1994). De même, en Australie, où plusieurs programmes de pêche de protection existent dans différentes provinces (filets et drumlins), les résultats restent mitigés avec des attaques qui subsistent, une opinion publique très divisée sur l'intérêt de ces programmes et des impacts sur la biodiversité marine qui sont des préoccupations majeures (Sumpton et al. 2011, Gibbs & Warren 2015). De plus, les usagers de la mer ne sont pas toujours clairement au courant des mesures de réduction du risque mises en place et ne choisissent pas nécessairement les sites qu'ils fréquentent en fonction du niveau de protections opérationnelles (Crossley et al. 2014), soulignant ainsi toutes les difficultés associées à la mise en place de programmes de gestion du risque s'ils ne sont pas accompagnés de mesures de sensibilisation et d'éducation à l'environnement comme l'avait déjà souligné Jaccoud (2014) pour La Réunion. Seul le programme de protection des activités nautiques du Kwazulu-Natal en Afrique du Sud semble donner pleinement satisfaction (Dudley et al. 1998). Il pose cependant des problèmes quand à la protection de l'environnement, avec de nombreux impacts sur la biodiversité marine (Cliff & Dudley 2011), ce qui pousse les responsables du programme à revoir leur stratégie en termes d'engins utilisés pour réduire les prises accessoires. Par ailleurs, les résultats de ce programme de protection suggèrent que les captures sont toujours importantes car elles sont constituées de

nouveaux individus venus de l'extérieur des zones de pêche (Dudley & Cliff 1993, Dudley 1997), tout comme le long des côtes de Nouvelle Galles du Sud en Australie (Reid et al. 2011). Ce résultat met en évidence l'importance la prise en compte de la connectivité entre les zones à protéger et les régions adjacentes dans la gestion du risque, mais aussi la prise de conscience nécessaire que l'effort de pêche doit être maintenu dans le temps (plusieurs décennies) et que l'accompagnement financier des programmes de protection par la pêche doit également se maintenir dans le temps. Ceci pose donc la question de l'utilisation de la pêche comme outil de gestion du risque sur le long terme par rapport aux coûts écologiques et économiques engendrés.

Pour résumer, à La Réunion une série d'attaques de requins depuis 2011 constitue un drame humain auquel s'ajoute des conséquences économiques sur le secteur du tourisme et des loisirs nautiques, alors qu'il constitue l'un des piliers du développement de l'île. Pour tenter de pallier à cette situation et faire revenir le risque d'attaques à un seuil acceptable (non défini), les autorités ont décidé de financer un programme de pêche expérimental qui cible les requins tigre et bouledogue. En parallèle, depuis la fin du programme CHARC, il y a une pression politique et d'une partie de l'opinion publique, qui empêche de conduire des études sur les requins dans le milieu naturel de façon sereine, bien qu'elles n'aient rien d'illégales, ce qui limite la production de savoirs scientifiques qui restent nécessaire afin de mieux connaître pour mieux gérer.

C'est dans ce contexte qu'a été développé le programme ECoReCo-Run (Ecologie et Comportement des Requins Côtiers de La Réunion). Il s'agissait d'approfondir les études initiées dans le cadre du programme CHARC sur la biologie, l'écologie et le comportement des requins tigre et bouledogue à La Réunion, tout en proposant une valorisation scientifique des requins pêchés dans le cadre du programme de pêche expérimental CapRequin 2. En complément des études menées dans CHARC, le projet ECoReCo-Run se proposait de travailler sur la phase juvénile des requins, bouledogue en particulier. Plus précisément, le projet comportait différents volets qui sont : l'écologie trophique, la biologie de la reproduction, la génétique des populations et la dynamique des populations. Il s'agissait de continuer à réaliser les dissections de requins pêchés dans le cadre de CapRequins2, de récupérer des informations et des échantillons sur des requins juvéniles de bouledogue pêchés depuis le bord par des pêcheurs amateurs.

Plus précisément, les objectifs de l'étude étaient :

1. d'améliorer la connaissance du régime alimentaire des deux espèces en fonction du sexe, de l'âge et des saisons,
2. d'améliorer la connaissance du cycle reproducteur des deux espèces,
3. de contribuer à l'étude de la connectivité entre populations de requins dans l'océan Indien occidental
4. de contribuer à l'établissement des relations taille-poids et d'estimer le taux de croissance des juvéniles de requin bouledogue,

Fiche requins n°							Observateurs(s) :	
N° requin	Date pêche							
Espèce	Heure pêche							
Sexe	Lieu de pêche							
Taille (LT cm)	Position GPS							
Descriptions	Bateau							
Photos	Profondeur							

Données biométriques (cm)										
Corps										
Longueur Total (LT)	Longueur Fourche (LF)	Longueur 1 ^{ère} Dorsal - Tête (1DT)	Longueur Pré - caudale (LPC)	Circonférence Dorsale (CIRD) (devant)	Envergure latérale (d'un bord à l'autre devant les pectorales)	Envergure frontale (d'un bord à l'autre devant l'aileron)				
Tête										
Largeur Tête (LaT)	Hauteur Tête (Passe par l'œil) (HaT)	Diamètre Œil (DiamO)	Bas de tête - Haut (1HD) / larg (1LD)	Bas de tête - bouche (au niveau de l'œil) (Mo)	Envergure proximale (d'un bord à l'autre en arrière de l'aileron)	Circonférence au niveau de la carène (tour du pédoncule caudale)				
Mâchoires										
Hauteur de la Mâchoire (HaM)	Largeur de la Mâchoire (LaM)									
Nageoires										
Pectorale Droite (PDr) Long / larg	Pectorale Gauche (PGa) Long / larg	4 ^{ème} Dorsale Haut (4HD) / larg (4LD)	2 ^{ème} Dorsale Haut (2HD) / larg (2LD)	Lobe sup. Caudale (LSC) Lobe inf. Caudale (LIC)	Anale Haut (HA) / larg (LA)	Pelvienne Haut (HP) / larg (LP)				
/	/	/	/	/	/	/				

MALE							
Poids vit (kg)	Poids des gonades (kg)	Poids du foie (kg) (f)	Longueur des pterygopodes (cm)	Stade du canal déférent (1, 2, 3)	Position pelvienne (inf., = 2, sup 3)	Présence de sperme	Observations
FEMELLE							
Poids vit (kg)	Poids des gonades (kg)	Poids du foie (kg) (f)	Largeur de l'utérus (cm)	Nombre d'ovocytes matures	Nombre d'embryons in utero		Observations

Contenu stomacal		Echantillon	Numéro échantillon	Lieu de stockage	Condition de stockage	Masse totale (kg)	Observations
Généétique		Echantillon	Numéro échantillon	Position du prélèvement	Lieu de stockage	Condition de stockage	Observations
Sang		Echantillon	Numéro échantillon	Position du prélèvement	Lieu de stockage	Condition de stockage	Observations
Muscle pour isotopes		Echantillon	Numéro échantillon	Position du prélèvement	Lieu de stockage	Condition de stockage	Observations
Peau		Echantillon	Numéro échantillon	Position du prélèvement	Lieu de stockage	Condition de stockage	Observations
Vertèbre		Echantillon	Numéro échantillon	Position du prélèvement	Lieu de stockage	Condition de stockage	Observations

Fote (f) :		
Autres observations :		

Figure 1- Fiche de collecte d'informations utilisée pendant les dissections de requins

2- MATERIELS ET METHODES

La majorité des activités réalisées dans ECoReCo-Run a été la dissection des requins pêchés dans le cadre de CapRequin 2 et le traitement des échantillons en laboratoire. Tous les requins qui ont été sortis de l'eau, ont été disséqués. Ces dissections font suite de celles réalisées depuis 2012. Elles sont constituées d'une phase de mesures biométriques, d'une pesée des gonades et du foie et d'une série de prélèvements biologiques pour les études d'écologie trophique, de dynamique des populations, de biologie de la reproduction et de génétique des populations (Figures 1 et 2).

En parallèle, il a été initié un travail de prospection de terrain auprès de pêcheurs amateurs pour tenter de collecter des informations sur les pêches de requins juvéniles depuis le littoral réunionnais, voire récupérer des mesures et/ou des échantillons biologiques (échantillons de chair pour la génétique et les isotopes). Ce travail de terrain a été complété par de la prise de contact et des échanges avec des pêcheurs sur les réseaux sociaux (facebook en particulier). Afin d'initier une implication de ces personnes dans la problématique requin à La Réunion, une fiche de renseignements et de collecte d'informations a été créée et transmise auprès des pêcheurs et dans leurs réseaux (Figure 3). Enfin, des sorties de pêche ont été réalisées avec des associations de pêcheurs et, pour certaines, avec la représentante de SharkCitizen, avec pour objectifs de collecter directement des données et d'échantillons en cas de captures ou de marquer et relâcher les juvéniles dans le cadre de l'étude de la dynamique des populations (suivi de la croissance des juvéniles).

Du travail de traitement des échantillons destinés aux analyses isotopiques a été réalisé en laboratoire. Il consiste en la lyophilisation, le broyage puis l'encapsulage des échantillons prélevés, avant leur envoi à l'université de La Rochelle où les mesures isotopiques ont été réalisées. L'objectif est d'analyser les valeurs de carbone et d'azote isotopiques dans différents tissus, en l'occurrence le sang, le muscle blanc et le derme, afin d'étudier les ressources exploitées par les requins, identifier les habitats d'alimentation et le niveau trophique occupé par les individus. Ces valeurs peuvent être analysées en fonction du sexe, de l'âge, du site de pêche, de la saison ou de l'année. Les différents tissus ont des temps de renouvellement protéique différents qui permettent d'avoir une vue de l'écologie trophique des animaux à différents pas de temps. Ces analyses viennent poursuivre les travaux initiés dans le cadre de CHARC (Trystram et al. 2017). Des tests ont aussi été réalisés pour mesurer les isotopes dans le plasma, mais n'ont pas été concluants et ils devront être améliorés dans le futur.

L'analyse des contenus stomacaux a également été réalisée en laboratoire. Brièvement, elle consiste en la quantification et la qualification des restes alimentaires retrouvés dans l'estomac des requins disséqués, afin de décrire le mœurs alimentaires de l'espèce étudiée et leurs éventuelles variations liées au sexe, à l'âge ou d'origine temporelle (saison, année, ...). Les résultats de l'analyse des contenus stomacaux sont interprétés conjointement avec les données isotopiques afin de comprendre l'importance des différentes proies dans l'alimentation à long terme des requins.

Les embryons trouvés dans des femelles disséquées ont été prélevés et ramenés au laboratoire pour être mesurés, pesés et y prélever de la chair pour poursuivre des analyses génétiques de parenté.

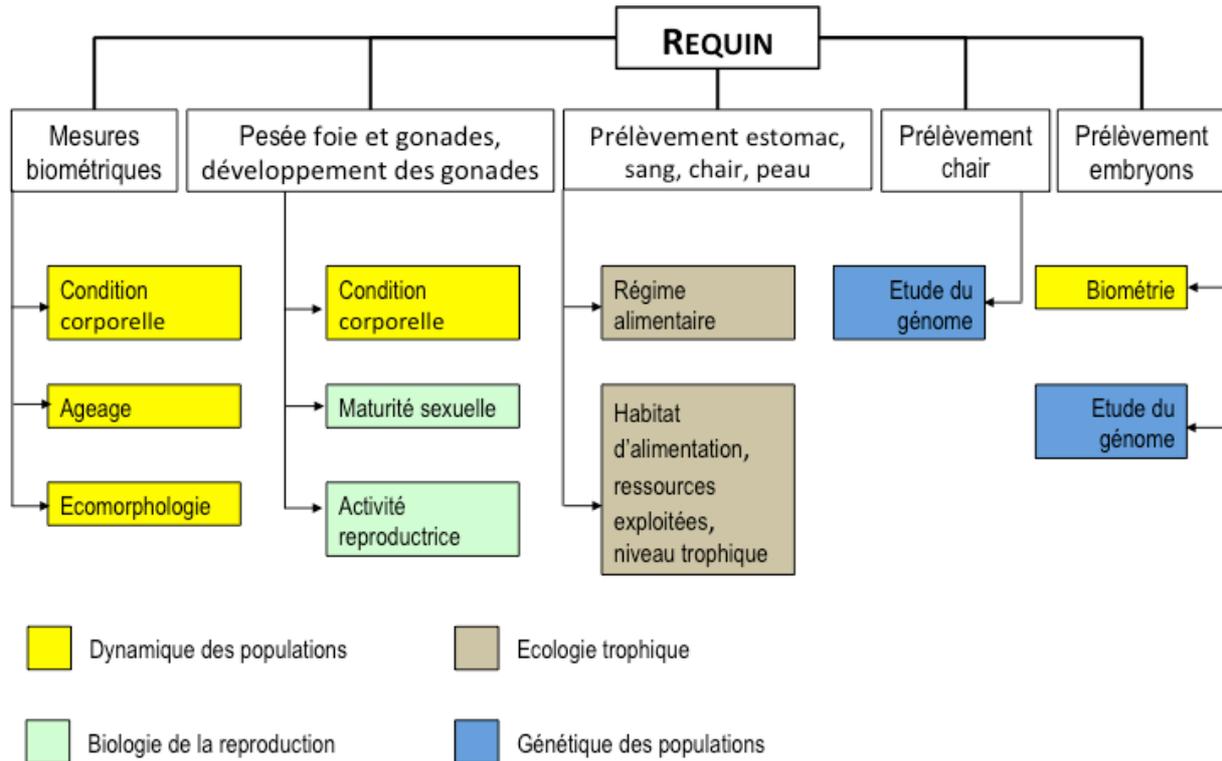


Figure 2 – Synthèse des mesures et prélèvements effectués pendant une dissection, analyses qui leurs sont associées et domaines scientifiques auxquels ils sont rattachés

En effet, Pirog et al. (2017) ont pu mettre en évidence de la polyandrie chez le requin bouledogue à La Réunion, c'est à dire des embryons ayant des pères différents au sein d'une même portée. Les mesures biométriques sont utilisées pour étudier le développement embryonnaire chez les requins tigre et bouledogue et déterminer un éventuel cycle reproducteur saisonnier.

Le traitement des échantillons de génétique a été réalisé, comme pour les analyses isotopiques, partiellement à La Réunion. Les morceaux de chair prélevés sur les différents individus ont été traités en laboratoire afin d'en extraire l'ADN, puis de procéder à son amplification, avant d'envoyer ces échantillons dans des laboratoires spécialisés à Lille (Genoscreen) et Clermont-Ferrand (INRA), où il y a été produit les séquences génétiques servant aux analyses statistiques du génome (marqueurs microsatellites et mitochondriaux).

Les mâchoires de tous les requins disséqués ont été prélevées et transmises à l'association Squal'idées qui conduit des recherches médico-légales en lien avec les attaques (Werbrouck et al. 2014). Des portions de colonne vertébrales ont également été prélevées lors de chaque dissection et ont été conservées en vue d'études futures sur l'âgeage des individus et leur écologie tout au long de leur vie à partir d'analyses de microchimie de portion de vertèbres.

Contacts :

Thomas POIROUT, thomas.poirout@univ-reunion.fr
(0693.30.23.77)

Sébastien JAQUEMET, sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr
(0262.93.81.74)

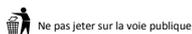


Collecte d'informations sur les requins côtiers de La Réunion

Merci pour votre participation à ce projet !

Grâce à votre aide, nous connaissons mieux les espèces de requins côtiers afin d'améliorer la gestion du risque requin à La Réunion.

Le projet ECORECO-RUN (Ecologie et Comportement des Requins Côtiers de La Réunion) s'inscrit dans les actions de recherche sur la gestion du risque requin à La Réunion et une meilleure connaissance des populations de requins. Dans le but d'approfondir les connaissances sur la biologie, l'écologie et le comportement des requins tigres et bouledogues et des autres requins, nous sollicitons votre collaboration afin de nous fournir des informations sur les captures de juvéniles de requins sur le littoral réunionnais.



Afin de collecter les informations sur les requins capturés,

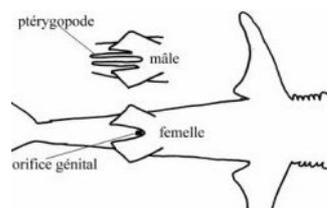
nous vous prions de :

- 1) Prendre une photo du requin (si possible) et remplir les deux tableaux.
- 2) Prélever sur le requin pêché un morceau de chair avec la peau (3 cm x 3 cm).
- 3) Mettre la chair dans un sac propre (type congélation) sur lequel vous écrivez un code unique par requin composé de la date de pêche et du numéro de capture (exemple pour 2 requins capturés le 14 mars 2016 : 14032016-1, 14032016-2).
- 4) Conserver le ou les échantillons au congélateur et contactez-nous pour récupérer les fiches remplies et les échantillons.

Date de pêche	
Lieu de pêche	
Espèce	
Photo (envoyé par email)	Oui / Non
Sexe	Mâle / Femelle
Poids (kg)	

Longueur totale (cm)	
Longueur à la fourche (cm)	
Longueur précaudale (cm)	
Echantillon prélevé	Oui / Non
Code échantillon	

Comment reconnaître le sexe des requins



Attention, chez les jeunes mâles, les organes sexuels (ptérygopodes) sont très petits et peu visibles. Ils ne dépassent pas toujours les nageoires. Regardez attentivement!

Comment mesurer le requin

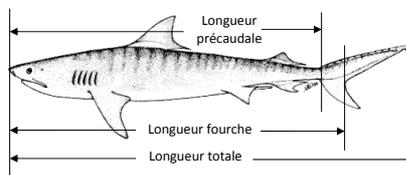


Figure 3- Fiche de collecte d'informations à destination des pêcheurs de juvéniles depuis le littoral

3- RESULTATS ET DISCUSSION

Le tableau 1 présente une synthèse des échantillons qui ont été collectés et traités dans le cadre du projet ECoReCo-Run pour la période du 1^{er} juillet 2015 au 19 mai 2017.

Tableau 1 – Synthèse des échantillons traités lors d'ECoReCo-Run

	Tigre	Bouledogue	Autres espèces	Total
Nombre requins disséqués	70	77	9	156
Nombre estomacs traités (non dévaginés)	41	54	1	96
Nombre échantillons génétique prélevés	70	77	8	155
Nombre de prélèvements de sang (isotopes)	67	120	2	189
Nombre de prélèvements de chair (isotopes)	84	100	7	191
Nombre de prélèvements de derme (isotopes)	46	67	6	119
Nombre proies (isotopes)			20	20
Nombre portées	1	12	1	14
Nombre échantillons collectés par réseau pêcheurs et associations	0	4	0	4

Un total de 156 requins a été disséqué pendant le projet ECoReCo-Run, avec des effectifs de requins tigre et bouledogue très proches, auxquels s'ajoutent quelques prises accessoires de CapRequin 2 (dont un grand requin blanc) ou fournis par des pêcheurs professionnels au comité des pêches et 4 échantillons issus des réseaux de pêcheurs littoraux. Sur tous les requins tigre et bouledogue disséqués, un échantillon de chair a été récolté pour les analyses de génétique. Des prélèvements de tissus ont également été réalisés pour quasiment l'ensemble des requins disséqués, auxquels s'ajoutent des échantillons prélevés lors de dissections antérieures au programme ECoReCo-Run et conservés à l'université, ce qui explique un nombre d'échantillons traités parfois supérieur aux nombres de requins disséqués.

Globalement, le travail de terrain et de création d'un réseau de pêcheurs, ainsi que les tentatives de pêche (6 sorties de nuit sur les secteurs du Port, de St Paul et de l'Etang du Gol entre juin 2016 et février 2017) depuis le littoral n'ont pas été fructueux, au vu du nombre d'échantillons récoltés. Néanmoins, un gros travail a été réalisé sur la bancarisation des informations sur les captures de requins et raies en générale sur le littoral réunionnais à partir des informations récoltées sur les réseaux sociaux (Figure 4). Ce travail dépassant le cadre du projet ECoReCo-Run, il ne sera pas présenté ici. Concernant les échantillons récoltés, ils ont été intégrés aux analyses qui suivent.

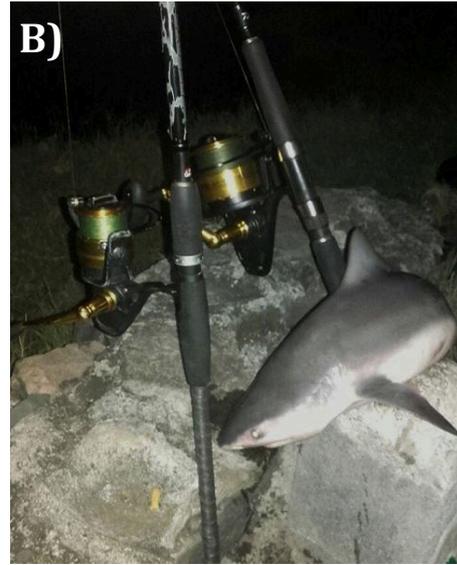


Figure 4 – Exemple de captures de requins pêchés depuis le littoral réunionnais, dont les informations ont été collectées depuis les réseaux sociaux. A) Requin bouledogue capturé à St Louis le 30/01/2017, B) Requin bouledogue pêché le 29/01/2017, lieu inconnu, C) Requin bouledogue capturé en janvier 2017, date et lieu précis inconnus, D) Requins marteau halicorne (*Sphyrna lewini*) pêchés le 25/01/2017, lieu inconnu.

Objectif 1 : Amélioration de la connaissance du régime alimentaire des deux espèces en fonction du sexe, de l'âge et des saisons

Description du régime alimentaire

La description du régime alimentaire a été réalisée en analysant l'ensemble des estomacs collectés depuis 2012. Elle comporte les données produites dans le cadre d'ECORECO-Run et celles issues du programme CHARC et déjà valorisées (Trystram et al. 2017). Cette analyse se fonde donc sur un total de 168 estomacs non-dévaginés¹ (87 de requin tigre et 81 de requin bouledogue). Parmi l'ensemble des estomacs analysés, 13% étaient vides pour le requin tigre et 38% pour le requin bouledogue (Figure 5). Des proportions élevées d'estomacs vides sont communes dans les études tropicales chez les requins et semblent traduire des stratégies d'alimentation intermittentes plutôt que continues (Wetherbee et al. 1990, Wetherbee & Cortes 2004).

Concernant les estomacs non-vides, la masse des restes alimentaires variée de quelques grammes à plusieurs kilogrammes et était généralement supérieure chez les requins tigre (Figure 5). Cela confirme cette idée d'alimentation discontinue, constituée de périodes actives d'alimentation suivie de périodes de digestion et suggère également que les requins tigre ont des rations alimentaires plus grandes que celles des requins bouledogue, ce qui est concordant avec une plus grande taille des requins tigre en général par rapport aux requins bouledogue. Cela peut aussi traduire une activité d'alimentation moins fréquente chez les requins bouledogue (plus d'estomacs vides et des restes alimentaires plus digérés), qui seraient alors capturés préférentiellement lors de leurs phases d'alimentation. Des estimations de rations alimentaires journalières pour les deux espèces indiquent des valeurs proches d'environ 0,5% de leur masse corporelle (Schmid & Muru 1994, Hammerschlag et al. 2013). Les requins tigre pouvant atteindre des tailles et masses corporelles supérieures à celles de requins bouledogues, il n'est pas surprenant qu'ils aient des bols alimentaires plus grands. Ces résultats ne doivent pas faire oublier qu'ils ne renseignent pas sur le nombre et la taille moyenne individuelle des proies consommées par les individus des deux espèces.

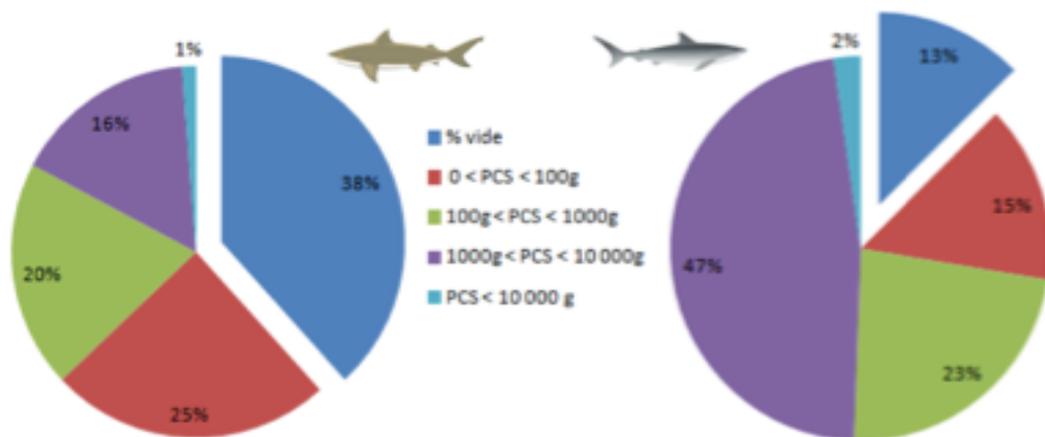


Figure 5 : Proportion d'estomacs vides et des différentes masses fraîches des contenus stomacaux (PCS) chez les requins tigre à droite (n=87) et bouledogue à gauche (n=81).

¹ Lors de la capture de nombreux requins dévagent leur estomac. Les requins avec un estomac dévaginé n'ont pas été pris en compte car il n'est pas possible de savoir si l'estomac est vide naturellement ou s'il s'agit de la conséquence de la capture

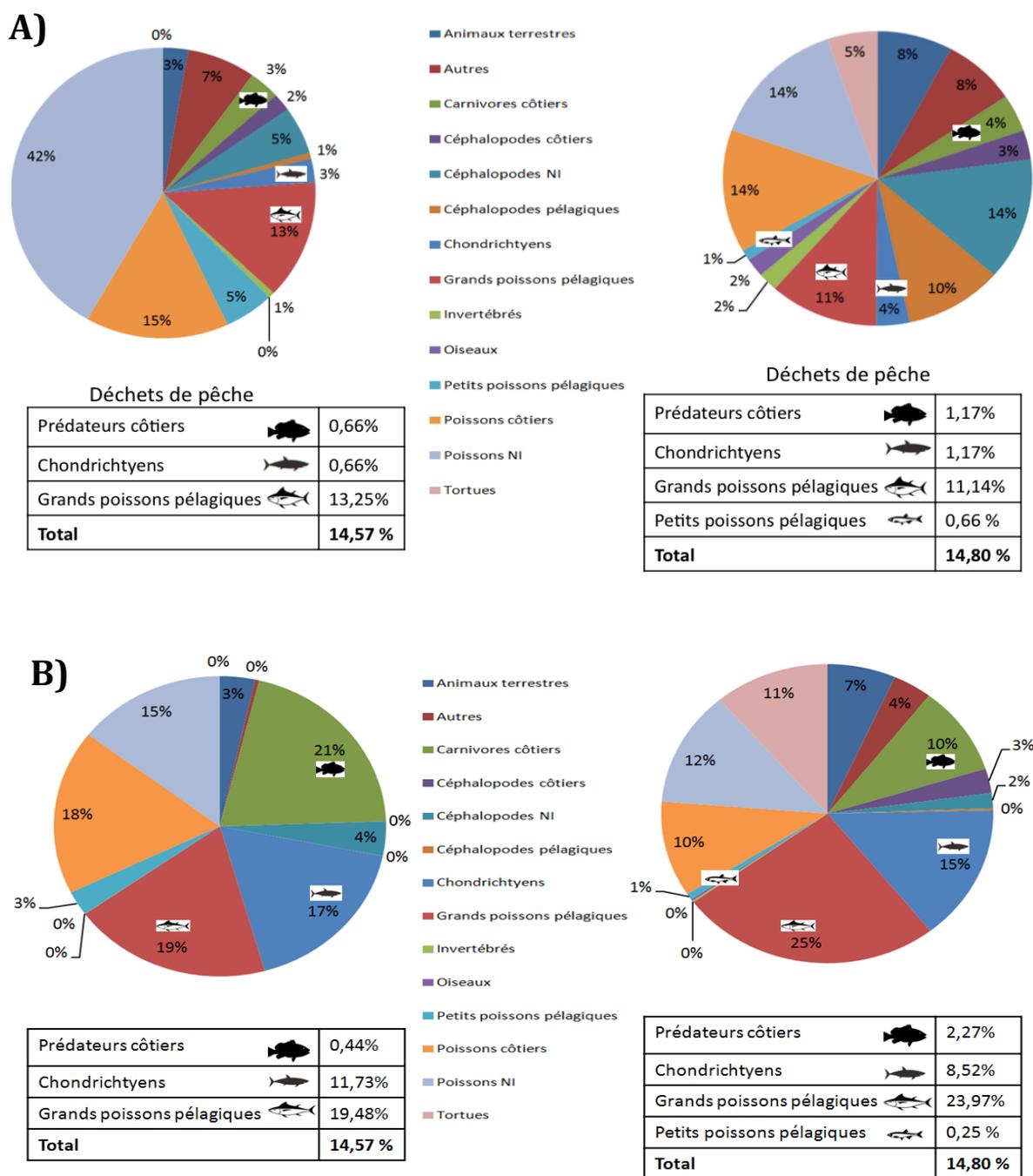


Figure 6 : Principales composantes du régime alimentaire du requin tigre à droite et bouledogue à gauche en abondance (A) et masse fraîche (B) relatives. Les groupes de proies incluant des déchets de poissonnerie sont indiqués avec des icônes et les tableaux dans les parties inférieures des graphiques indiquent l'importance de ces déchets.

Les deux espèces ont un régime alimentaire dont la composition est significativement différente (PERMANOVA ; $F= 5,43$; $p= 0,001$), mais qui ne présente pas de différence intra-spécifique liée au sexe, à l'âge des individus ou à la saison ($p>0,05$ pour toutes les variables).

Le régime alimentaire du requin bouledogue est essentiellement fondé sur le poisson qui constitue 81% des 151 proies dénombrées et 93% de la biomasse fraîche. Une grande variété de poissons côtiers, petits et grands pélagiques et poissons cartilagineux (raies et requins) a été retrouvée dans les estomacs, dont 50% n'ont pas pu être identifiés du fait de leur état de digestion. Les céphalopodes constituent la seconde composante du régime alimentaire (8% en nombre, 4,8% en masse) et ils sont dominés par des espèces côtières, de la famille des Octopodidae en particulier (Figure 6). Les autres catégories de proies sont accessoires.

Le requin tigre consomme une plus grande diversité de proies que le requin bouledogue. Les poissons restent les premières ressources alimentaires exploitées en nombre (48%) et en biomasse (73%) et les céphalopodes les secondes (Figure 6). Une grande variété de poissons est également consommée qui correspond aux mêmes groupes que le requin bouledogue, mais pas nécessairement aux mêmes espèces (Tableau 2). Les animaux d'origine terrestre sont aussi plus abondants dans le régime alimentaire du requin tigre par rapport à celui du requin bouledogue. Enfin, les tortues et les oiseaux marins sont exclusifs du régime alimentaire du requin tigre. Les espèces retrouvées dans les estomacs du requin tigre sont à la fois côtière et du large, épipélagique et mésopélagique (céphalopodes), ce qui suggère que l'espèce a un habitat d'alimentation plus large et moins côtier que le requin bouledogue.

L'occurrence des poissons non-identifiés est de 68% chez le requin bouledogue, c'est-à-dire que quasiment sept estomacs sur dix contiennent des restes de poissons dont l'identification ou le classement dans un groupe de proies était impossible compte tenu de l'état de digestion (Figure 7).

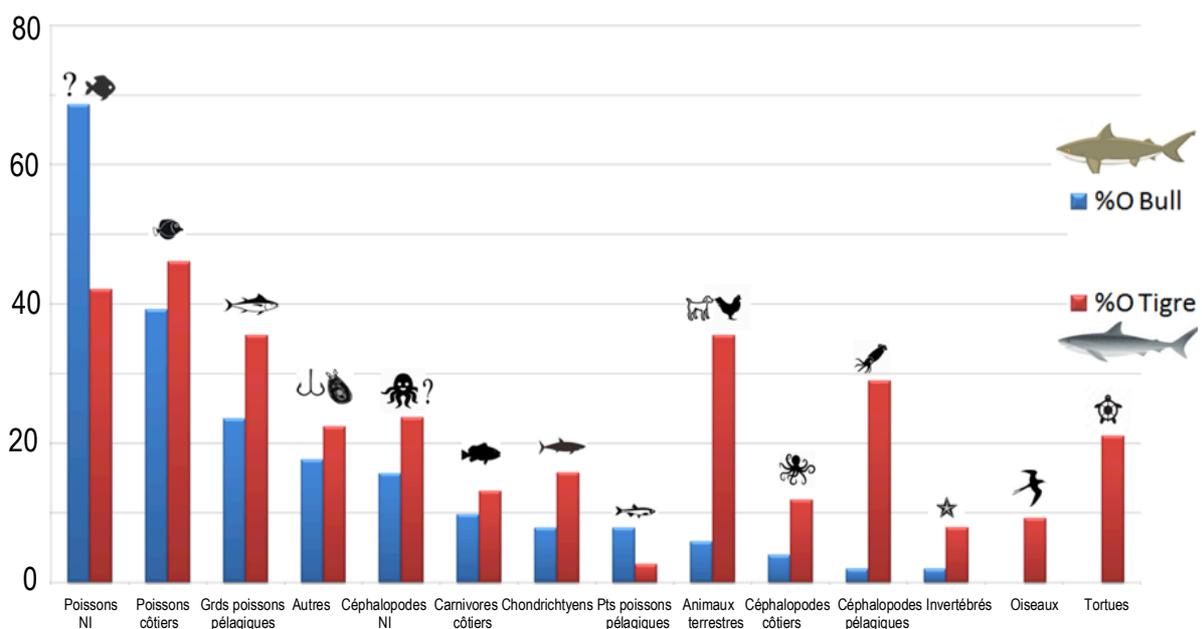


Figure 7 – Pourcentage d'occurrence des différents groupes de proies dans les estomacs des requins bouledogue (bleu) et tigre (rouge)

Les poissons côtiers et les grands pélagiques sont les autres proies les plus fréquemment rencontrées chez le requin bouledogue. La catégorie « autres » se retrouve dans quasiment 30% des estomacs. Il s'agit de matériel inorganique comme des sacs plastique, des fils de pêche, des hameçons. Ils attestent d'un degré de pollution de la zone côtière et certainement de phénomènes de déprédation des lignes de la pêche côtière artisanale (souvent décrits par les pêcheurs). Les poissons cartilagineux et les petits poissons pélagiques sont consommés plus occasionnellement (< 10%), tout comme les animaux terrestres, les céphalopodes et les invertébrés marins. Ce régime alimentaire fondé en grande partie sur les poissons téléostéens est concordant avec les données de la littérature (Snelson et al. 1984, Cliff & Dudley 1991, Tillett et al. 2014) et plus largement avec l'alimentation des grands requins prédateurs (Wetherbee & Cortes 2004). La faible contribution des élastomobranches au régime alimentaire du requin bouledogue à La Réunion est à noter, car ces proies sont souvent abondantes dans d'autres régions du monde. Cela pourrait traduire leur faible abondance sur les côtes réunionnaises, sans savoir si cette situation est naturelle ou non.

Chez le requin tigre, les poissons sont également très fréquemment consommés, à l'exception des carnivores côtiers, des poissons cartilagineux et des petits poissons pélagiques dont l'occurrence est inférieure à 15% et l'abondance et la biomasse peu élevées. Parmi les poissons côtiers, ceux des familles Fistularidae (poisson trompette) et Diodontidae (poisson porc-épic) ont une importance particulière (occurrence de 10% à 15%). Il s'agit de familles régulièrement consommées par les requins tigre en Afrique du Sud également (Dickens et al. 2017). Ces poissons de petites tailles (faibles apports énergétiques) sont certainement abondants dans le milieu et présentent l'avantage de faibles déplacements (faible dépense énergétique pour la capture), ce qui les rendraient intéressants pour les requins tigre s'ils sont consommés en grande quantité. De plus, ces familles de poissons ont certainement peu de prédateurs, ce qui permet de limiter la compétition trophique pour le requin tigre. Plus généralement, la présence de poissons de petite taille et de niveau trophique moyen en plus grande quantité dans le régime alimentaire du requin tigre par rapport au requin bouledogue est aussi en accord avec un niveau trophique plus bas de la première espèce par rapport à la seconde (Cortes 1997).

Des animaux terrestres ont été retrouvés dans un tiers des estomacs de requin tigre et plus particulièrement des poulets, retrouvés dans 29% des estomacs. La présence d'animaux terrestres dans le régime alimentaire des requins tigre n'est pas exceptionnelle (Dickens et al. 2017). Elle traduit le caractère généraliste et opportuniste du requin tigre, et met également en évidence son rôle de recyclage des déchets organiques dans les écosystèmes côtiers. Une fréquence de poulets aussi élevée dans les estomacs pose des questions quand à l'origine de ces animaux. Contrairement aux autres animaux terrestres qui pourraient être arrivés en mer par les ravines, une aussi grande quantité de poulets, retrouvés régulièrement au cours de l'année, ne semble pas relever d'un apport naturel et normal par les ravines. La présence d'un poulet dans un sachet plastique fermé par un double nœud ou celle d'individus quasiment intact laisse penser qu'il ne s'agit pas d'animaux morts et emportés par les ravines, mais plutôt d'animaux qui seraient utilisés lors de cultes en milieu littoral.

Parmi les poissons consommés par les deux espèces, une part non négligeable (~15% en nombre et en masse) sont des déchets de pêche et de poissonneries. En particulier, la totalité des restes de grands poissons pélagiques retrouvés dans les estomacs des

Tableau 2- Synthèse des éléments descriptifs du régime alimentaire des requins bouledogue (n=81) et tigre (n=87) par grandes catégories de proies. %N et %W : importance numérique et pondérale (masse fraîche) des différentes proies en pourcentage. %O : pourcentage d'occurrence des proies dans les estomacs. NI : Non identifié

Famille	Espèce	Nom vernaculaire	Requin bouledogue			Requin tigre		
			%N	%W	%O	%N	%W	%O
Poissons carnivores côtiers			3,311	20,659	9,804	4,106	9,617	13,158
Carangidae	Caranx ignobilis	Carangue grosse tête	0,000	0,000	0,000	0,587	1,135	2,632
	Caranx sexifaciatius	Carangue gros yeux	0,662	9,789	1,961	0,000	0,000	0,000
	Carangidae NI		1,325	10,795	3,992	2,933	4,519	7,895
Lutjanidae	Aprion virescens	Vivaneau job	0,000	0,000	0,000	0,293	3,601	1,316
	Lutjanus sp.		0,000	0,000	0,000	0,293	0,361	1,316
Serranidae	Epinephelus spilotoceps	Macabit	0,662	0,044	1,961	0,000	0,000	0,000
	Serranidae NI		0,662	0,032	1,961	0,000	0,000	0,000
Grands poissons pélagiques			13,245	19,435	23,529	11,437	25,611	35,526
Coryphaenidae	Coryphaena hippurus	Dorade coryphène	0,000	0,000	0,000	0,293	1,640	1,316
Istiophoridae	Istiophoridae NI		0,000	0,000	0,000	0,880	4,795	3,947
Scombridae	Acanthocybium solandri	Thon banane	0,000	0,000	0,000	0,293	0,831	1,316
	Gymnosarda unicolor	Thon dents de chien	0,662	0,877	1,961	0,000	0,000	0,000
	Katsuwonus pelamis	Bonite	0,000	0,000	0,000	0,293	0,767	1,316
	Thunnus alalunga	Germon	0,000	0,000	0,000	0,587	0,471	1,316
	Thunnus albacares	Thon jaune	0,000	0,000	0,000	0,293	0,843	1,316
	Scombridae NI			3,974	13,377	11,765	3,519	9,191
Xiphiidae	Xiphias gladius	Espadon	0,000	0,000	0,000	0,293	0,618	1,316
Grand pélagique NI	Grand pélagique NI		8,609	5,181	9,804	4,985	6,455	11,842
Petits poissons pélagiques			5,298	2,639	7,843	1,173	0,686	2,632
Carangidae	Decapterus macarellus	Banchoche	0,662	0,326	1,961	0,000	0,000	0,000
	Selar crumenophthalmus	Pêche cavale	0,662	0,039	1,961	0,000	0,000	0,000
Chanidae	Chanos chanos	Poisson lait	3,974	2,274	3,922	1,173	0,686	2,632
Poissons côtiers			15,232	17,725	39,216	13,490	10,293	46,053
Acanthuridae	Acanthurus sp.	Chirurgien	1,325	0,026	3,922	0,587	0,016	2,632
	Naso brachycentron	Nason	0,662	0,088	1,961	0,000	0,000	0,000
	Naso sp.	Nason	0,662	0,027	1,961	0,000	0,000	0,000
Balistidae	Balistidae NI	Baliste	2,649	0,842	5,882	0,293	0,069	1,316
	Odonus niger	Bourse	0,000	0,000	0,000	0,293	0,065	1,316

Batrachoididae	Batrachoididae NI	Poisson crapaud	0,662	0,041	1,961	0,000	0,000	0,000
Diodontidae	Diodontidae NI	Poisson ballon	1,325	1,487	3,922	2,933	2,372	9,211
Fistulariidae	Fistularia sp.	Poisson trompette	1,987	0,106	5,882	5,865	0,226	15,789
Holocentridae	Myripristis sp.	Poisson soldat	0,662	0,000	1,961	0,000	0,000	0,000
	Sargocentron sp.	Poisson écureuil	0,000	0,000	0,000	0,293	0,016	1,316
Labridae	Labridae NI	Labre	0,000	0,000	0,000	0,293	0,186	1,316
Lutjanidae	Lutjanus argentimaculatus	Vivaneau des mangroves	0,000	0,000	0,000	0,293	0,057	1,316
	Lutjanus sp.	Lutjan	1,325	10,918	3,922	0,000	0,000	0,000
Monacanthidae	Monacanthidae NI	Poisson lime	0,000	0,000	0,000	0,293	0,596	1,316
Mullidae	Parupeneus sp.	Capucin	0,662	0,947	1,961	0,000	0,000	0,000
	Parupeneus barberinus	Capucin	1,987	1,288	1,961	0,000	0,000	0,000
Muraenidae	Gymnothorax sp.	Murène	0,662	0,617	1,961	0,293	0,380	1,316
	Muraenidae NI	Murène	0,662	1,338	1,961	0,293	0,302	1,316
Ostraciidae	Lactoria fornasini	Poisson coffre	0,000	0,000	0,000	0,293	0,152	1,316
Scaridae	Scaridae NI	Poisson perroquet	0,000	0,000	0,000	0,293	1,837	1,136
Synanceiidae	Synanceia verrucosa	Poisson pierre	0,000	0,000	0,000	0,293	0,728	1,316
Tetraodontidae	Canthigaster sp.	Poisson souffleur	0,000	0,000	0,000	0,293	0,240	1,316
	Tetraodontidae NI		0,000	0,000	0,000	0,293	0,281	1,316
Poisson NI	Poisson NI		0,000	0,000	0,000	0,293	2,770	1,316
Poissons NI			41,722	14,538	68,627	14,370	12,469	42,105
Elasmobranches			2,649	17,475	7,843	3,519	14,657	15,789
Carcharhinidae	Carcharhinus albimarginatus	Requin pointe blanche	0,662	11,709	1,961	0,000	0,000	0,000
	Carcharhinus altimus	Requin babosse	0,000	0,000	0,000	0,293	4,230	1,316
	Carcharhinus longimanus	Requin pointe blanche du large	0,000	0,000	0,000	0,293	1,108	1,316
	Carcharhinidae NI	Requin	0,000	0,000	0,000	0,293	0,443	1,316
Elasmobranchie NI	Elasmobranchie NI		1,325	0,025	3,922	1,760	3,652	7,895
Dasyatidae	Dasyatidae NI	Raie	0,662	5,741	1,961	0,000	0,000	0,000
Lamnidae	Lamnidae NI	Requin taupe	0,000	0,000	0,000	0,293	2,770	1,316
Sphyrnidae	Sphyrnidae NI	Requin marteau	0,000	0,000	0,000	0,293	0,411	1,316
Torpedinidae	Torpedinidae NI	Raie torpille	0,000	0,000	0,000	0,293	2,042	1,316
Céphalopodes côtiers			1,987	0,006	3,922	3,226	2,626	11,842
Loliginidae	Sepioteuthis lessoniana	Calmar des récifs	1,325	0,006	1,961	0,000	0,000	0,000
Octopodidae	Octopus cyanea	Zourite	0,662	0,000	1,961	2,346	2,427	7,895
	Octopus sp.	Poulpe non identifié	0,000	0,000	0,000	0,880	0,199	3,947
Céphalopodes pélagiques			0,662	0,001	1,961	10,264	0,230	28,947

	Ancistrocheiridae	Ancistrocheirus lesueurii	Calmar	0,000	0,000	0,000	1,760	<0,001	2,632	
	Argonautidae	Argonauta argo	Argonaute	0,000	0,000	0,000	0,293	<0,001	1,316	
	Chiroteuthidae	Chiroteuthis veranyi	Calmar à longs bras	0,000	0,000	0,000	0,293	<0,001	1,316	
	Cycloteuthidae	Cycloteuthis akimushkini	Calmar océanique	0,000	0,000	0,000	0,587	<0,001	2,632	
	Histioteuthidae	Histioteuthis hoylei	Calmar	0,000	0,000	0,000	4,399	0,227	11,842	
		Histioteuthis miranda	Calmar	0,000	0,000	0,000	0,293	<0,001	1,316	
		Histioteuthis sp.	Calmar	0,000	0,000	0,000	0,880	<0,001	2,632	
	Mastigoteuthidae	Mastigoteuthis A	Calmar	0,000	0,000	0,000	0,293	<0,001	1,316	
		Mastigoteuthis B	Calmar	0,000	0,000	0,000	0,587	<0,001	1,316	
	Octopoteuthidae	Octopoteuthis sp.	Poulpe pélagique	0,000	0,000	0,000	0,587	0,000	1,316	
	Ommastrephidae	Ommastrephes bartramii	Calmar volant	0,662	0,001	1,961	0,000	0,000	0,000	
	Onychoteuthidae	Onychoteuthis sp.	Calmar	0,000	0,000	0,000	0,293	<0,001	1,316	
	Céphalopodes NI			5,298	3,703	15,686	13,490	1,651	23,684	
	Octopodidae	Octopodidae NI	Poulpe	2,649	1,663	7,843	0,000	0,000	0,000	
	Céphalopode NI	Céphalopode NI		2,649	2,039	7,843	13,490	1,651	23,684	
	Oiseaux marins			0,000	0,000	0,000	2,053	0,208	9,211	
	Phaethontidae	Phaethon lepturus	Paille en queue à brins blancs	0,000	0,000	0,000	0,293	0,027	1,316	
	Procellariidae	Puffinus lherminieri bailloni	Puffin tropical	0,000	0,000	0,000	0,293	0,022	1,316	
	Stercorariidae	Stercorarius antarcticus lonnbergii	Labbe	0,000	0,000	0,000	0,293	0,023	1,316	
	Sternidae	Anous sp.	Noddi	0,000	0,000	0,000	0,587	0,051	2,632	
		Sternidae NI	Sterne		0,00	0,00	0,00	0,293	0,023	1,316
	Oiseau marin NI	Oiseau marin NI		0,000	0,000	0,000	0,293	0,063	1,316	
	Tortues marines			0,000	0,000	0,000	5,279	11,241	21,053	
	Cheloniidae	Chelonia mydas	Tortue verte	0,000	0,000	0,000	2,933	7,805	11,842	
		Eretmochelys imbricata	Tortue imbriquée	0,000	0,000	0,000	1,466	0,431	5,263	
		Cheloniidae NI			0,000	0,000	0,000	0,880	3,005	3,947
	Divers organismes marins			0,662	0,019	1,961	2,053	0,175	7,895	
	Goniasteridae	Anthenoides sp.	Etoile de mer	0,000	0,000	0,000	0,293	0,013	1,316	
	Echinodermes			0,000	0,000	0,000	0,587	0,002	1,316	
	Gasteropodes	Muricidae	Muricidae sp.	0,000	0,000	0,000	0,587	0,002	1,316	
	Crustacés	Paguridae	Paguridae NI	0,000	0,000	0,000	0,293	0,006	1,316	
		Palinuridae	Palinuridae NI	Bernard Lhermitte	0,662	0,019	1,961	0,000	0,000	0,000
		Lepadidae	Lepas anatifera	Langouste	0,000	0,000	0,000	0,293	0,004	1,316
		Portunidae	Charybdis sp.	Anatife	0,000	0,000	0,000	0,293	0,143	1,316
		Raninidae	Ranina ranina	Crabe nageur	0,000	0,000	0,000	0,293	0,143	1,316
				Crabe girafe	0,000	0,000	0,000	0,293	0,006	1,316

Animaux terrestres				2,649	3,3393	5,882	7,918	6,669	35,526
Bovidae	Capra aegagrus hircus	Cabris		0,000	0,000	0,000	0,293	1,807	1,316
Canidae	Canis lupus familiaris	Chien		0,662	3,101	1,961	0,293	0,170	1,316
Phasianidae	Gallus gallus	Poulet		0,662	0,248	1,961	6,452	4,423	28,947
Tenrecidae	Tenrec ecaudatus	Tangue		0,000	0,000	0,000	0,293	0,060	1,316
	Terrestre NI			1,325	0,044	1,961	0,587	0,209	2,632
Autres				7,285	0,407	17,647	7,625	3,866	22,368

requins tigre et bouledogue sont des déchets (têtes, colonnes vertébrales, caudales, ...). La consommation de déchets de pêche par les requins tigre a déjà été documentée en Afrique du Sud (Dickens et al. 2017), mais aussi en Australie (Simpfendorfer et al. 2001). Comme pour les poulets, l'origine de ces déchets est inconnue, mais interrogée. En effet, leur contribution au régime alimentaire des requins est non négligeable, mais leur apport nutritionnel est difficilement estimable, compte tenu de la nature de ces restes. Par ailleurs, leur présence fréquente pourrait modifier les valeurs isotopiques des requin tigre en abaissant les valeurs en carbone, ce qui pourrait suggérer une dépendance plus forte des individus vis-à-vis des sources de carbone hauturières pélagiques que réellement. A l'inverse ces déchets pourraient contribuer à fixer les requins tigre et bouledogue, dans une moindre mesure, à proximité des côtes. D'un point de vue réglementaire le rejet de déchets de pêche est interdit au niveau de l'union européenne depuis 2015, mais il existe des dérogations pour les régions ultrapériphériques comme La Réunion. Les déchets de pêche peuvent être rejetés à minimum 2,5 milles nautiques au large. Cette distance est faible pour des requins tigre qui pourraient avoir pris l'habitude de rester à proximité de certains sites fréquemment utilisés par les pêcheurs pour se débarrasser de leurs déchets. Un travail en coopération avec les pêcheurs pourrait apporter des éléments pour mieux comprendre le lien entre le rejet des déchets de pêche ou poissonneries et le comportement alimentaire des requins tigre et bouledogue. Il est prévu la mise en place d'un projet de valorisation des déchets de pêche. Le suivi du régime alimentaire des requins permettra peut être de mieux comprendre l'impact de ces rejets sur l'écologie trophique des deux espèces.

Identification des habitats d'alimentation et des comportements alimentaires

Des mesures des rapports isotopiques du carbone et de l'azote ont été réalisées dans les muscles blancs, le sang total et le derme de requins tigre et bouledogue (Tableau 3).

Tableau 3 : Synthèse des valeurs isotopiques chez les requin bouledogue et tigre pour les trois tissus étudiés. Les lettres minuscules indiquent, pour chaque isotope, les différences entre tissus au sein d'une espèce et les lettres majuscules indiquent, pour chaque isotope, les différences entre espèce pour un tissu

	REQUIN BOULEDOGUE		REQUIN TIGRE	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Muscle				
Nombre échantillons		74		75
Moyenne \pm écart type	-15,83 \pm 0,71 ^{a,A}	12,76 \pm 0,66 ^{a,b,A}	-16,85 \pm 0,59 ^{a,B}	12,14 \pm 0,59 ^{a,B}
Derme				
Nombre échantillons		44		29
Moyenne \pm écart type	-13,12 \pm 1,34 ^{b,A}	12,61 \pm 0,68 ^{a,A}	-14,30 \pm 0,82 ^{b,B}	13,25 \pm 1,01 ^{b,B}
Sang				
Nombre échantillons		70		70
Moyenne \pm écart type	-15,10 \pm 0,83 ^{c,A}	12,98 \pm 0,70 ^{b,A}	-16,00 \pm 0,79 ^{c,B}	13,10 \pm 0,64 ^{b,A}

Pour un même tissu, chez le requin tigre, les valeurs en carbone sont significativement inférieures à celles des requins bouledogue ($p < 0,05$). Ceci indique que les deux espèces n'exploitent pas les mêmes sources de carbone. En milieu marin, il existe un gradient décroissant de carbone isotopique dans les producteurs primaires en fonction de la distance à la côte (France 1995) et ces différences se transmettent le long des chaînes trophiques. Ces plus faibles valeurs enregistrées dans les requins tigre signifieraient que

ces derniers dépendraient de sources de carbone plus éloignées de la côte que les requins bouledogue ; indiquant qu'ils s'alimenteraient plus au large ou sur des proies elles-mêmes dépendantes des ressources du large. Ce résultat est en accord avec les analyses de contenus stomacaux, avec les conclusions de Trystram et al. (2017) avec un plus petit nombre d'échantillons et avec les résultats du suivi acoustiques des requins à La Réunion qui ont détecté très peu de requins tigre dans le réseau de stations d'écoute côtiers et la quasi-totalité des requins bouledogue à l'inverse (Soria 2015). Plus largement, compte tenu des différents temps d'intégration de l'alimentation dans les trois tissus (~5 à 20 mois, derme<sang<muscle), il semble que les requins tigre soient systématiquement moins dépendants de ressources côtières que les requins bouledogue.

Concernant les valeurs en azote, elles sont significativement inférieures dans le derme et significativement supérieures dans le muscle chez les requins bouledogue par rapport aux requins tigre, et ne présentent pas de différence significative dans le sang. L'azote isotopique est un proxy du niveau trophique des individus, et les valeurs dépendent des niveaux de base dans l'habitat d'alimentation. Généralement le niveau trophique d'un individu est lié à sa taille. Plus l'individu est grand, plus son niveau trophique sera élevé. Tout comme pour le carbone, les valeurs d'azote isotopique vont aussi varier entre écosystèmes et traduisent des changements dans les producteurs primaires (France 1995). Ainsi ces différences entre tissus pour les deux espèces étudiés traduisent certainement des changements à la fois de niveau trophique au sein des espèces et des changements d'habitats liés au comportement migratoire des espèces (tigre en particulier) ou des changements ontogénétiques d'habitats d'alimentation (bouledogue en particulier). Trystram et al. (2017) avaient déjà suggéré des changements d'habitats d'alimentation chez le requin bouledogue en fonction de l'âge des individus. De tels changements ont aussi été mis en évidence chez le grand requin blanc (*Charcharodon carcharias*) le long des côtes de Californie (Carlisle et al. 2012). Plus largement les requins bouledogue juvéniles sont connus pour être peu mobiles et dans des habitats très côtiers (Tillet et al. 2010, Werry et al. 2012, Drymon et al. 2014), alors que les adultes vont exploiter des habitats beaucoup plus grands et plus au large (Daly et al. 2014, Espinoza et al. 2016).

Les relations linéaires entre les valeurs isotopiques en carbone et en azote des différents tissus et la taille des requins ont été testées. Bien que ces relations soient significatives ($p < 0,05$), elles ne sont pas robustes et donc peu indicatives (Figure 8).

Chez le requin bouledogue, les données de carbone suggèrent que les individus, quelle que soit leur taille, évoluent essentiellement dans des habitats similaires proche des côtes. La comparaison des valeurs de carbone entre tissus pour des individus de taille similaire met en évidence des valeurs globalement enrichies en carbone dans le derme qui est le tissu avec le renouvellement protéique le plus élevé. A l'inverse, le muscle qui a le plus long temps d'intégration a les valeurs les plus faibles. Des résultats similaires entre muscle et derme ont déjà été observés chez le requin peau bleue (*Prionace glauca*) et le requin soyeux (*Carcharhinus falciformis*) et les explications possibles sont des différences de composition chimique des tissus, des différences de discrimination isotopique entre le régime alimentaire et les tissus (Li et al. 2016a) ou des différences de renouvellement protéique qui traduiraient des changements temporelles dans les habitats d'alimentation ou le régime alimentaire. Compte tenu des différences dans les valeurs isotopiques entre tissus et du fait que ces différences ont tendance à augmenter avec l'âge des individus, elles suggèrent des mouvements entre des habitats côtiers et

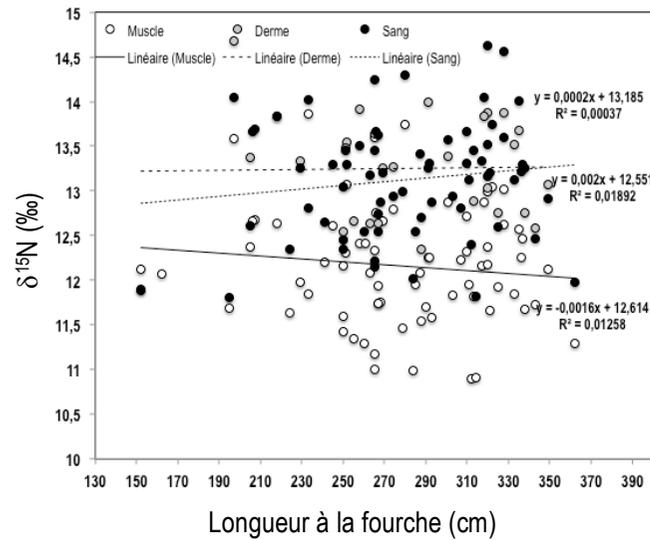
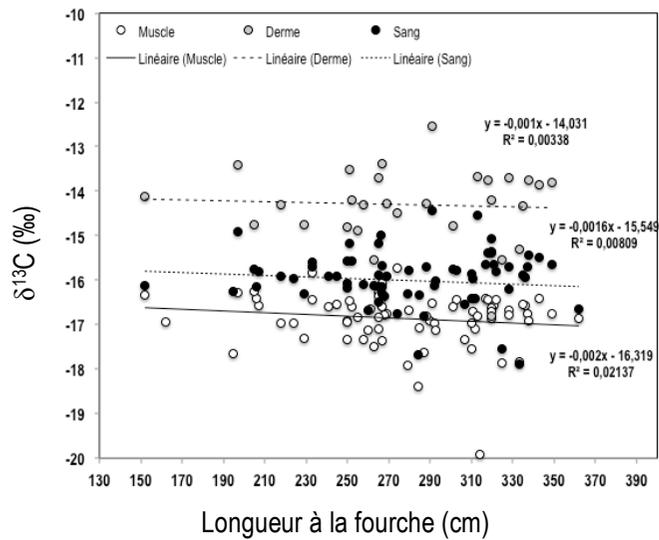
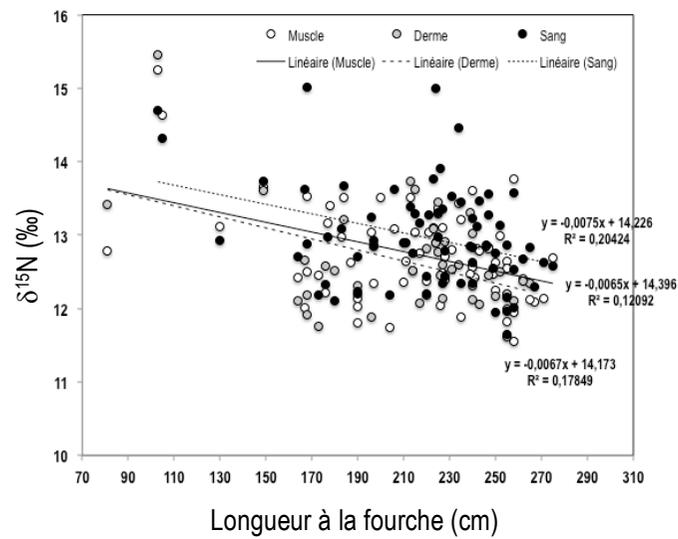
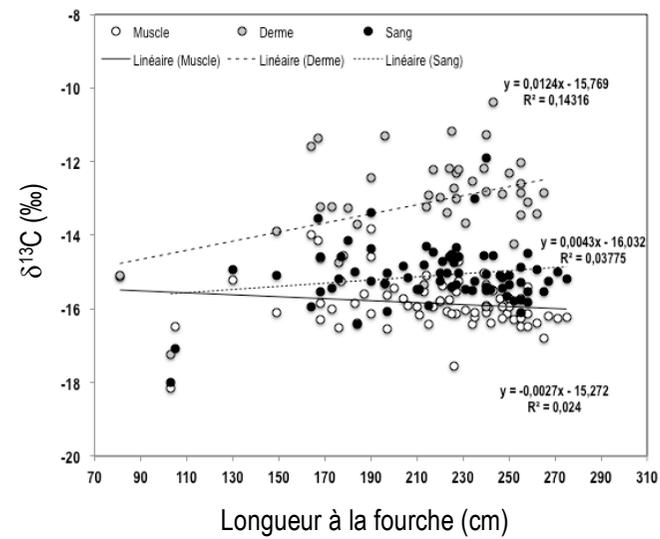


Figure 8 – Relation entre la taille des requins et les valeurs isotopiques en carbone et azote dans leurs tissus. Requin bouledogue panel du haut et requin tigre panel du bas.

des habitats plus au large plus important chez les adultes que chez les jeunes. Ceci est cohérent avec les différences de déplacement en fonction de l'âge déjà évoqué précédemment chez le requin bouledogue. Concernant l'azote, les relations ne sont pas robustes, mais présentent pour les trois tissus une décroissance des valeurs d'azote avec la taille. Un tel résultat a été observé chez le requin soyeux (Li et al. 2016a) et peut être interprété comme un changement ontogénétique dans le régime alimentaire. Combiné avec les résultats sur le carbone, cela renforce l'idée que les jeunes requins bouledogue resteraient près des côtes et qu'avec l'âge leur habitat d'alimentation s'élargirait, avec une alimentation intégrant plus de proies dépendantes de la production primaire océanique.

Chez le requin tigre, aucune tendance n'existe entre les valeurs isotopiques en carbone et azote dans les trois tissus et la taille des individus. Cela suggère qu'il n'y aurait pas de changement d'habitudes alimentaires significatives ni d'habitats d'alimentation en fonction de l'âge des individus. Comme chez le requin bouledogue, il existe une discrimination des valeurs isotopiques du carbone entre les tissus, avec des valeurs plus faibles dans le muscle et plus élevée dans le derme. Bien que moins marquées pour l'azote, il semble que les valeurs dans les muscles aient tendance à être plus faibles que dans les deux autres tissus. Le plus faible renouvellement protéique des muscles pourrait être associé à un fractionnement isotopique plus grand qui tendrait à diminuer les valeurs dans ce tissu, en mobilisant plus les éléments légers. Une explication alternative est le traitement des échantillons avant d'y mesurer les valeurs isotopiques. En effet, les lipides contenus dans les tissus peuvent avoir un effet sur les valeurs isotopiques en carbone (Post et al. 2007). Néanmoins, si les rapports C/N sont inférieurs à 3,5, il n'est pas nécessaire de délipider les échantillons ou d'appliquer des corrections analytiques. L'ensemble des rapports C/N est inférieur à 3,5 et des tests préliminaires avaient été réalisés sur des échantillons de muscles dans le cadre des travaux menés dans CHARC. Ils avaient permis de ne mettre en évidence aucune différence significative des valeurs isotopiques pour un même échantillon, sans et avec traitement (S. Jaquemet et C. Trystram, données non publiées). Chez les requins, les tissus sont chargés en urée et en oxyde de triméthylamine, qui est une forme de l'excrétion azotée des animaux. Ces deux produits sont liés à la balance osmotique, ils sont appauvris en azote et peuvent affecter les valeurs en carbone selon certains auteurs (Fisk et al. 2002, Li et al. 2016b). De nombreuses incertitudes persistent quand aux traitements à conduire pour les échantillons. En effet, Hussey et al. (2012) ont testé différents traitements sur 21 espèces de requins, dont les requins tigre et bouledogue, pour comprendre les effets de la délipidation et de l'extraction de l'urée et en ont conclu d'une part que les réponses étaient différentes entre tissus, espèces et méthodes et d'autre part que les variations induites par les traitements chimiques peuvent être supérieures à l'enrichissement entre une proie et son prédateurs, ce qui suggère que les traitements chimiques pourraient induire plus de variabilité qu'ils n'en corrigeraient. Compte tenu des variations individuelles en azote chez nos deux espèces et du signal plus clair entre tissus pour le carbone, il n'est pas exclu qu'il y ait un effet de l'urée. Des tests devraient être entrepris pour évaluer cet effet de l'urée sur les valeurs d'azote et ainsi corriger éventuellement les données, afin de mieux les interpréter.

Il ne semble pas exister de différences dans l'écologie trophiques des deux espèces en fonction du sexe. En effet, les valeurs isotopiques en carbone et en azote ne diffèrent pas entre sexe, quel que soit le tissu, à l'exception d'une valeur de carbone isotopique significativement inférieure dans le derme des mâles de requin bouledogue par rapport

aux femelles ($p < 0,01$). Il faut également noter que la taille moyenne des requins bouledogue mâle était significativement inférieure à celle des femelles ($p < 0,01$). Ainsi la différence observée concernant le carbone dans le derme pourrait être un effet de la taille.

Le calcul des niveaux trophiques fondés sur les valeurs en azote isotopique des tissus et de celle de la matière organique particulaire dans les écosystèmes côtiers de La Réunion (données CHARC, Mablouké et al. 2013) suggèrent un niveau trophique compris entre 4 et 5, et légèrement inférieur pour les requins tigre par rapport aux requins bouledogue. Ces niveaux trophiques correspondent à des carnivores et carnivores supérieurs (Polunin et al. 2001), ce qui est en accord avec leur régime alimentaire et les données de la littérature (Cortes 1997).

Des tests de corrélations ont été réalisés entre tous les tissus pour les valeurs de carbone et d'azote isotopiques pour les deux espèces (Figure 9). Des corrélations significatives existent entre les différents tissus, mais elles ne sont pas très robustes (coefficient de corrélation entre 0,20 et 0,59). Elles sont globalement plus robustes pour l'azote quel que soit le tissu et l'espèce. Li et al. (2016) avaient réalisé des tests similaires chez des requins pélagiques et conclu que l'utilisation du derme pouvait être un proxy pour les valeurs isotopiques des muscles. Compte tenu des résultats obtenus dans notre étude, il semble qu'il ne soit pas possible de prédire les valeurs isotopiques du sang et du muscle à partir d'un simple prélèvement de peau par biopsie (sur des requins vivants par exemple). Dans notre étude, on a deux espèces qui dépendent du milieu côtier de façon plus ou moins importante pour leur alimentation. Le milieu côtier est beaucoup moins homogène que le milieu pélagique dans le temps et l'espace. De plus, les requins tigre et bouledogue semblent effectuer des déplacements entre la côte et le large dont les durées sont inconnues. Ainsi les différences de temps d'intégration de leur environnement d'alimentation entre les trois tissus étudiés ne semblent pas compatibles avec l'utilisation du derme comme proxy des autres tissus. Ces corrélations pourront être testées à nouveau après que les tests méthodologiques sur les effets de la délipidation et du retrait de l'urée des tissus aient été conduits.

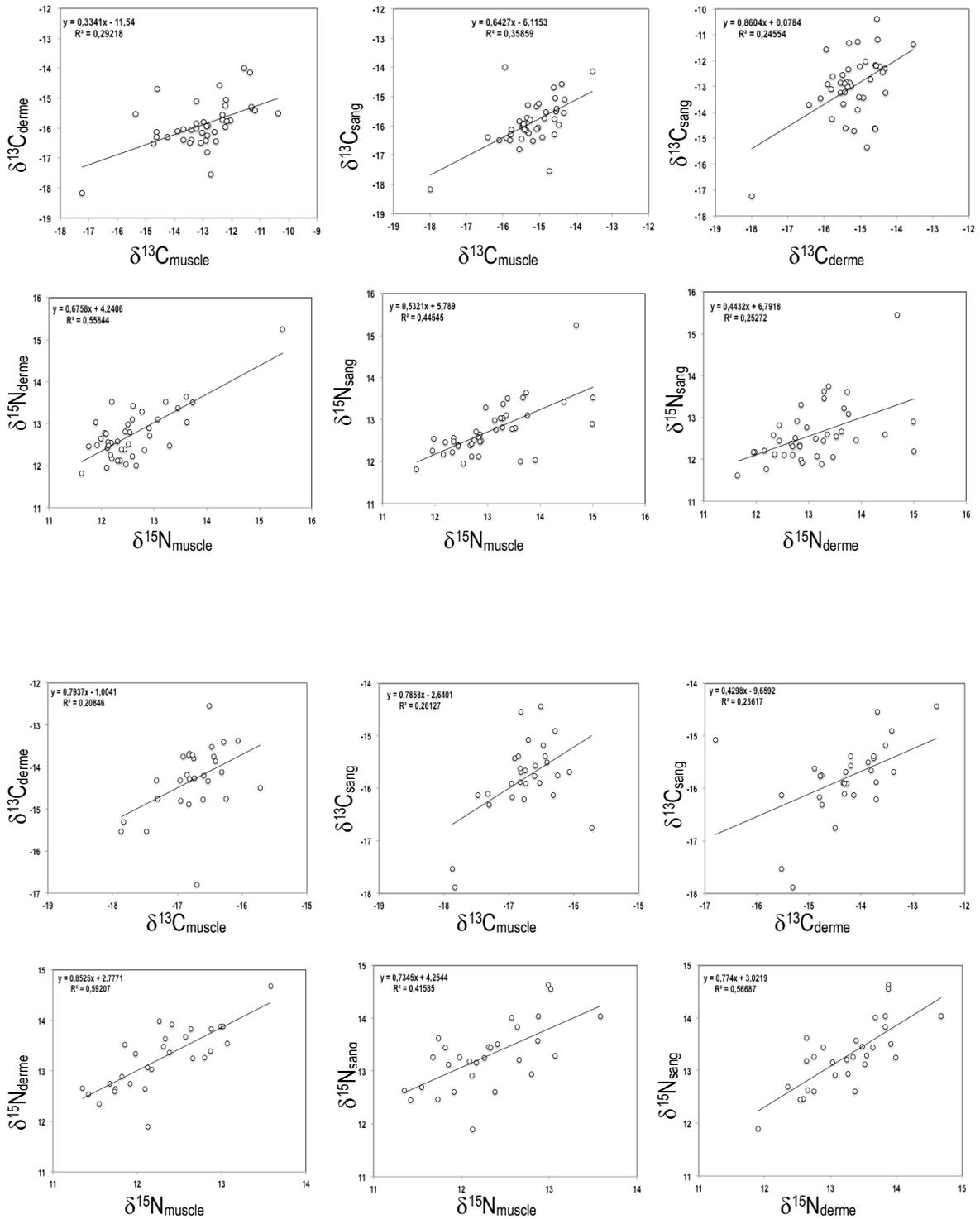


Figure 9 – Relations linéaires entre les valeurs isotopiques en carbone et azote pour les trois tissus analysés chez le requin bouledogue (panels du haut) et tigre (panels du bas).

Objectif 2 : Amélioration de la connaissance du cycle reproducteur des deux espèces

Estimation des tailles à maturité

Pour l'étude de la reproduction, nous avons dans un premier temps estimé les tailles à maturité (sexuelle) pour les deux sexes chez les deux espèces. Cette estimation se fonde sur une série d'observations telles que la présence de sperme, qui atteste d'une capacité à se reproduire, des ptérygopodes (organes reproducteurs) calcifiés (durs) et dépassant la taille des nageoires pelviennes et des canaux déférents présentant des villosités accrues chez les mâles. Pour les femelles, la présence d'embryons, des ovaires présentant des ovocytes matures (fécondables), la largeur de l'utérus ou des signes de parturition récente a été considérée comme des signes de maturité sexuelle (Clark & von Schmidt 1965 ; Lucifora et al. 2005, Figure 10).

D'après la figure 11, les tailles à maturité sexuelle seraient autour de 250cm de longueur totale pour les deux sexes chez le requin bouledogue à La Réunion (~260 cm pour les femelles et ~240cm pour les mâles). Ces valeurs sont proches de celles estimées pour différentes régions du monde, mais globalement supérieures (Tableau 2). Plusieurs explications sont possibles pour justifier cette différence : (1) le nombre d'échantillons n'est pas suffisant et ceux analysés ne couvrent pas l'ensemble de la gamme de taille de l'espèce, surtout autour de la taille critique de passage d'individus immatures à matures, (2) il y a eu quelques erreurs d'interprétation dans la description de la maturation des gonades et la calcification des ptérygopodes, dues à la fois au manque d'expérience des expérimentateurs et aux conditions de réalisation des dissections (parfois 48h après la capture, dans une chambre froide avec une température parfois inférieure à 10°C), (3) il s'agit d'une réalité biologique, qui s'explique par une taille maximale des individus supérieure aux autres populations étudiées (Blaison et al. 2015).

La modélisation de la fréquence d'individus matures en fonction de la taille, à l'aide de la fonction 'SizeMat' sous le logiciel R², permet de fixer la taille de 254,7cm et 230cm pour les femelles et les mâles respectivement pour que 50% de la population (L_{t50}) soient considérées comme matures (Figure 12). C'est la taille de 50% de la population mature qui est généralement estimée comme celle représentative de la taille à maturité en dynamique des populations exploitées (Sinclair 1988). Ces résultats sont proches de ceux obtenus empiriquement (Figure 11) et restent supérieurs aux données de la littérature (Tableau 4).

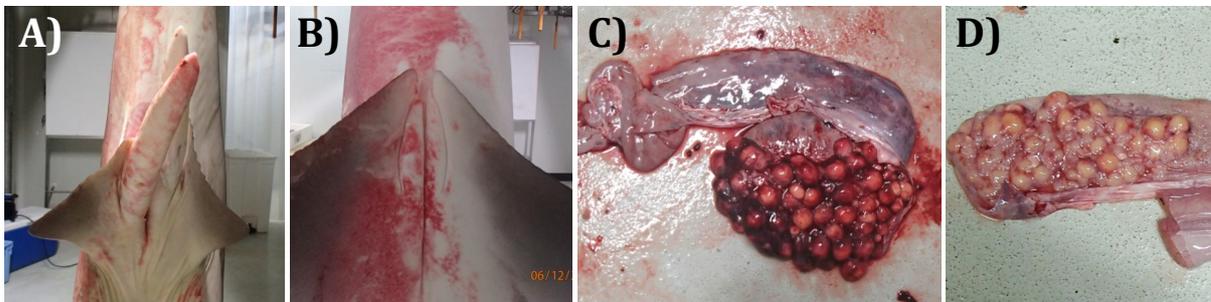


Figure 10 : Ptérygopodes de requins bouledogue mâles mature (A) et immature (B). Follicules matures (C) et en maturation (D) de requins bouledogue femelles

² <https://cran.r-project.org/web/packages/sizeMat/vignettes/sizeMat.html>

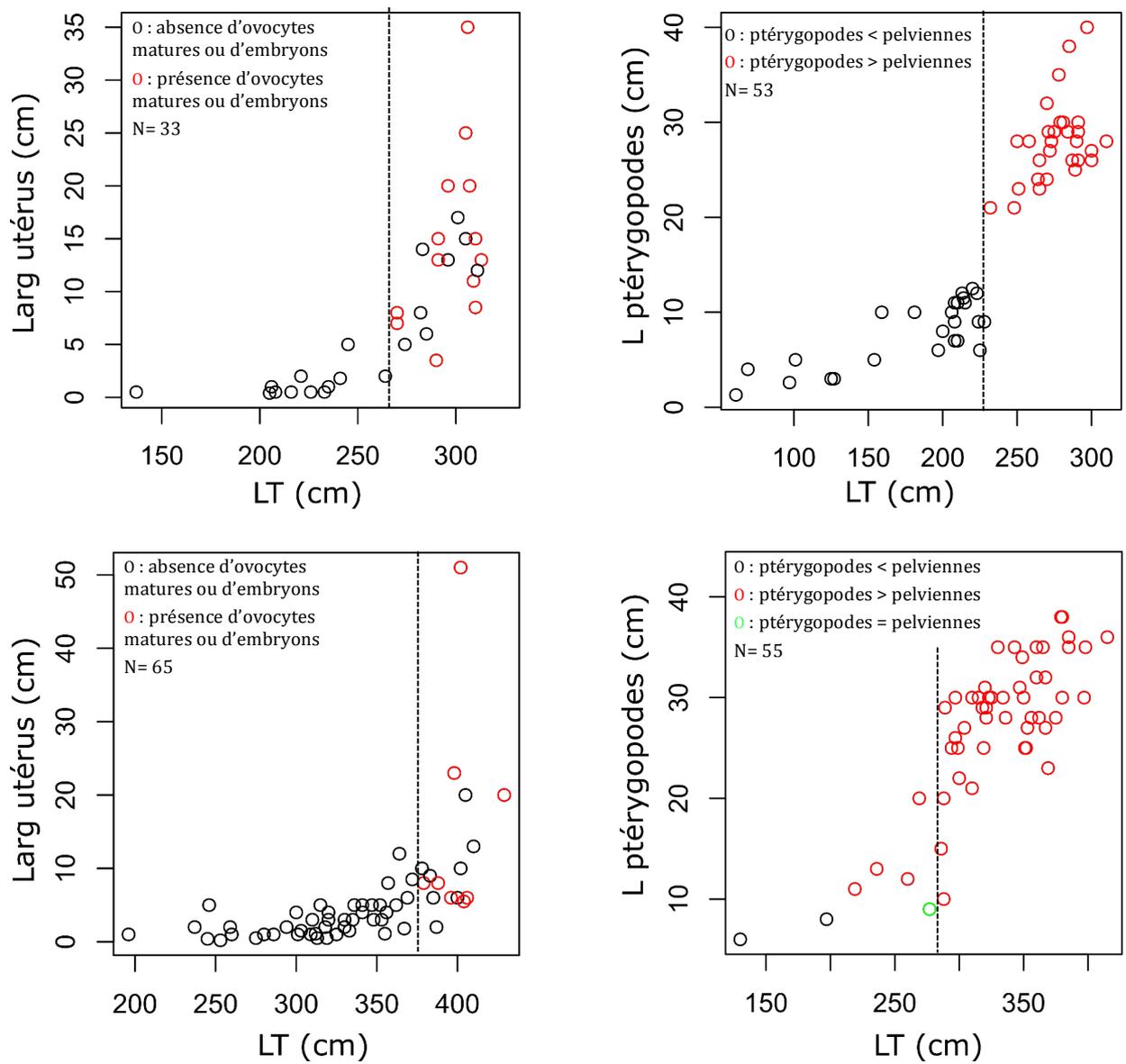


Figure 11 – Estimation des tailles à maturité sexuelle (longueur totale en cm) chez les requins bouledogue (haut) et tigre (bas), pour les femelles (gauche) et les mâles (droite).

Tableau 4 – Synthèse des tailles (longueurs totales en cm) à maturité chez les requins tigre et bouledogue en fonction du sexe

Tigre		Bouledogue		Site	Références
Mâle	Femelle	Mâle	Femelle		
280 cm	370 cm	240 cm	260 cm	La Réunion	Cette étude
280,6 cm	336 cm	230 cm	254,7 cm	La Réunion	Cette étude (Lt ₅₀)
310 cm	315 cm			Nord du Golfe du Mexique et Virginie	Branstetter et al. 1987
		215 cm	226 cm	Nord du Golfe du Mexique	Branstetter & Stiles 1987
		195 cm	204 cm	Sud du Golfe du Mexique	Cruz-Martinez et al. 2004
		235 cm	240 cm	Kwazulu-Natal	Cliff & Dudley 1991
292cm	338cm			Hawaii	Whitney & Crow 2007
291 cm	300 cm			Floride	Clark & von Schmidt 1965
318 cm	359 cm			Kwazulu-Natal	Dickens et al. 2016
286 cm	301 cm			Mer d'Arabie	Varghese et al. 2017
300 cm				Shark Bay	Heithaus 2001

Pour le requin tigre, les résultats produits selon la même démarche que pour le requin bouledogue sont moins clairs (Figure 11). La taille à maturité pour les femelles serait de 370cm et de 280cm pour les mâles. Ces valeurs, bien que moins robustes que pour le requin bouledogue, restent dans les gammes estimées pour les requins tigre mâles dans différentes régions du monde (Tableau 4). Comme pour les requins bouledogue, la taille à maturité des femelles serait supérieure à celles estimées pour les autres régions du monde. Les principales faiblesses du jeu de données viennent d'une part d'un nombre réduit de femelles disséquées qui présentaient des gonades matures et d'autre part d'un faible nombre de mâles ayant des ptérygopodes de taille inférieure ou égale aux nageoires pelviennes ou non calcifiés. Concernant la maturation des gonades, le biais 'expérimentateur' n'est pas exclu là encore. Le cycle de reproduction du requin tigre plus long (13-16 mois de gestation) et la phase de repos entre deux périodes de gestation pour les femelles (Whitney & Crow 2007) compliquent certainement l'interprétation des données, puisque des femelles d'une même taille peuvent être en période de reproduction ou de repos reproductif, ce qui provoque un chevauchement dans les données.

La modélisation de la fréquence d'individus matures en fonction de la taille suggère la taille de 336 cm et 280,6 cm pour les femelles et les mâles respectivement pour que 50% de la population (Lt₅₀) soient considérées comme matures (Figure 12). Concernant les mâles, la valeur vient confirmer les résultats obtenus précédemment, pour les femelles, la valeur issue du modèle diffère assez fortement de celle estimée auparavant et semble plus réaliste, car plus en accord avec celles obtenues dans différentes régions du monde. Néanmoins, cette taille est à affiner dans le futur car le modèle n'est pas très robuste (R²=0,4) bien que significatif.

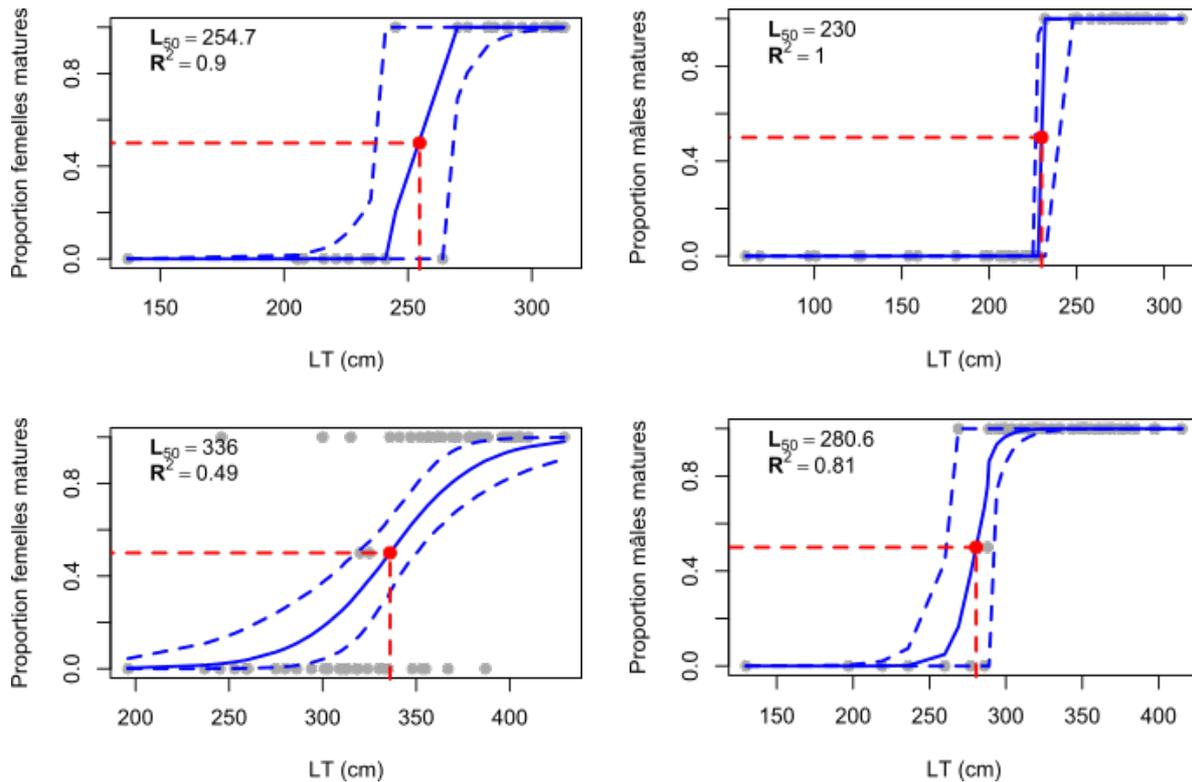


Figure 12 – Estimation des L_{50} chez les requins bouledogue (haut) et tigre (bas), pour les femelles (gauche) et les mâles (droite). L_{50} correspond à la longueur total (cm) pour laquelle 50% de la population est mature. Les pointillées bleues représentent l'intervalle de confiance à 95% de la courbe bleue qui modélise la fréquence d'individus matures dans la population en fonction de la taille.

Détermination des périodes de reproduction

La deuxième approche dans l'étude du cycle reproducteur des requins tigre et bouledogue a été l'analyse temporelle de la maturation des gonades et de l'évolution temporelle des indices gonado-somatiques (GSI) et hépato-somatiques (HSI). Ces indices expriment un rapport entre la masse des gonades ou du foie et la masse totale de l'animal. La maturation des gonades qui rentrent en activité reproductrice s'accompagne généralement d'un grossissement (plus lourdes), chez les individus sexuellement matures. Le suivi de l'évolution temporelle du GSI peut aider à déterminer la période de reproduction, si elle est régulière et n'a pas lieu tout au long de l'année. Concernant le foie, chez les requins, il constitue un organe de stockage de lipides pour plusieurs fonctions, dont le stockage d'énergie pouvant être investie dans la reproduction. Chez certaines espèces, un stockage de lipides précédant la reproduction peut être ainsi enregistré. L'HSI renseigne sur la condition corporelle de l'individu étudié. Les individus qui s'engagent dans la reproduction ont souvent de bonnes conditions corporelles (réserves énergétiques). On pourrait donc s'attendre à voir une évolution du HSI au cours du temps en lien avec la maturation des gonades.

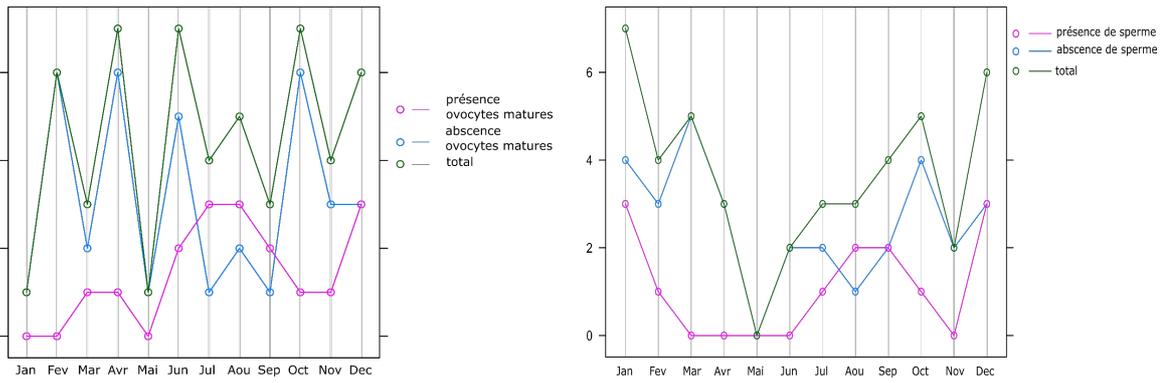


Figure 13 - Evolution mensuelle du nombre d'individus disséqués et proportion d'individus classés comme matures et non-matures pour les deux sexes (femelles à gauche) chez le requin bouledogue

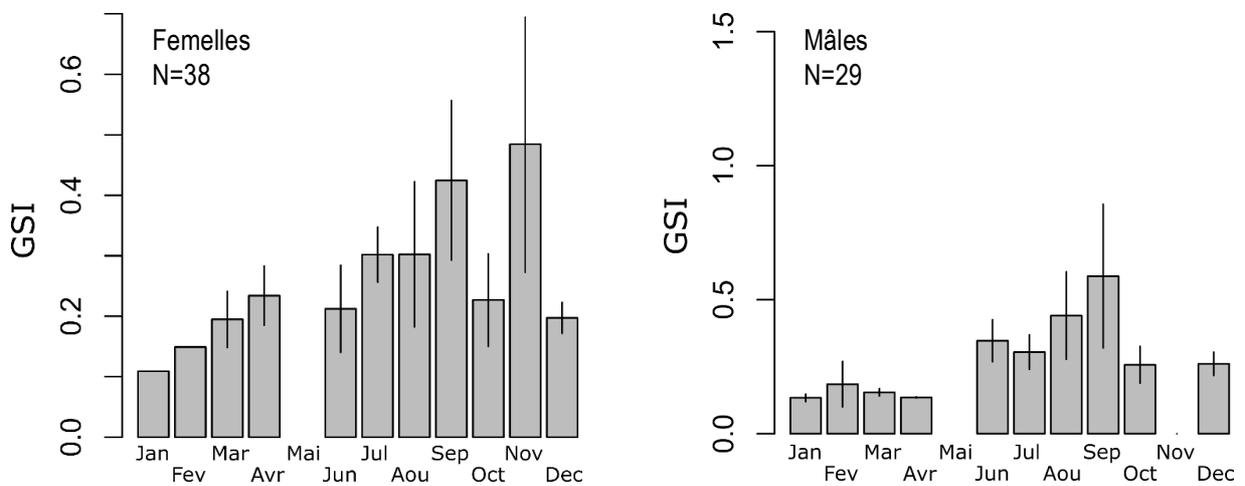


Figure 14 - Evolution mensuelle (moyenne ± écart-type) de l'indice gonado-somatique (GSI) pour les individus matures ($L_t \geq L_{t50}$) chez le requin bouledogue.

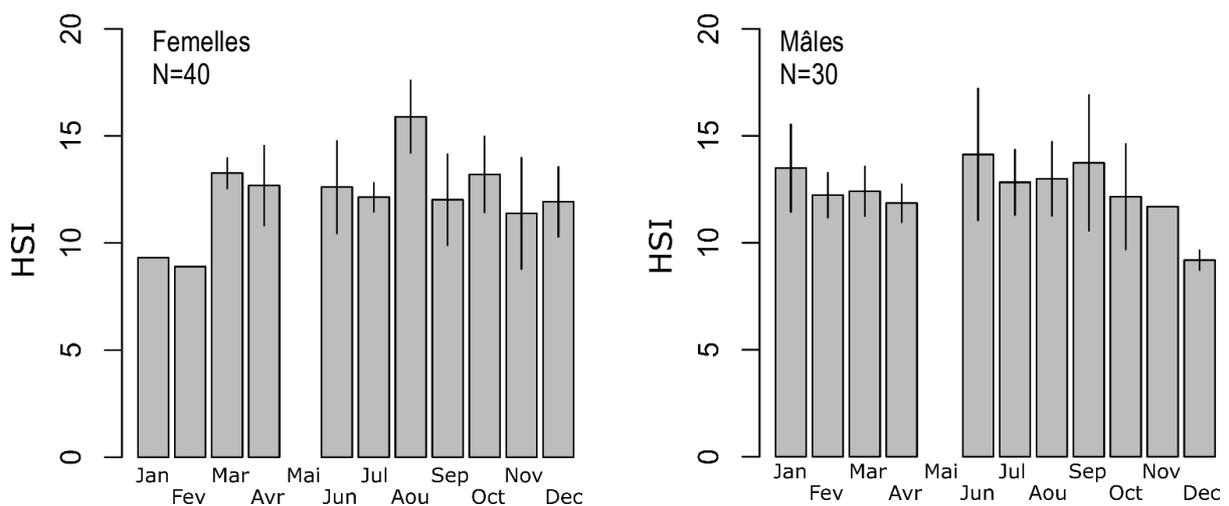


Figure 15 - Evolution mensuelle (moyenne ± écart-type) de l'indice hépato-somatique (HSI) pour les individus matures ($L_t \geq L_{t50}$) chez le requin bouledogue

La Figure 13 montre la proportion mensuelle d'individus pêchés et présentant des caractères considérés comme indicateur d'individus matures sexuellement et non matures chez le requin bouledogue. Il semble exister une certaine concordance temporelle dans la proportion d'individus matures au sein de la population d'individus échantillonnés par la pêche. A deux périodes différentes, la proportion d'individus matures des deux sexes est plus importante dans la population, bien que ces deux périodes ne se chevauchent pas totalement entre les deux sexes. Pour les femelles, il s'agit des périodes juillet-août et décembre et pour les mâles de août-septembre et décembre-janvier. Bien que peu robustes du fait des effectifs mensuels faibles, ces résultats sont toutefois renforcés par les évolutions mensuelles de la proportion d'individus non matures qui semblent présenter une tendance inverse.

L'évolution mensuelle des GSI pour les deux sexes chez les requins bouledogue matures (fondé sur les L_{t50}) vient compléter les informations sur la période de reproduction la plus vraisemblable (Figure 14). Pour les femelles, le GSI augmente régulièrement au cours de l'année entre janvier et novembre, à l'exception d'une valeur plus faible en octobre, avant de connaître une chute marquée en décembre. Si la valeur du GSI la plus élevée traduit bien la période à laquelle les gonades des femelles sont les plus matures, alors la période la plus vraisemblable pour la reproduction serait le mois de novembre. Compte tenu des effectifs mensuels faibles, aucun test statistique n'a pu être réalisé pour identifier d'éventuelles différences significatives de GSI entre les mois de l'année. De plus, on notera une très forte variabilité du GSI pour le mois de novembre, traduisant des variations importantes de la masse des gonades entre femelles, et attestant de différents états physiologiques pour ces dernières. Concernant les mâles, la période la plus probable de reproduction serait le mois de septembre, période qui correspond bien à la plus grande proportion d'individus matures pêchés (Figure 13). Le mois de septembre est également un mois durant lequel le GSI des femelles est élevé. Ceci suggère que la période d'accouplement pourrait être durant le mois de septembre. Néanmoins, il est fort probable qu'il existe de la variabilité individuelle et que la période de reproduction s'étende sur quelques semaines, voire mois, ce qui pourrait expliquer des GSI élevés chez les femelles en novembre. Blaison et al. (2015) ont montré qu'il existait un biais dans le sexe ratio des individus capturés (0,7 mâle pour 1 femelle). Ce déficit en mâles pourrait limiter l'accès à un partenaire sexuel pour les femelles qui pourraient, pour certaines, connaître une période favorable à l'accouplement étendue, qui expliquerait le pic de GSI du mois de novembre. De plus, Pirog et al. (2017) ont montré qu'il existait de la polyandrie chez le requin bouledogue à La Réunion. Il n'est donc pas exclu que les femelles puissent s'accoupler avec plusieurs mâles durant une période de plusieurs semaines et qu'elles procèdent à un stockage temporaire de sperme, avec une fécondation effective et un développement des embryons qui débuteraient plus tard. Le stockage de sperme par les femelles au niveau de la glande nidamentaire existe chez de nombreuses espèces de requin, qui présentent alors un décalage temporel entre l'accouplement et l'ovulation (Conrath 2005). Pratt (1993) propose trois modes différents de fécondation chez les requins : 1) pas de stockage du sperme et fécondation immédiatement après l'accouplement, 2) un stockage de sperme durant une courte période chez les espèces pour qui la période d'ovulation peut être prolongée sur plusieurs mois, et 3) un stockage à long terme du sperme pour des événements répétés de fécondation. Le deuxième mode de reproduction, fondé sur un stockage temporaire de sperme, pourrait être celui privilégié par le requin bouledogue. Enfin, Simpfendorfer (1992) a montré un décalage temporel d'un mois environ entre le

pic de GSI des mâles et la période d'accouplement chez *Rhizoprionodon taylori*. Un tel scénario chez le requin bouledogue expliquerait le décalage temporel entre le pic de maturation des gonades chez les mâles et les femelles.

Concernant les HSI, les valeurs sont relativement constante toute l'année et il n'est pas possible, compte tenu des effectifs, de comparer les moyennes mensuelles statistiquement. Chez les femelles matures, on peut toutefois noter la valeur d'HSI la plus élevée en août, soit durant le mois précédant la période possible d'accouplement et les valeurs les plus faibles en janvier et février (Figure 15). Chez les mâles, il n'existe pas non plus de tendance claire des valeurs mensuelles de HSI, à l'exception d'une légère diminution des valeurs en fin d'année, période qui suivrait la fin de la période d'accouplement. Enfin, les valeurs d'HSI des mâles et des femelles évoluent dans les mêmes gammes de valeurs. Il ne semble donc pas exister de différence liée au sexe.

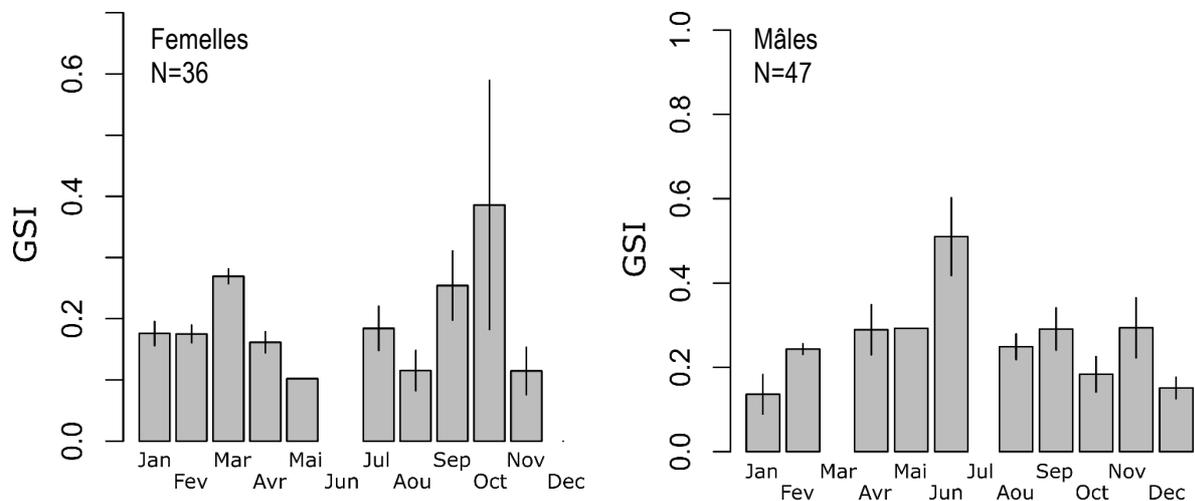


Figure 16 - Evolution mensuelle (moyenne ± écart-type) de l'indice gonado-somatique (GSI) pour les individus matures ($Lt \geq Lt_{50}$) chez le requin tigre.

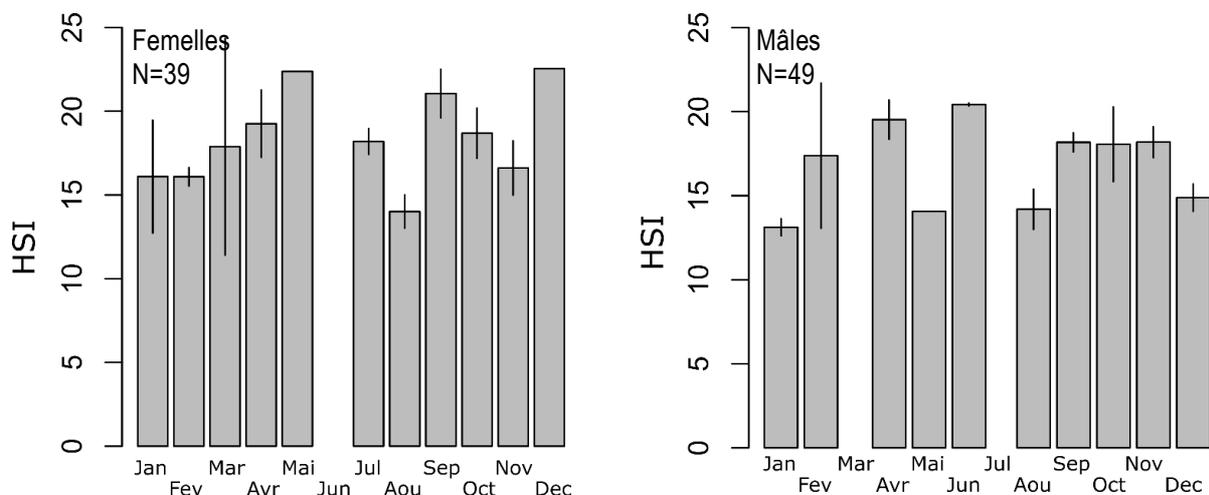


Figure 17 - Evolution mensuelle (moyenne ± écart-type) de l'indice hépato-somatique (HSI) pour les individus matures ($Lt \geq Lt_{50}$) chez le requin tigre.

Les figures 16 et 17 présentent les évolutions mensuelles de GSI et HSI chez le requin tigre en fonction des sexes. Les résultats ne permettent pas pour le moment d'identifier clairement une période qui pourrait correspondre à la reproduction chez le requin tigre à La Réunion. Les valeurs de GSI les plus élevées sont en octobre pour les femelles et en juin pour les mâles. Jaquemet et al. (2013), qui ont analysé en détail une portée de requin tigre pêché le 22/11/2012 à La Réunion et complétant leur travail par une analyse bibliographique, ont conclu que la période de fécondation était probablement en fin d'hiver austral. Ceci est en accord avec des GIS élevés en septembre et octobre pour les femelles. Chez le tigre, il existe une capacité de stockage du sperme par les femelles entre l'accouplement et l'ovulation qui peut être de 4 à 5 mois (Whitney & Crow 2007). Ainsi, le pic de GIS en juin chez les mâles pourrait correspondre à la période d'accouplement et le mois d'octobre correspondrait à la période d'ovulation et à la fécondation des femelles. Blaison et al. (2015) ont montré une présence plus importante de mâles à la côte entre mai et juillet, qui pourrait être lié à la reproduction. Il est encore très prématuré de conclure sur le cycle de reproduction du requin tigre à La Réunion, compte tenu des données disponibles et des incertitudes, y compris sur les tailles à maturité. Concernant l'HSI, les résultats ne sont pas très clairs non plus. Il existe globalement peu de variations au cours d'un cycle annuel que ce soit chez les mâles et les femelles (Figure 17).

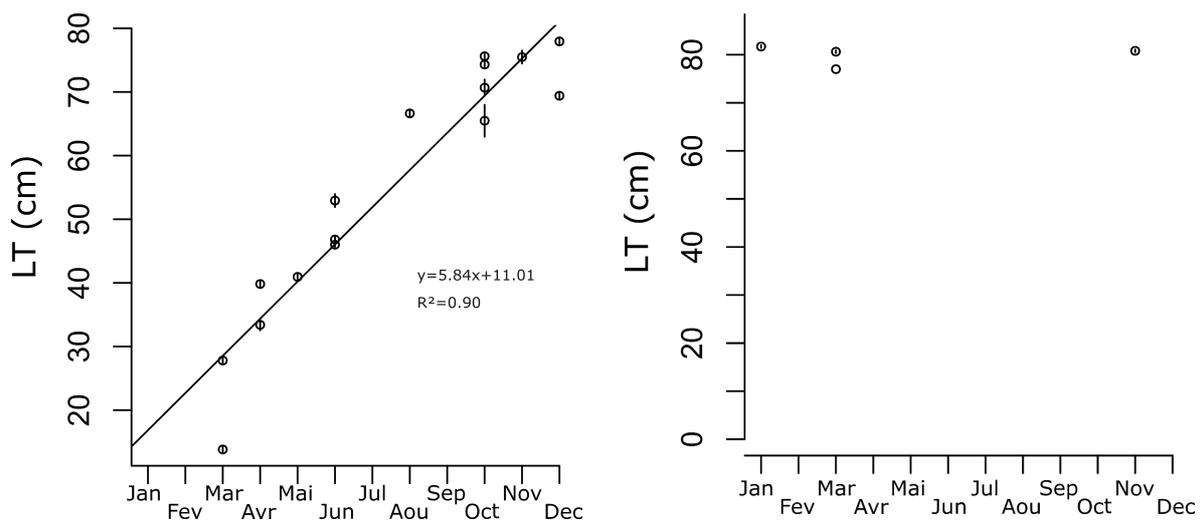


Figure 18- Taille moyenne (\pm écart type) des embryons étudiés en fonction des mois de l'année chez le requin bouledogue (gauche, $n=16$) et tigre (droite, $n=4$).

La dernière analyse réalisée pour étudier le cycle de reproduction des requins tigre et bouledogue est l'analyse des portées qui ont pu être retrouvées lors de la dissection de femelles gestantes. L'analyse de la taille moyenne des embryons au sein des portées en fonction des mois de l'année permet de suivre le développement de ces derniers et ainsi identifier les dates possibles de début de gestation et de mise bas (Figure 18). Les portées étudiées avaient un nombre d'embryons conformément à ce qui est indiqué dans la littérature, avec de 7 à 14 petits pour le requin bouledogue et de 30 à 50 petits pour les requins tigre.

Chez le requin bouledogue, il existe une relation linéaire robuste entre la date et la taille moyenne des embryons par portée. Les plus grands embryons ont été observés durant les mois d'octobre à décembre et les plus petits en mars. Si on considère une taille à la naissance aux alentours de 80 cm (Clark & von Schmidt 1965), la période de parturition serait en fin d'année, entre octobre et décembre. Avec une durée de gestation de 10-11 mois (Clark & von Schmidt 1965), le début de la gestation serait au début de l'année, ce qui correspondrait à un décalage de 4-5 mois avec une période d'accouplement en septembre, telle qu'identifiée à partir de l'analyse des GSI. Un stockage de sperme existerait alors chez le requin bouledogue comme chez le requin tigre. Si on considère une taille nulle pour les embryons dans les premiers jours après la fécondation et la formation des œufs qui précèdent le développement des embryons, il est possible de calculer une date théorique pour cette taille nulle à partir de l'équation qui décrit l'évolution de la taille des embryons en fonction des mois de l'année. La taille nulle ($y=0$) correspond à une valeur de $x = -1,88$, soit quasiment deux mois avant le mois de janvier, ce qui correspond au mois de novembre. Ainsi l'accouplement pourrait avoir lieu en septembre et l'ovulation suivie du début de la gestation débuterait être en novembre. Les GSI très élevés en novembre correspondraient alors à la période d'ovulation et précédant la fécondation des ovocytes matures par le sperme stocké dans la glande nidamentaire. Les valeurs plus faibles d'HSI en début d'année chez les femelles pourraient alors exprimer une fin de gestation et une mise bas récente, associée à une perte de réserves lipidiques peut être associée à l'absence d'alimentation chez les femelles en fin de gestation. Enfin compte tenu de la plus grande taille des individus à La Réunion par rapport aux autres sites d'étude dans le monde, il n'est pas exclu que le développement embryonnaire dure légèrement plus longtemps (11-12 mois ?).

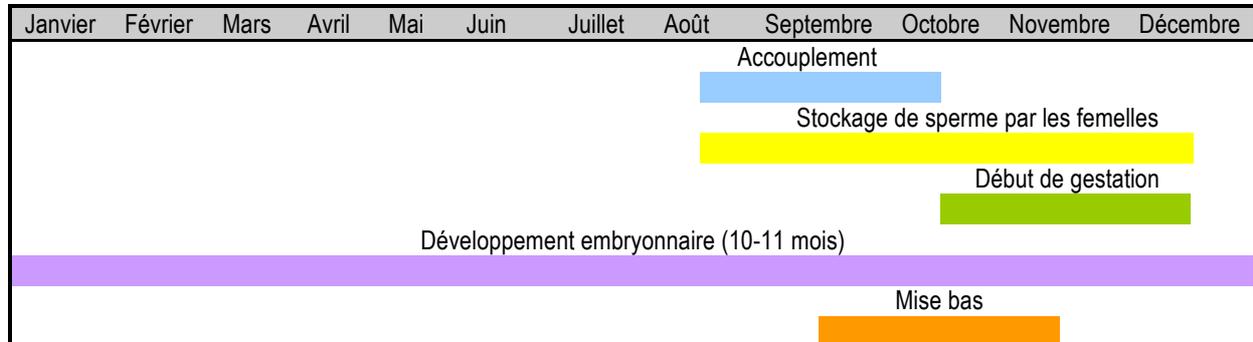


Figure 19- Cycle reproducteur potentiel du requin bouledogue à La Réunion

Le cycle de reproduction du requin bouledogue à La Réunion pourrait ainsi être celui décrit sur la Figure 19. La présence de juvéniles de petites tailles à la côte à partir du mois de décembre et dans les premiers mois de l'année³ serait en accord avec des naissances en fin d'année.

Concernant les tigres, le nombre de portées est faible ($n=4$) et tous les embryons observés étaient de grande taille et proche de leur terme. Vu les dates de récupération de ces portées, on peut envisager une période de parturition pendant l'été austral. Cela

³ JT Antenne Réunion février 2012, dates de pêche de petits bouledogues entre janvier et mars (Figure 4)

serait en accord avec la mise bas des requins tigre à Hawaii en fin d'été (Whitney & Crow 2007). Blaison et al. (2015) ont enregistré une plus grande présence de femelles à la côte entre janvier et mars, qui pourraient se rapprocher des côtes pour la mise bas.

Le tableau 5 présente les principaux résultats obtenus, qui restent à prendre avec prudence compte tenu des effectifs qui restent faibles.

Tableau 5 – Proposition de cycle reproducteur chez les requins tigre et bouledogue à La Réunion

	Bouledogue		Tigre	
	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle
Taille à maturité (cm)	230	255	280	336
Période d'accouplement	mi-août – mi-octobre		Juin	
Période de fécondation	mi-octobre – mi-décembre		Octobre	
Période de mise bas	mi-septembre à mi-novembre		Janvier - Mars	

Objectif 3 : contribution à l'étude de la connectivité entre populations de requins dans l'océan Indien occidental

La figure 20 présente le nombre d'échantillons qui a pu être collecté et analysé pour l'étude de la connectivité pour les deux espèces de requins. L'effort de collection a été concentré sur le sud-ouest de l'océan Indien. Des échantillons des bassins océaniques pacifique et atlantique complètent le jeu de données et apportent ainsi un peu de robustesse et d'autres opportunités de comprendre la dynamique globale des espèces.

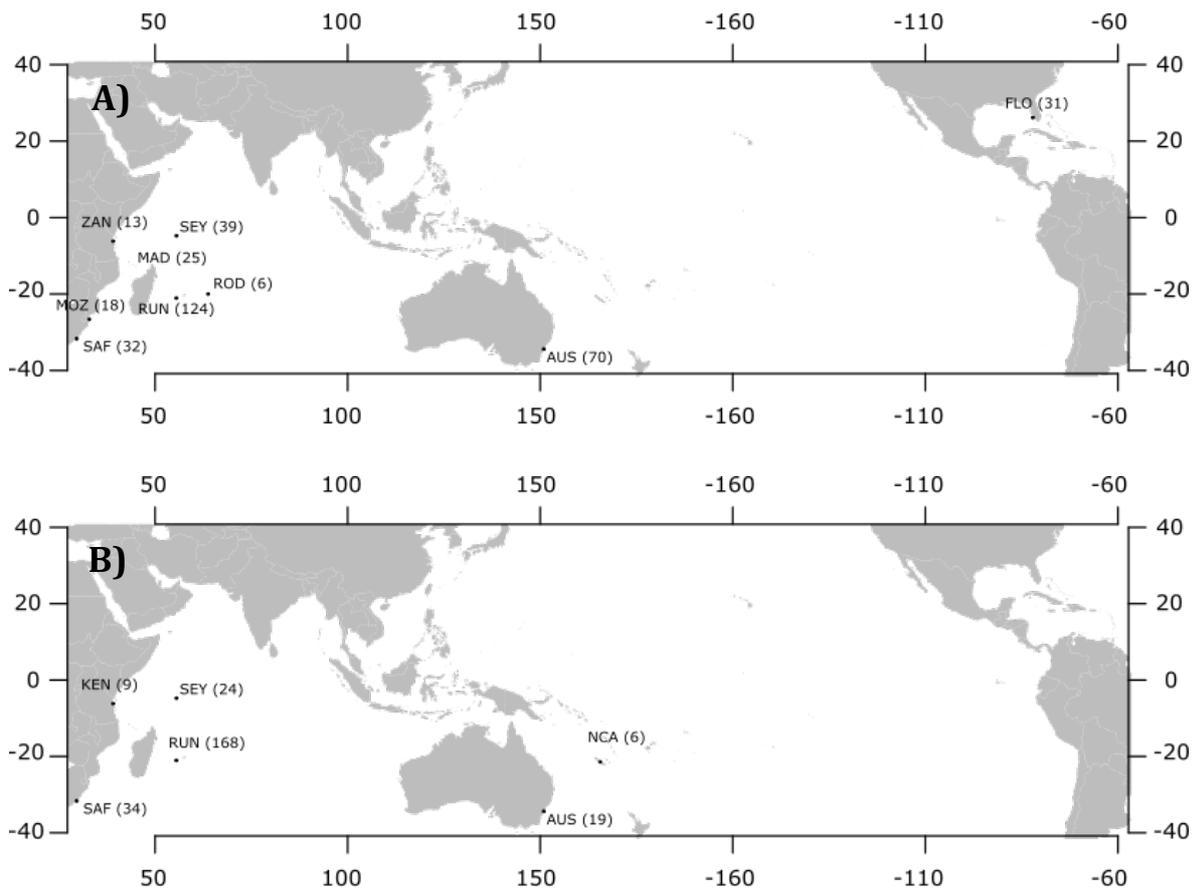


Figure 20 - Carte d'échantillonnage du requin bouledogue (A) et tigre (B). Entre parenthèses, est noté le nombre d'individus échantillonnés pour chaque site (cela ne comptabilise pas les fœtus des portées *in utero* des femelles pêchées à La Réunion). ZAN : Zanzibar ; SEY : Seychelles ; MAD : Madagascar ; MOZ : Mozambique ; SAF : Afrique du Sud ; RUN : La Réunion ; ROD : Rodrigues ; AUS : Australie ; FLO : Floride. KEN : Kenya ; NCA : Nouvelle Calédonie.

Le tableau 6 présente une synthèse de niveau de différenciation entre les populations étudiées à partir de l'analyse de 25 locus microsatellites chez le requin bouledogue.

Tableau 6- Matrice contenant les valeurs d'indice de différenciation (FST) pour les comparaisons entre les populations deux à deux et leur significativité (* : P<0,05 ; ** : P<0,01 ; *** : P<0,001). ZAN : Zanzibar ; SEY : Seychelles ; MAD : Madagascar ; MOZ : Mozambique ; SAF : Afrique du Sud ; RUN : La Réunion ; ROD : Rodrigues ; AUS : Australie ; FLO : Floride.

	FLO	ZAN	SEY	MOZ	MAD	SAF	RUN	ROD	AUS
FLO	-								
ZAN	0,33***	-							
SEY	0,30***	0,00	-						
MOZ	0,29***	0,02	0,01	-					
MAD	0,31***	0,02	0,00	0,03	-				
SAF	0,28***	0,01	0,01	0,00	0,02	-			
RUN	0,27***	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	-		
ROD	0,34***	0,03	0,02	0,01	0,02	0,02	0,03	-	
AUS	0,28***	0,01	0,01	0,00	0,02*	0,00	0,00	0,02	-

On observe des valeurs de différenciation très fortes entre la Floride et toutes les autres populations échantillonnées (FST varie de 0,27 à 0,34, P<0,001 ; Tableau 6). Toutes les autres valeurs sont faibles (inférieures à 0,03) et non significativement différentes de zéro (excepté entre Madagascar et l'Australie FST=0,02*). Ces résultats indiquent une forte connectivité entre toutes les populations du sud-ouest de l'océan Indien et l'Australie, et une très forte différenciation de ces populations de l'océan Indien et Pacifique avec celle de l'Atlantique (Floride).

Ces résultats sont concordants avec des analyses d'assignement à des groupes génétiques (Figure 21), qui identifient deux groupes génétiques dans le jeu de données, un groupe étant constitué des individus échantillonnés en Floride, et l'autre groupe constitué des individus échantillonnés dans toutes les autres localités (océan Indien et Australie).

Nous avons également séquencé deux gènes mitochondriaux (*cytb* et *nd4*). Les séquences de ces deux gènes ont été concaténées (1705 bp), et un réseau d'haplotypes a été construit (Figure 22). On observe trois groupes sur ce réseau, l'un constitué des individus échantillonnés en Floride, l'un avec ceux échantillonnés en Australie et le dernier avec les individus échantillonnés dans le sud-ouest de l'océan Indien. Au sein de ce dernier groupe, la structuration géographique semble faible, puisque chaque haplotype est représenté par des individus échantillonnés dans différentes localités. Il semblerait donc qu'il existe une plus grande structuration à partir des séquences mitochondriales qu'à partir des marqueurs microsatellites, avec l'Australie qui se détache du sud-ouest de l'océan Indien. Cette plus forte structuration pourrait être due à de la fidélité au site de naissance (philopatrie) chez les femelles, ce qui reste néanmoins à être confirmé par d'autres analyses. La différence de patrons observés avec les données microsatellites et les données mitochondriales pourrait être également due à la nature des marqueurs moléculaires : les gènes mitochondriaux évoluent moins vite que les microsatellites ; en outre, ces derniers sont susceptibles d'homoplasie.



Figure 21- Test d'assignement bayésien (STRUCTURE ; Pritchard et al. 2000) pour un nombre optimal de groupes génétiques égal à 2 (rouge et vert) pour le requin bouledogue. L'axe des ordonnées représente la probabilité d'appartenir à un groupe génétique et chaque barre verticale représente un individu, ces derniers sont ordonnés selon leur lieu de prélèvement. ZAN : Zanzibar ; SEY : Seychelles ; MAD : Madagascar ; MOZ : Mozambique ; SAF : Afrique du Sud ; RUN : La Réunion ; ROD : Rodrigues ; AUS : Australie ; FLO : Floride.

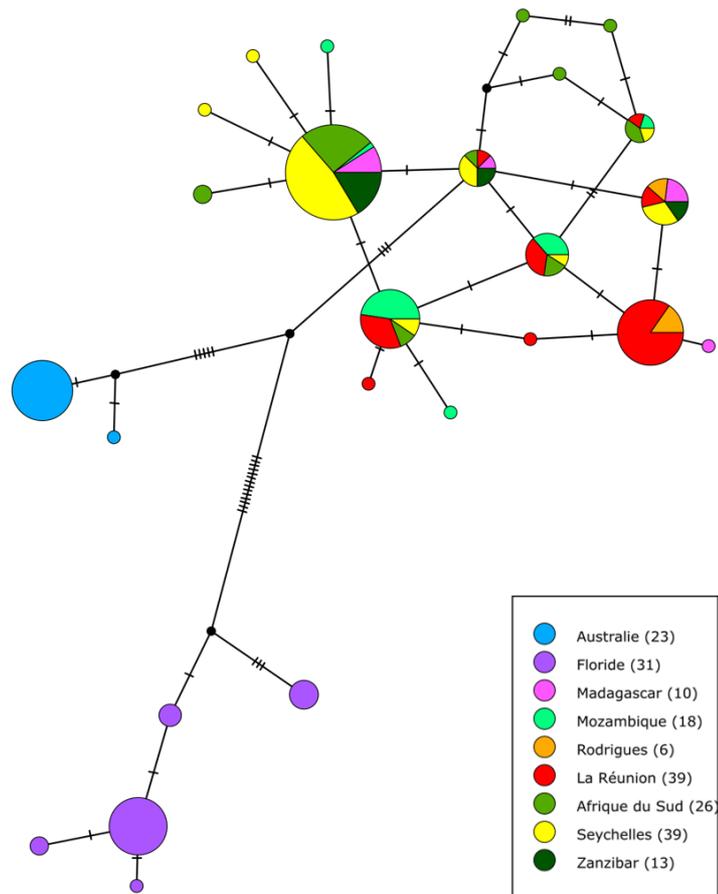


Figure 22- Réseau d'haplotypes réalisé à partir de la séquence concaténée des gènes mitochondriaux *cytb* et *nd4*. Chaque cercle représente un haplotype, la taille du cercle étant proportionnelle au nombre d'individus présentant cet haplotype. Les barres noires sur les segments séparant les haplotypes représentent le nombre de mutations. La couleur représente l'origine géographique des individus chez le requin bouledogue.

Le tableau 7 présente une synthèse de niveau de différenciation entre les populations étudiées à partir de l'analyse de 28 locus microsatellites chez le requin tigre. On observe des valeurs de différenciation très faibles entre toutes les localités (F_{ST} inférieur à 0,02) et non significativement différentes de zéro (excepté entre La Réunion et l'Afrique du Sud : $F_{ST} = 0,01$, $P < 0,05$). Ces résultats indiquent une forte connectivité entre toutes les populations du sud-ouest de l'océan Indien, l'Australie et la Nouvelle Calédonie et sont concordants avec des analyses d'assignement à des groupes génétiques (Figure 23). En effet, ces analyses ne parviennent pas à assigner les individus à deux groupes génétiques différents, ce qui indique que les individus échantillonnés appartiennent au même groupe génétique.

Tableau 7- Matrice contenant les valeurs d'indice de différenciation (F_{ST}) pour les comparaisons entre les populations deux à deux et leur significativité (* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$). KEN : Kenya ; SEY : Seychelles ; SAF : Afrique du Sud ; RUN : La Réunion ; AUS : Australie ; NCA : Nouvelle Calédonie.

	SAF	RUN	KEN	SEY	AUS	NCA
SAF	0,00					
RUN	0,01*	0,00				
KEN	0,00	0,00	0,00			
SEY	0,01	0,00	0,00	0,00		
AUS	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	
NCA	0,02	0,01	0,00	0,02	0,00	0,00

On observe très peu de mutations sur le réseau d'haplotypes, indiquant une faible diversité génétique chez le requin tigre (Figure 24). En outre, aucune structuration n'est visible, ce qui confirme l'importante connectivité entre les localités mise en évidence par les locus microsatellites.

Ces analyses génétiques préliminaires font l'objet du travail de thèse d'Agathe Pirog, qui est en train d'analyser les données. Des résultats finalisés seront produits dans les mois à venir et viendront compléter les informations présentées ici.

Globalement, on peut retenir une structuration des populations de requin bouledogue à l'échelle des bassins océaniques et une forte connectivité entre les populations du sud-ouest de l'océan Indien, qui suggèrent des rencontres régulières entre individus pour la reproduction, y compris pour les requins de La Réunion. Concernant le requin tigre, les résultats suggèrent très peu de structuration et une forte connectivité entre toutes les populations de l'ensemble océanique indo-pacifique sud. Ces résultats ne diffèrent pas des conclusions d'une étude récente sur la génétique des populations globale du requin tigre (Bernard et al. 2016) qui suggèrent une structuration des populations entre le bassin atlantique et l'indo-pacifique.

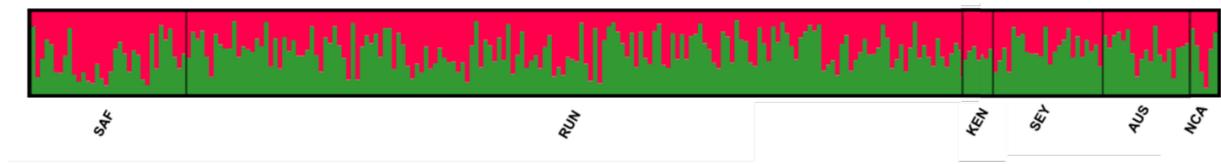


Figure 23- Test d'assignement bayésien (STRUCTURE ; Pritchard et al. 2000) pour un nombre de groupes génétiques égal à 2 (rouge et vert) chez le requin tigre. L'axe des ordonnées représente la probabilité d'appartenir à un groupe génétique et chaque barre verticale représente un individu, ces derniers sont ordonnés selon leur lieu de prélèvement.

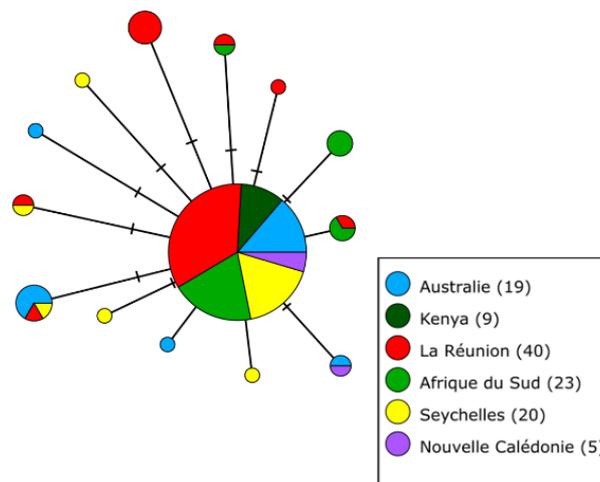


Figure 24- Réseau d'haplotypes réalisé à partir de la séquence concaténée des trois gènes mitochondriaux *COI*, *Dloop* et *cytb*. Chaque cercle représente un haplotype, la taille du cercle étant proportionnelle au nombre d'individus présentant cet haplotype. Les barres noires sur les segments séparant les haplotypes représentent le nombre de mutations. La couleur représente l'origine géographique des individus chez le requin tigre.

Objectif 4 : contribution à l'établissement des relations taille-poids et estimation du taux de croissance des juvéniles de requin bouledogue

Relations allométriques

L'établissement des relations taille-poids sert au suivi de la croissance des individus et aussi à évaluer leur condition corporelle. La comparaison des courbes de croissance entre populations issues de différents sites permet de caractériser aussi les individus qui composent ces différentes populations. L'étude de la structure de taille d'une population aide à sa gestion, qu'elle soit exploitée ou qu'elle interagisse de façon négative avec la société humaine. Dans le cas des requins bouledogue et tigre à La Réunion, il est important de connaître et suivre la structure de la population pour pouvoir identifier un éventuel effet de la pêche sur ces populations et aussi pour apporter des éléments de gestion si les populations devaient être exploitées pour de la valorisation économique, afin d'aider à dimensionner l'activité, pour que celle-ci soit durable. C'est dans ce contexte que s'inscrivent les analyses qui vont être présentées ci-dessous.

Les corrélations très fortes mises en évidence entre les différentes longueurs chez le requin bouledogue sont caractéristiques d'une croissance isométrique, c'est à dire que les différentes parties du corps ont une vitesse de croissance identique. Cette croissance linéaire isométrique est identique à ce qui a été montré dans d'autres études sur les mêmes espèces (Tableau 8).

Par ailleurs, pour les deux espèces, les mêmes relations testées en fonction du sexe ne présentent pas de différence significative (tous les tests, $p < 0,05$). Ces relations ne diffèrent pas non plus de celles établies dans d'autres populations (Branstetter et al. 1987, Branstetter & Stiles 1987, Kohler et al. 1995).

Tableau 8 – Synthèse des différentes relations entre la longueur totale (LT), la longueur à la fourche (LF) et la longueur pré-caudale (LPC) chez le requin tigre et bouledogue pour les deux sexes confondus

	Equation	n	R ²	p-value
Requin bouledogue				
Longueur à la fourche – Longueur totale	$LT = 1,19*LF+2,62$	107	0,99	< 0,001
Longueur pré-caudale – longueur totale	$LT = 1,28*LPC+7,05$	107	0,99	< 0,001
Longueur pré-caudale – longueur à la fourche	$LF = 1,07*LPC+4,27$	107	0,99	< 0,001
Requin tigre				
Longueur à la fourche – Longueur totale	$LT=0,90*LF-23,06$	131	0,98	< 0,001
Longueur pré-caudale – longueur totale	$LT=0,84*LPC-24,13$	131	0,98	< 0,001
Longueur pré-caudale – longueur à la fourche	$LF=0,93*LPC-1,47$	118	0,99	< 0,001

Les relations taille-poids ont pu être établies pour les deux espèces (Figure 25). Pour le bouledogue, une courbe par sexe a été établie, alors que chez le tigre, l'absence de différence significative liée au sexe a permis de ne conserver qu'une courbe pour l'espèce. Ces courbes fondées sur un nombre réduit de données, du fait de la difficulté d'obtenir le poids des animaux disséqués, présentent des allures classiques de forme exponentielle. La croissance pondérale est en revanche allométrique pour les 2 espèces, la relation entre la taille et le poids n'étant pas cubique.

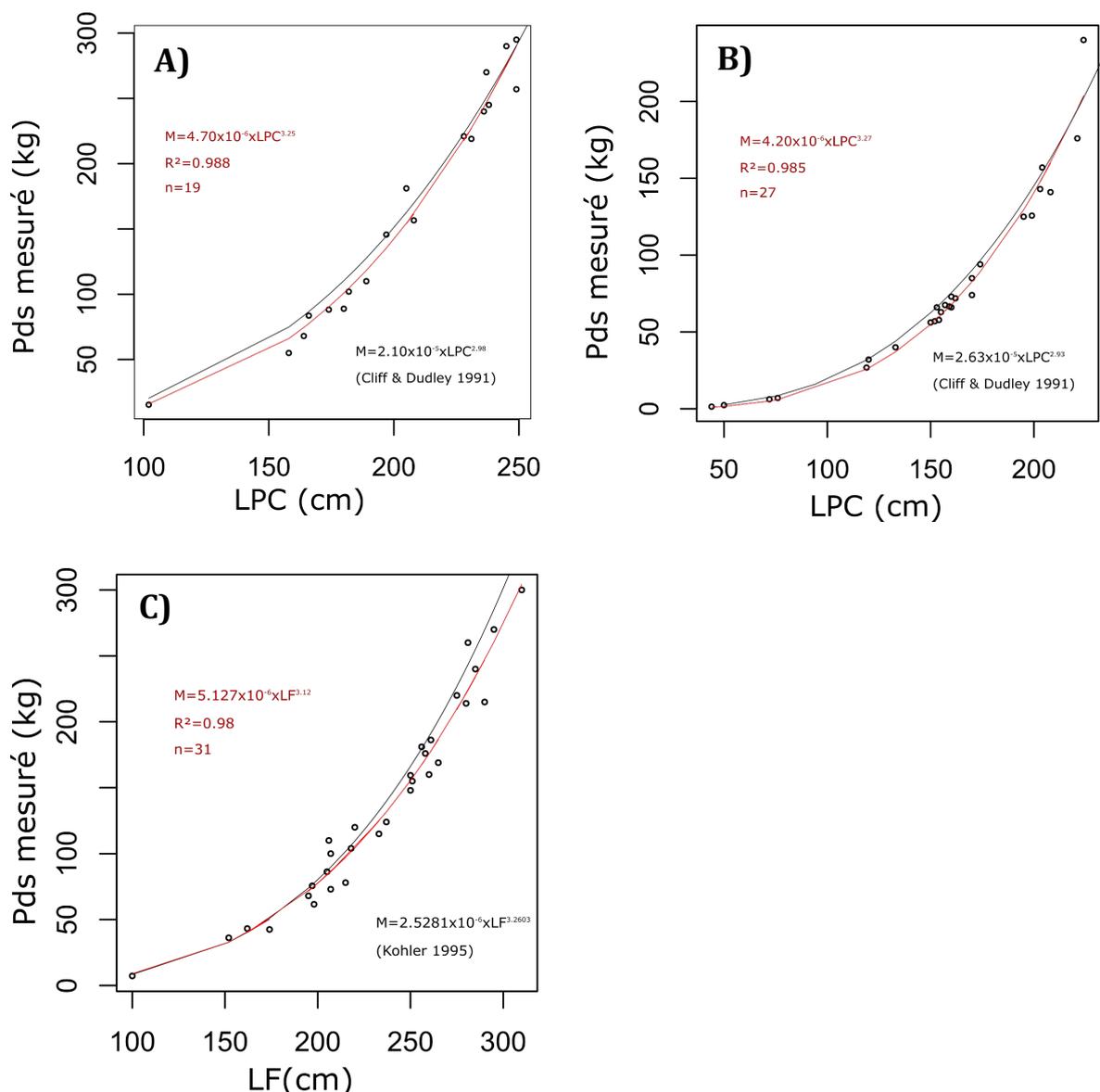


Figure 25- Relations taille-poids (courbes rouges) pour les requins bouledogue femelles (A) et mâles (B) et les requins tigre sexes confondus (C) et comparaison avec des données de la littérature (courbes noires).

Ici les requins tigre et bouledogue ont un taux de croissance pondérale supérieur à celui de la croissance linéaire du corps. Les relations établies pour les populations de requin de La Réunion ne diffèrent pas significativement des courbes établies dans l'Atlantique pour le requin tigre (Kohler et al. 1995) et en Afrique du Sud pour les requins bouledogue mâles et femelles (Cliff & Dudley 1991). La quasiment absence de jeunes individus, de petite taille, dans l'échantillonnage est l'une des principales faiblesses de cette étude qui doit être poursuivie pour renforcer les résultats.

En résumé, les principales relations biométriques ont pu être établies pour les deux espèces. Bien que fondées sur un nombre limité d'échantillons et une gamme de taille insuffisante par rapport à celle que couvre les deux espèces, ces relations sont conformes à ce qui a été établie pour les mêmes espèces dans d'autres régions du

monde. Des solutions pérennes doivent être mises en place pour faciliter la pesée systématique des requins disséqués. Cela permettra de calculer des facteurs de condition qui sont des indicateurs de la condition corporelle des individus. Le suivi de tels indices peut renseigner sur la variabilité environnementale que les individus rencontrent. En effet, les requins tigre et bouledogue en tant que prédateurs de haut niveau trophique sont de véritables enregistreurs de la variabilité environnementale qu'elle soit d'origine naturelle ou anthropique.

Croissance des juvéniles

Comme indiqué précédemment, aucun juvénile de requin bouledogue n'a pu être pêché pendant les sorties de terrain destinées à en capturer pour les mesurer et les marquer à l'aide d'étiquettes externes (spaghetti). L'absence de capture et de marquage a rendu impossible la recapture d'individus juvéniles. Dans ces conditions, l'étude de la croissance des juvéniles n'a pas été possible. Il est envisagé de poursuivre les efforts pour collecter des juvéniles et avancer sur ce point, dans les futurs programmes de recherche sur les requins tigre et bouledogue, dans le cadre du plan gouvernemental.

4- IMPACT DU PROJET

Les impacts du projet ont été classés en trois catégories : les connaissances scientifiques, la formation et les compétences, les indicateurs de performance.

Concernant la connaissance scientifique, les 5 objectifs fixés ont été partiellement atteints, avec des niveaux d'accomplissement différents selon les objectifs. Les analyses fondées sur les données récoltées lors des dissections ont permis des améliorations des connaissances dans les domaines de l'écologie trophique, la biologie de la reproduction, la dynamique et la génétique des populations. Seul l'objectif sur l'écologie comportementale n'a pas pu être réalisé. Les principales faiblesses sur la connaissance scientifique sont liées d'une part à l'échantillonnage, indépendant de scientifiques. En effet, aucune stratégie d'échantillonnage n'a pu être mise en place pour avoir des effectifs équilibrés dans le temps et pour les différentes classes d'âge. Ceci est lié aux aléas de la pêche et aux objectifs de pêches principalement des requins de grande taille, considérés comme plus dangereux pour l'Homme. L'autre faiblesse a été l'incapacité à pêcher des juvéniles depuis le littoral, ni de récupérer suffisamment d'échantillons et/ou d'informations par les réseaux de pêcheurs.

Concernant la formation et les compétences, les impacts du projet sont partiellement atteints. Depuis l'année universitaire 2015-2016, un enseignement spécifique sur les requins est proposé dans le Master « Biodiversité et Ecosystèmes Tropicaux, parcours écosystèmes Aquatiques, Littoraux et Insulaires » (M1 BEST-ALI) à l'université de La Réunion. Il se compose de quatre heures de cours magistraux sur les thèmes « Biologie et écologie des chondrichthyens » et « Place et rôle des requins et des raies dans les écosystèmes marins » et d'un travail dirigé « Conflits Homme-faune sauvage : le cas des requins côtiers à La Réunion ». Les étudiants doivent préparer des exposés oraux en groupe sur différents aspects du conflit Homme-requin à La Réunion (Tableau 9).

Par ailleurs, du 25 au 27 janvier 2016, une formation sur l'identification des raies et des requins des pêcheries pélagiques a été organisée à l'université de La Réunion, dans le cadre du projet européen SmartFish⁴. L'ensemble des étudiants du M1 BEST-ALI a pu assister à cette formation.

La mise en place d'un réseau de collaborateurs pour le suivi et l'étude des requins à La Réunion a été initié, mais n'est pour le moment pas encore opérationnel. Les efforts de structuration en lien avec le Centre de Ressources et d'Appui à la gestion du risque requin à La Réunion seront poursuivis.

Concernant les indicateurs de performance, ils sont globalement pas encore atteints, mais en cours de réalisation. Aucune publication scientifique issue spécifiquement du projet EcoReco-Run n'a encore été produite. Néanmoins, Agathe Pirog dans le cadre de son doctorat est dans la rédaction de deux manuscrits sur la génétique et la connectivité des requins tigre et bouledogue et il est prévu également de publier le travail sur la biologie de la reproduction. Par ailleurs, une communication orale intitulée « From attacks to risk management : How does Reunion Island deal with sharks? » sera faite lors du

⁴ http://commissionoceanindien.org/fileadmin/resources/SmartFish/FAO_Pelagic_Guide.pdf
<http://commissionoceanindien.org/activites/smartfish/presse-press/the-sharks-and-rays-initiative-reaches-comoros-and-madagascar/>

prochain colloque scientifique du WIOMSA en Octobre 2017. Un binôme de stagiaires de M1 BEST-ALI travaille sur les données d'écologie trophique issues du projet, il s'agit de Florian Hoarau et de Sarah Martinez. Les données ont aussi contribué aux recherches doctorales de Clément Trystram qui a soutenu sa thèse intitulée « Ecologie trophique de poissons prédateurs et contribution à l'étude des réseaux trophiques marins aux abords de La Réunion », en décembre 2016 et à celle d'Agathe Pirog dont la soutenance est prévue pour l'année universitaire 2017-2018. Enfin, certains paramètres de dynamique des populations ont été produits (taille à maturité, indices gonado-somatique, ...) mais ils ne sont pas encore suffisants pour envisager de modéliser la dynamique de la population, sous l'effet de son exploitation.

Tableau 9 – Thèmes proposés pour les exposés sur le travail dirigé « Conflits Homme-faune sauvage : le cas des requins côtiers à La Réunion » en M1 BEST-ALI

N°	Thèmes	N°	Thèmes
1	Définition des conflits « Homme-Faune Sauvage »	8	L'hypothèse d'une surpopulation de requins bouledogues est elle vraisemblable et quels peuvent en être les facteurs explicatifs ?
2	Historique des conflits Homme-Requins dans le monde	9	Avantages et limites de la pêche des requins dans la réduction du risque d'attaques et conséquences
3	Coûts écologiques des conflits Homme-Requins	10	Est ce que la pêche des requins en zone de protection renforcée de la réserve marine est une solution pour résoudre la crise ?
4	Coûts socio-économiques des conflits Homme-Requins	11	Quelles pourraient être les conséquences de la faible abondance de requins de récifs et leur remplacement possible par les requins bouledogues ?
5	Méthodes de gestion des interactions Homme-Requins	12	Quelles doivent être les orientations stratégiques de la recherche dans la gestion durable de cette crise ?
6	La situation réunionnaise : pourquoi parle t'on de crise ?		
7	Biologie et écologie des requins tigre et bouledogue		

5- REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bernard, A.M., Feldheim, K.A., Heithaus, M.R., Wintner, S.P., Wetherbee, B.M. and Shivji, M.S. (2016) – Global population genetic dynamics of a highly migratory, apex predator shark. *Mol. Ecol.* 25: 5312–5329
- Blaison A., Jaquemet S., Guyomard D., Vangrevelinghe G., Gazzo T., Cliff G., Cotel P., Soria M. (2015) – Seasonal variability of bull and tiger shark presence on the west coast of Reunion Island, western Indian Ocean. *Afr. J. Mar. Sci.* 37(2) : 199-208
- Branstetter S., Stiles R. (1987) – Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Envir. Biol. Fish* 20(3) : 169-181
- Branstetter S., Musick J.A., Colvocoresses J.A. (1987) – A comparison of the age and growth of the tiger shark, *Galeocerdo cuvieri*, from off Virginia and from the Northwestern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 85(2) : 269-279
- Carlisle A.B., Kim S.L., Semmens B.X., Madigan D.J., Jorgensen S.J., Perle C.R., Anderson S.D., Chapple T.K., Kanive P.E., Block B.A. (2012) – Using Stable Isotope Analysis to Understand the Migration and Trophic Ecology of Northeastern Pacific White Sharks (*Carcharodon carcharias*). *PLoS ONE* 7(2): e30492
- Chapman B.K., McPhee D. (2016) – Global shark attack hotspots : identifying underlying factors behind increased unprovoked shark bite incidence. *Ocean Coast. Manag.* 133 : 72-84
- Clark E., von Schmidt K. (1965) – Sharks of the central Gulf coast of Florida. *Bull. Mar. Sci.* 15(1) : 13-83
- Cliff G., Dudley S.F.J. (1991) – Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South-Africa : 4. The bull shark *Carcharhinus leucas* Valenciennes. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 10 : 253-270
- Cliff G., Dudley S.F.J. (2011) – Reducing the environmental impact of shark-control programs : a case study from Kwazulu-Natal, South Africa. *Mar. Fresh. Res.* 62 : 700-709
- Conrath C.L. (2005) – 7. Reproductive biology, in Management techniques for elasmobranch fisheries. Editors Musick J.A. & Bonfil R., FAO Fisheries Technical Paper 474 : 103-126
- Cortes E. (1997) – A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents : application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54 : 726-738
- Crossley R., Collins M., Sutton S.G., Huveneers C. (2014) – Public perception and understanding of shark attack mitigation measures in Australie. *Hum. Dim. Wildl.* 19 : 154-165
- Cruz-Martinez A., Chiappa-Carrara X., Arenas-Fuentes V. (2004) – Age and growth of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from southern Gulf of Mexico. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35 : 367-374
- Daly R., Smale M.J., Cowley P.D., Froneman P.W. (2014) – Residency patterns and migration dynamics of adult bull sharks (*Carcharhinus leucas*) on the East coast of Southern Africa. *PloS ONE* 9(10) : e109357
- Dickens M.L., Cliff G., Winker H. (2016) – Sharks caught in the Kwazulu-Natal bather protection programme, South-Africa. 13. The tiger shark *Galeocerdo cuvier*. *Afr. J. Mar. Sci.* 38(3) : 1-17
- Dickens M.L., Hussey N.E., Christiansen H.M., Smale M.J., Nkabi N., Cliff G., Wintner S.P. (2017) – Diet and trophic ecology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) from South African waters. *PloS ONE* 12(6) : e0177897

- Drymon J.M., Ajemian M.J., Powers S.P. (2014) – Distribution and dynamic habitat use of young bull sharks *Carcharhinus leucas* in a highly stratified northern Gulf of Mexico estuary. *PLoS ONE* 9(5) : e97124
- Dudley S.J.F., Cliff G. (1993) – Some effects of shark nets in the Natal nearshore environment. *Envir. Biol. Fish.* 36 : 243-255
- Dudley S.F.J. (1997) – A comparison of the shark control programs of New South Wales and Queensland (Australia) and Kwazulu-Natal (South Africa). *Ocean Coast. Manag.* 34(1) : 1-27
- Dudley S.J.F., Haestier R.C., Cox K.R., Murray M. (1998) – Shark control : experimental fishing with baited drumlines. *Mar. Fresh. Res.* 49 : 653-661
- 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
- Fisk A.T., Tittlemier S.A., Pranschke J.L., Norstrom R.J. (2002) – Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks. *Ecology* 83:2162–2172
- France R.L. (1995) – Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnol. Ocean.* 40(7) : 1310-1313
- Gibbs L., Warren A. (2015) – Transforming shark hazard policy : learning from ocean-users and shark encounter in Western Australia. *Mar. Pol.* 58 : 116-124
- Guyomard D. (2015) – Caprequins 2 – Hypothèses et problématique scientifiques. 69p.
- Hammerschlag N., Gallagher A.J., Carlson J.K. (2013) – A revised estimate of daily ration in the tiger shark with implication for assessing ecosystem impacts of apex predators. *Funct. Ecol.* 27 : 1273-1274.
- Heithaus M.R. (2001) – The biology of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, in Shark Bay, Western Australia : sex-ratio, size distribution, diet and seasonal changes in catch rates. *Envir. Biol. Fish.* 61 : 25-36
- 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. *J. Fish Biol.* 80(5): 1449–1484
- Jaccoud A. (2014) – Mieux comprendre pour mieux agir – Approche sociale de la crise requin. Maîtrise d'ouvrage DEAL-Réunion. 172p
- Jaquemet S., Smale M.J., Blaison A., Guyomard D., Soria M., (2013) – First observation of a pregnant tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) at Reunion Island, Western Indian Ocean. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 11(2): 205-207
- Kohler N.E., Casey J.G., Turner P.A. (1995) – Length-weight relationships for 13 species of sharks from the western North Atlantic. *Fish. Bull.* 93 : 412-418
- Lemahieu A., Blaison A., Crochelet E., Bertrand G., Pennober G., Soria M. (2017) – Human-shark interactions : the case study of Reunion Island in the south-west Indian Ocean. *Ocean and Coast. Manag.* 136 : 73-82
- Li Y., Hussey N.E., Zhang Y. (2016a) – Quantifying ontogenetic stable isotope variation between dermis and muscle tissue of two pelagic sharks. *Aquat. Biol.* 25 : 53-60
- Li Y., Zhang Y., Hussey N.E., Dai X. (2016b) – Urea and lipid extraction treatment effects on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in pelagic sharks. *Rapid. Commun. Mass Spectrom.* 30:1–8
- Loiseau N., Kiszka J.J., Bouveroux T., Heithaus M.R., Soria M., Chabanet P. (2016) – Using an unbaited stationary video system to investigate the behaviour and interactions of bull sharks *Carcharhinus leucas* under an aquaculture farm. *Afr. J. Mar. Sci.* 38(1) 73-79

- Lucifora L.O., Menni R.C., Escalante A.H. (2005) – Reproduction and seasonal occurrence of the copper shark, *Carcharhinus brachyurus*, from north Patagonia, Argentina. ICES J. Mar. Sci. 62 : 107-115
- Mablouké C., Kolasinski J., Potier M., Cuvillier A., Bigot L., Frouin P., Jaquemet S. (2013) – Feeding habits and food partitioning between three commercial fish associated with artificial reefs in a tropical coastal environment. Afr. J. Mar. Sci. 35(3): 323-334
- Pirog A., Blaison A., Jaquemet S., Soria M., Magalon H. (2015) – Isolation and characterization of 20 microsatellite markers from *Carcharhinus leucas* (bull shark) and cross-amplification in *Galeocerdo cuvier* (tiger shark), *Carcharhinus obscurus* (dusky sharks) and *Carcharhinus plumbeus* (sandbar shark). Conservation Genet Resour 7(1) : 121-124
- Pirog A., Jaquemet S., Blaison A., Soria M., Magalon H. (2016) – Isolation and characterization of eight microsatellite loci for *Galeocerdo cuvier* (tiger shark) and cross-amplification in *Carcharhinus leucas*, *Carcharhinus brevipinna*, *Carcharhinus plumbeus*, and *Sphyrna lewini*. PeerJ 4 : e2041
- Pirog A., Jaquemet S., Soria M., Magalon H. (2017) – First evidence of multiple paternity in the bull shark (*Carcharhinus leucas*). Mar. Fresh. Res. 68(1) : 195-201
- Polunin N.V.C., Morales-Nin B., Pawsey W.E., Cartes J.E., Pinnegar J.K., Moranta J. (2001) – Feeding relationships in Mediterranean bathyal assemblages elucidated by stable nitrogen and carbon isotope data. Mar. Ecol. Prog. Ser. 220 : 13-23
- Post D.M., Layman C.A., Arrington D.A., Takimoto G., Quattrochi J., Montana C.G. (2007) – Getting to the fat of the matter : models, methods and assumptions for dealing with lipides in stable isotopes analyses. Oecol. 152 : 179-189
- Pratt H.L. (1993) – The storage of spermatozoa in the oviducal glands of western North Atlantic sharks. Envir. Biol. Fish. 38 : 139-149
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. (2000) – Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155 : 945-959
- Reid D., Robbins W., Peddemors V. (2011) – Decadal trends in shark catches and effort from the New South Wales, Australia, shark meshing program 1950-2010. Mar. Fresh Res. 62 : 676-693
- Schmid T.H. & Murru F.L. (1994) – Bioenergetics of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, maintained in captivity. Zoo. Biol. 13 : 177-185
- Simpfendorfer C.A. (1992) – Reproductive strategy of the Australian sharknose shark, *Rhizoprionodon taylori* (Elasmobranchii : Carcharhinidae) from Cleveland Bay, Northern Queensland. Aust. J. Mar. Fresh. Res. 43 : 67-75
- Simpfendorfer C.A., Goodreid A.B., McAuley R.B. (2001) – Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. Envir. Biol. Fish. 61 : 37-46
- Sinclair M. (1988) – Marine populations : an essay on population regulation and speciation. Books in recruitment fishery oceanography. University of Washington Press, Seattle, 252p.
- Snelson F.F., Mulligan T.J., Williams S.E. (1984) – Food habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida costal lagoons. Bull. Mar. Sci. 34(1) : 71-80
- Soria M. (2015) – Rapport scientifique final du programme CHARC. 130p. + annexes
- Sumpton W., Taylo S.M., Gribble N.A., McPherson G., Ham T. (2011) – Gear selectivity of large-mesh nets and drumlines used to catch sharks in the Queensland shark control program. Afri. J. Mar. Sci. 33(1) : 37-43

- Tillett B.J., Meekan M.G., Field I.C. (2014) – Dietary overlap and partitioning among three sympatric carcharhinid sharks. *Endang. Species Res.* 25 : 283-293
- Trystram C., Rogers K.M., Soria M., Jaquemet S. (2017) – Feeding patterns of two sympatric shark predators in coastal ecosystems of an ocean island. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74(2): 216-227
- Vangrevelinghe G. (1994) – Les requins à La Réunion : mythes et réalité. Etude de 12 cas d'accidents liés aux requins. Thèse de doctorat de médecine. Université Lille 2.
- Varghese S.J., Unnikrishnan N., Gulati D.K., Ayoob A.E. (2017) – Size, sex and reproductive biology of seven pelagic sharks in the eastern Arabian Sea. *J. Mar. Biol. Asso. UK* 97(1) : 181-196
- Werbrouck A., van Grevelinghe G., Landron F., Charlier P., Loire C., Gauthier C. (2014) – Expertise médico-légale des victimes d'attaques et de morsures de requins à la Réunion. *Rev. Med. Leg.* 5 : 110-121
- Werry J.M., Lee S.Y., Lemckert C.J., Otway N.M. (2012) – Natural or artificial ? Habitat-use by the bull shark, *Carcharhinus leucas*. *PloS ONE* 7(11) : e49796
- Wetherbee B.M., Gruber S.H., Cortes E. (1990) – Diet, feeding habits, digestion and consumption in sharks with special reference to the lemon shark *Negaprion brevirostris*. In *Elasmobranchs as living resourcesces : Advances in the biology, Ecology, Systematics and the Status of the Fisheries*. Pratt H.L., Gruber S.H., Taniuchi T. Eds. NOAA Technical Report NMFS90, US Dpt of Commerce, Seattle, WA. p. 29-47
- Wetherbee B.M., Lowe C.G., Crow G.L. (1994) – A review of shark control in Hawaii with recommendations for future research. *Pac. Sci.* 48(2) : 95-115
- Wetherbee B.M. & Cortes E. (2004) Food consumption and feeding habits. In *Biology of sharks and their relatives 1st Edition*. Carrier J.C., Musik J.A., Heithaus M.R. Eds. CRC Press, p. 223-244
- Whitney N.M., Crow G.L. (2007) – Reproductive biology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) in Hawaii. *Mar. Biol.* 151 : 63-70