

Apports de la télémétrie acoustique pour améliorer la conservation du requin gris de récif, Carcharhinus amblyrhynchos

Lucas Bonnin

► To cite this version:

Lucas Bonnin. Apports de la télémétrie acoustique pour améliorer la conservation du requin gris de récif, Carcharhinus amblyrhynchos. Biodiversité et Ecologie. Université Montpellier, 2019. Français. NNT : 2019MONTG071 . tel-02578565

HAL Id: tel-02578565 https://theses.hal.science/tel-02578565

Submitted on 14 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers. L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie des communautés

École doctorale GAIA

Unité de recherche UMR MARBEC & UMR ENTROPIE

Apports de la télémétrie acoustique pour améliorer la conservation du requin gris de récif, Carcharhinus amblyrhynchos

Présentée par Lucas Bonnin Le 2 Décembre 2019

Sous la direction de Laurent DAGORN, David MOUILLOT et Laurent VIGLIOLA

Devant le jury composé de

Jessica MEEUWIG, Professor, University of Western Australia
Kim HOLLAND, Researcher Professor, University of Hawai'i at Manoa
Philippe LENFANT, Professeur, Université de Perpignan
Thierry BOULINIER, Directeur de Recherche CNRS, Université de Montpellier
Laurent DAGORN, Directeur de Recherche IRD, Sète
David MOUILLOT, Professeur, Université de Montpellier
Laurent VIGLIOLA, Chargé de Recherche IRD, Nouméa

Rapporteur Rapporteur Examinateur Examinateur Directeur de thèse Co-encadrant Co-encadrant



UNIVERSITÉ

DF MONTPELLIER

Apports de la télémétrie acoustique pour améliorer la conservation du requin gris de récif, *Carcharhinus amblyrhynchos*



© Germain Boussarie

Lucas Bonnin

Thèse défendue le 2 Décembre 2019

Sous la direction de Laurent Dagorn, David Mouillot et Laurent Vigliola







Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Laurent Vigliola pour m'avoir accompagné tout au long de ce travail de thèse, pour avoir été présent lors de mon faux pas et pour m'avoir aidé à me relever. Merci pour toutes ces missions océanographiques qui ont permis l'acquisition de tant de données mais aussi de tant de souvenirs de plongées et de pêche dans ces endroits reculés, par toutes les conditions météo et dans toutes les tenues (maillot, combi, ciré, polaire, frontale et pyjama). Merci pour tous ces conseils qui m'ont tant appris sur le métier de chercheur, pour ces discussions animées qui m'ont amené à réviser mes certitudes, et pour cette promesse de sortie pêche que j'attends toujours !

Je remercie également David Mouillot pour m'avoir accueilli lors de mes séjours à Montpellier et, le reste du temps, pour m'avoir accompagné à distance par ces nombreux Skype, souvent à des heures indécentes. Merci pour avoir, avec Laurent, monté ce projet qui a permis le déroulement de ce travail de thèse dans les meilleures conditions.

Je remercie bien évidemment Germain Boussarie pour avoir tant apporté à cette aventure, aussi bien par ce travail de terrain colossal sans lequel je n'aurais pas pu bénéficier de tant de requins marqués et de tant d'hydrophones relevés, que pour tous ces moments passés au bureau 60, ces cafés, ces discussions, ces séances de râlerie et ces concours acharnés. Merci d'avoir été aux premières lignes pour toutes les galères associées à une thèse et à la suite, et pour m'avoir ainsi fait bénéficier de ton année d'avance et d'expérience sur celles-ci. Et enfin merci pour tout ce qui ne concerne pas le travail, pour tous ces moments passés sur et sous l'eau, autour d'une bière, d'un feu de camp et d'un bon dawa bien gras.

Je remercie également Laurent Dagorn pour son accueil au centre de Sète et pour ses corrections. Many thanks to William Robbins for his precious humour and his joyful help on the field. Thank you for your assist on the papers and on improving my writing. Merci également à Jeremy Kiszka pour son aide sur le terrain ainsi que pour ses corrections.

Un grand merci à Guitou, Toph, Manu, Napo et Niko (Guy Hnaije, Christophe Desgrippes, Manuel Consigny, Napoléon Colombani et Nikotimo Vuki) pour leur professionnalisme et pour la super ambiance qu'is ont su apporter à chacune des missions à bord de l'Amborella. J'espère qu'il y en aura d'autres !

Merci aux pilotes Miguel Clarke, Philippe Naudin et Samuel Tereua, ainsi qu'à Gérard Mou-Tham, pour toutes ces heures passées à attendre une pauvre touche à bord de l'Archamia ou du Diodon, mais toujours dans la bonne humeur et accompagnées de nombreuses anecdotes et astuces de pêche.

Merci à Tom, infaillible compagnon bricoleur, pêcheur et matelot, pour toutes ces aventures et mésaventures sur le lagon ou à terre. Merci à Tom ainsi qu'à Lucille, Alex, Florine, Lil et JB pour les réunions à la CPS et aux 3 baies et pour leur soutien dans les moments difficiles. Merci à JB, Andréas et Thib pour ces expéditions fausse passe, gauche, grand bac mais pour tout le reste aussi. Merci également à la bande Montpelliéraine, Brice, Gaël, Yann, Jojo, Loulou, Aless et Juliette.

Merci à Gilbert Sarrailh, Bastien Preuss, Florent Cadé, Tom Heintz, Johann Hubert et Nicolas Job, volontaires bénévoles sur l'Amborella sans qui l'accomplissement des nombreuses missions APEX n'aurait pas été possible. Merci à Bastien Preuss et Jean-Michel Boré pour leurs superbes photos, qui ornementent ce manuscrit. Merci à Eric Folcher et Bertrand Bourgeois du service plongée pour leur expérience de plongeur et leur aide précieuse en mission.

Merci à Véronique Perrin, gestionnaire d'ENTROPIE, pour son dévouement à placer tout doctorant de l'équipe dans les meilleures conditions de travail, à Laure Vélez pour son assistance en SIG, à Jérôme Lefèvre pour ses sorties de modèles océanographiques et à Fraser Januchowski-Hartley pour ses sorties de modèles de poissons.

Table des matières

Re	mer	ciem	nents	. 4
Tal	ble d	des n	natières	. 6
Int	rod	uctio	m	. 9
	I. Déc		in mondial des prédateurs marins et des requins	9
	II. Rôle		s des requins de récif corallien	10
	П	.1	Distinction entre espèces apicales et espèces de requins de récif	10
	11.2		Cycle des nutriments	11
	П	.3	Contrôle trophique des écosystèmes	12
	III.	Néce	essité de mesures de protection adaptées aux espèces mobiles	14
	П	1.1	Bilan des mesures existantes de protection	14
	II	1.2	Importance de la mobilité et de l'utilisation de l'espace en écologie de la conservation	on 16
		111.2.	1 Impacts anthropiques sur l'utilisation de l'espace	16
		III.2.	2 Utilisation de l'espace à fine échelle spatiale	17
		III.2.	1 Déplacements à large échelle spatiale	19
	IV.	Cas	d'étude du requin gris de récif en Nouvelle-Calédonie	20
	IV	V.1	Contexte local	20
	IN	V.2	Impact des activités humaines sur le requin gris en Nouvelle-Calédonie	21
	IV	V.3	Capacité des AMPs à protéger le domaine vital des requins gris en Nouvelle-Calédor	nie 22
	IN	V.4	Déplacements à large échelle des requins gris en Nouvelle-Calédonie	23
	V.	Stru	cturation de la thèse	24
Cha	apit	re 1	: Méthodologie	25
	1	Zone	e d'étude : l'archipel de Nouvelle-Calédonie	25
	١.	.1	Géographie	25
	١.	.2	Protection	25
	١.	.3	Contexte de pêche	27
	١.	.4	Contexte scientifique	27
	П	Espè	ce d'étude : le requin gris de récif	28
	Ш	Télé	métrie acoustique	28
	IV Mis IV.1 IV.2		e en place du projet	32
			Le projet APEX	32
			Choix du matériel	32
	IV	V.3	Conception du réseau	33

	IV.4	Travail de terrain	
	IV.5	Déploiement des hydrophones	
	IV.5	5.1 Préparation du matériel	
	IV.5	5.2 Déploiement dans le milieu	
	IV.6	Capture et marquage des animaux	39
V	/ Ana	alyses	46
	V.1	Matériel	
	V.2	Performance des hydrophones	
	V.3	Tests de détectabilité	50
	V.3.	Tests de distance de détectabilité	50
	V.3.	3.2 Tests de variabilité temporelle de détectabilité	52
	V.4	Analyses des données issues des émetteurs déployés sur les requins	59
	V.4.	1.1 Importance du site de marquage	60
V.4.		Analyses temporelles	60
	V.4.	Analyses spatiale : utilisation de l'espace	65
	V.4.	Analyse des variations individuelles de comportement : drivers intrinsèc	jues et
	extr	rinsèques	75
Chap	oitre 2	2: Impacts anthropiques sur l'utilisation de l'espace	79
AR1 hur	FICLE 1: nan pro	A diversity of individual behaviour indices reveals changes in shark space use v pximity	vith 80
Cor	nclusion	۱	100
Chap	oitre 3	3 : Etude des déplacements à large échelle spatiale	103
ART	FICLE 2 :	: Repeated long-range migrations of adult males in a common Indo-Pacific sha	[.] k 103
Cor	npléme	ent de chapitre	122
Cor	nclusion	۰ ۱	124
Char	nitre 4	L : Ftude des déplacements à fine échelle spatiale pour inform	ner la
taille	mini	male des Aires Marines Protégées.	
ART	FICLE 3 :	: Recent upsize of marine protected areas matches with home range of grey re	ef sharks
			126
Cor	nclusion	۱	147
Discu	ussion	n générale	148
I	Con	ntributions scientifiques	148
	1.1	Impact anthropique sur l'étendue des déplacements	
	1.1.1	1 Une tendance opposée à celle constatée en milieu terrestre	148
	1.1.2	2 Une tendance opposée à celle attendue des effets sélectifs de la pêche	148
	I.1.3	3 Cause ou conséquence du déclin des populations ?	

1.2	2 C	Déplacements à large échelle spatiale	. 150
1.3	3 S	aisonnalité	. 151
П	Vers u	une meilleure protection des requins de récif	. 154
11.	.1 F	Prérequis d'une AMP pour protéger le requin gris	. 155
	II.1.1	Taille	. 155
	II.1.2	Limites	. 156
	II.1.3	Localisation	. 157
	II.1.4	Niveau de protection	. 159
	II.1.5	Ancienneté	. 160
11.	.2 F	Perspectives	. 160
	ll.2.1 l'espa	Compréhension des mécanismes par lesquels l'Homme impacte l'utilisation c	le . 160
	11.2.2	Le requin pointe blanche de récif, Carcharhinus albimarginatus	. 162
	ll.2.3 l'archi	Développement d'un plan de protection des requins de récif à l'échelle de ipel	. 162
Ш	Concl	usion	. 165
Référe	nces.		166
Annexe	es		183

Introduction

I. Déclin mondial des prédateurs marins et des requins

L'expansion globale des activités humaines exerce une pression croissante sur les milieux naturels et est notamment responsable de la disparition d'un grand nombre d'espèces animales ou du déclin de leurs populations (Dirzo et al. 2014; McCauley et al. 2015; Young et al. 2016; Ripple et al. 2019). Ce phénomène de défaunation concerne particulièrement les espèces occupant les plus hauts niveaux trophiques, donc des espèces considérées comme essentielles de par leur rôle de prédation. Leur disparition pourrait engendrer des phénomènes de « cascade trophique » susceptibles de perturber l'équilibre des écosystèmes jusqu'à leurs niveaux trophiques les plus bas (Estes et al. 2011; Ripple et al. 2014).

Cette tendance vers une déplétion des espèces prédatrices est particulièrement évidente en milieu marin (Myers and Worm 2003, 2005; Byrnes et al. 2007), bien qu'amorcée et amplifiée plus récemment qu'en milieu terrestre par le développement de la pêche industrielle lors du siècle dernier (McCauley 2015). Cet impact sur les espèces prédatrices s'explique par leur vulnérabilité intrinsèque, liée à des traits d'histoire de vie souvent associés à une stratégie de sélection K, ainsi que par leur importante valeur marchande.

Au niveau mondial, les niveaux actuels de biomasse de ces espèces sont en effet estimés à environ 10% de ceux de l'ère préindustrielle (Myers and Worm 2003). Ce déclin est particulièrement accentué chez les requins (Myers and Worm 2005; Dulvy et al. 2014; Davidson et al. 2016), espèces particulièrement vulnérables parmi les prédateurs et dont des chutes drastiques d'abondance ont été observées à l'échelle de la plupart des bassins océaniques : en mer méditerranée (Ferretti et al. 2008) et dans les océans Atlantique (Baum et al. 2003; Baum and Myers 2004), Indien (John and Varghese 2009) et Pacifique (Clarke et al. 2013; Roff et al. 2018 ; Figure 1).



Figure 1. Evolution du nombre de captures par unité d'effort (CPUE) de grands requins dans le Queensland, Australie, lors du demi-siècle dernier. Les pourcentages indiquent le déclin sur la période 1962-2017. Adapté de Roff et al. (2018).

Les récifs coralliens, écosystèmes parmi les plus diversifiés et productifs sur Terre (Moberg and Folke 1999), sont particulièrement concernés par cette tendance de disparition des prédateurs (Friedlander

and DeMartini 2002; Newman et al. 2006; DeMartini et al. 2008; Stallings 2009; D'agata et al. 2016; Cinner et al. 2018), et des requins en particulier (Robbins et al. 2006; Sandin et al. 2008; Graham et al. 2010; Ward-Paige et al. 2010; Nadon et al. 2012; Houk and Musburger 2013; White et al. 2015; Juhel et al. 2017, 2019). Par exemple en Nouvelle-Calédonie, Juhel et al. (2017) n'ont compté qu'un requin toutes les deux heures d'enregistrement de stéréo-vidéo appâtée dans les régions les plus proches de l'Homme, contre un requin toutes les 25 minutes dans les régions considérées comme relativement épargnées de l'influence humaine.

II. Rôles des requins de récif corallien

II.1 Distinction entre espèces apicales et espèces de requins de récif

Or, les requins jouent une multitude de rôles écologiques. Pour identifier ces rôles, il est d'abord nécessaire de discerner les grandes espèces apicales transientes, que sont par exemple le requin bouledogue, Carcharhinus leucas, le requin tigre, Galeocerdo cuvier, et le grand requin marteau, Sphyrna mokarran, des espèces de requins de récifs, dites mésoprédatrices, plus petites et associées plus spécifiquement à l'habitat corallien (Heupel et al. 2014; Frisch et al. 2016; Roff et al. 2016). Ce sont sur ces dernières espèces que se focalise ici ce travail de thèse. En région Indo-Pacifique, les requins de récif sont typiquement le requin pointe noire, C. melanopterus, le requin pointe blanche de lagon, Triaenodon obesus, le requin gris de récif, C. amblyrhynchos, et le requin pointe blanche de récif, C. albimarginatus (Figure 2). Ces espèces sont moins mobiles que les espèces apicales, montrant des déplacements typiquement inférieurs à la dizaine de kilomètres (Heupel et al. 2010; Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015a; Udyawer et al. 2018), et sont souvent associées de façon permanente à un récif particulier. En effet, ces espèces montrent généralement des niveaux importants de résidence, c'està-dire fréquentant un site sur une base journalière (Papastamatiou et al. 2010a; Speed et al. 2011a; Chin et al. 2013; Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015a, 2015b; Brodie et al. 2018), et des niveaux importants de fidélité à long terme, c'est-à-dire une tendance à fréquenter ce même site sur de longues échelles temporelles, typiquement sur plusieurs années (Field et al. 2010; Barnett et al. 2012; Heupel and Simpfendorfer 2015).



©Germain Boussarie

©Tim Calver

Figure 2. Distinction entre grands requins apicaux et requins de récif.

II.2 Cycle des nutriments

Ainsi, le rôle des requins de récif diffère de celui des grands requins apicaux. Par exemple concernant le cycle des nutriments, les grands requins apicaux assurent un transfert de nutriments à grande échelle, sur plusieurs centaines voire milliers de kilomètres, entre habitats côtiers et océaniques, tandis que les requins de récif sont responsables de transferts entre habitats directement adjacents, de l'habitat pélagique vers l'habitat récifal par exemple (Roff et al. 2016). Ainsi, au sein d'un récif océanique isolé et donc typiquement limité en apports azotés, Williams et al. (2018a) ont mis en évidence le rôle important du requin gris de récif dans l'enrichissement en azote de ce récif. En effet, il a été démontré que les populations de cet atoll se nourrissaient principalement en milieu océanique (McCauley et al. 2012), apportant ainsi au récif une source extrinsèque d'azote. L'estimation des quantités de ce nutriment libérées par les déjections des requins a permis de montrer une contribution considérable au bilan général de ce nutriment, promouvant ainsi la bonne santé des coraux ainsi que la productivité primaire du récif.

II.3 Contrôle trophique des écosystèmes

Le rôle joué par les requins, et par les requins de récif en particulier, dans le contrôle des écosystèmes coralliens par le haut (notion de « top-down control ») est quant à lui controversé. Un tel contrôle des écosystèmes fait craindre au potentiel de cascades trophiques en réponse à une déplétion des requins de récif par l'homme, c'est-à-dire à des effets se transmettant tout le long des réseaux trophiques et atteignant les niveaux les plus bas que sont les producteurs primaires. Cependant, le potentiel de telles cascades trophiques a longtemps été remis en question dans les écosystèmes coralliens pour deux principales raisons : (i) l'existence d'une forte redondance dans la fonction de prédation, liée à l'importante diversité de prédateurs dans ces écosystèmes, et (ii) le fait que les requins de récif soient des prédateurs généralistes, donc exerçant une pression de prédation diffuse sur chaque espèce de proie. En effet, l'existence d'une importante diversité de prédateurs dans un écosystème est reconnue comme atténuant le potentiel de cascades trophiques. La relégation des requins de récif de la guilde des prédateurs apicaux à celle des mésoprédateurs (Heupel et al. 2014; Frisch et al. 2016) les placent au même niveau trophique que nombre d'autres espèces de poissons téléostéens, tels que les gros serranidés, lutjanidés (McCauley et al. 2012), scombridés et carangidés (Curnick et al. 2019), traduisant ainsi la forte redondance fonctionnelle de leur rôle de prédation. Egalement, le potentiel de cascades trophiques est supposé comme hautement lié à la force des interactions entre prédateur et proie (Bascompte et al. 2005), c'est-à-dire la proportion de biomasse de l'espèce de proie prélevée par l'espèce prédatrice. Les requins de récif se nourrissent typiquement d'une large diversité de proies (Papastamatiou et al. 2006; Robbins and Renaud 2015; Roff et al. 2016), dans plusieurs habitats (McCauley et al. 2012; Curnick et al. 2019), et font donc rarement l'objet d'interactions fortes avec leurs proies. Ainsi, de nombreuses études étudiant le lien entre la structure des communautés récifales et la présence de prédateurs, principalement requins de récifs, ont mis en évidence une absence de corrélation négative entre abondance de ces prédateurs et abondances de proies (mésoprédateurs inférieurs ; Newman et al. 2006; Sandin et al. 2008; Rizzari et al. 2015; Casey et al. 2017). Une telle corrélation aurait été attendue dans l'hypothèse d'une cascade trophique (phénomène théorisé de relâche de mésoprédateurs inférieurs, ou « mesopredator release », (Myers et al. 2007). Ces résultats ont donc conduit à remettre en question l'existence de cascades trophiques dans les écosystèmes coralliens en réponse à la disparition des requins, et donc à remettre en question le rôle des requins dans le contrôle de ces écosystèmes par le haut. Il est toutefois difficile de conclure définitivement sur ce sujet, car les activités humaines affectant les populations de prédateurs (principalement la pêche) affectent généralement simultanément les populations de proies (Roff et al. 2016).

Cependant, la principale limite de ces conclusions réside dans le fait que ces études n'ont considéré les cascades trophiques qu'en termes de conséquences sur les densités de proies (abondances et/ou biomasses), c'est-à-dire en ne considérant que les effets directs de la prédation dits « de consommation » et en négligeant les effets indirects, dits « de risque » (*risk-effects* ou *fear-effects*). Ces effets, induits par la peur que suscitent les prédateurs sur les proies, affectent les stratégies de défense de celles-ci (Preisser et al. 2005; Hammerschlag et al. 2018). Or de tels effets sont aujourd'hui considérés comme pouvant avoir des conséquences majeures sur la recherche de nourriture par les proies (*foraging*) (Heithaus and Dill 2002; Madin et al. 2010b, 2012; Rizzari et al. 2015; Palacios et al. 2016; Rasher et al. 2017), et pouvant ainsi se répercuter avec une forte amplitude sur les niveaux trophiques inférieurs (Preisser et al. 2005). Sur les récifs coralliens, les effets indirects de la pression de prédation sur les stratégies de défense des proies sont très bien documentés. Madin et al. (2010b) ont ainsi mis en évidence l'impact de la biomasse de prédateurs sur la mobilité des proies, affectant négativement la durée et la fréquence des excursions hors-abris (Madin et al. 2010a; Figure 3) et le taux de broutage dans le cas des espèces de proies herbivores (Madin et al. 2012).



Distribution de la nourriture des proies

Figure 3. Schéma des effets indirects de la pêche se propageant via une modification du comportement des proies. Les flèches pleines indiquent des effets directs tandis que les flèches pointillées indiquent des effets indirects. Lorsque la pression de pêche élimine les espèces prédatrices, les plus petites espèces (e.g. les espèces herbivores) modifient leur comportement, par exemple en s'aventurant plus loin des abris pour se nourrir. Ces changements de comportement mènent à une modification de la distribution spatiale de leur nourriture (e.g. les algues). La pression de pêche impacte donc indirectement à la fois le comportement des proies et la distribution des producteurs primaires. Schéma et légende adaptés de Madin et al. (2010b).

Les abondances de requins de récif peuvent aussi impacter le régime alimentaire et la condition physique des mésoprédateurs inférieurs (Barley et al. 2017) ainsi que leurs traits morphologiques (Hammerschlag et al. 2018), des caractéristiques pouvant directement affecter l'impact de ces espèces sur les niveaux trophiques inférieurs. L'importance de tels effets indirects ne doit pas être négligée par rapport aux effets directs « de consommation » (Creel and Christianson 2008). En effet, par l'intermédiaire d'une méta-analyse de près de 200 études portant sur des relations proie-prédateur, Preisser et al. (2005) ont mis en évidence que de tels effets d'intimidation impactent la fitness des proies de façon au moins égale, voire supérieure, aux effets directs « de consommations », et ceci d'autant plus dans les écosystèmes marins. Ceci peut s'expliquer par le fait que le nombre d'individus affectés par la peur d'un prédateur est bien supérieur au nombre directement consommé par ce prédateur. De plus, l'impact de ces effets est encore plus marqué lorsque l'on s'intéresse au niveau tropique inférieur, i.e. la ressource de ces proies, à l'inverse des effets directs « de consommation » ayant plutôt tendance à s'atténuer en descendant dans les réseaux trophiques. Les effets liés au risque de prédation sont donc plus susceptibles de s'amplifier en descendant les niveaux trophiques. Ainsi, de nombreux exemples de propagation de ces effets de risque existent en récif corallien (Palacios et al. 2016), avec des conséquences pouvant atteindre les niveaux les plus bas comme la distribution des producteurs primaires benthiques (Madin et al. 2010a). Concernant les requins de récif en particulier, Rizzari et al. (2014) ont démontré que la seule perception de la présence d'un requin (maguette inerte) était suffisante pour induire localement une diminution significative du broutage de poissons herbivores et de promouvoir l'implantation de macro-algues. Plus concrètement, Rasher et al. (2017) ont démontré que les requins de récif étaient capables de structurer la distribution spatiale d'algueraies à l'échelle d'un récif en créant des zones de risque où les poissons herbivores (acanthuridés, scaridés) ne broutent pas, et en l'absence même de prédation directe sur ces espèces. La comparaison de deux études, Sandin et al. (2008) et Madin et al. (2010a), souligne bien l'importance de considérer les effets de risque liés à la prédation pour investiguer les phénomènes de cascade trophiques. En effet, ces deux études ont testé l'hypothèse de l'existence de cascade trophique sur le même système d'étude, les îles de la Ligne dans le Pacifique Central (Northern Line Islands). Cependant, la première a uniquement considéré les effets « de consommation », en analysant les conséquences en termes de densités de proies (Sandin et al. 2008), tandis que la seconde a analysé les effets liés au risque, au changement de comportement des proies (Madin et al. 2010a). Alors que la première étude a conduit à plutôt rejeter l'idée de ce phénomène, la seconde l'a au contraire mis en évidence.

La plus forte propagation des effets de risque réside peut-être également dans le fait qu'une espèce de proie n'a pas forcément besoin d'être directement consommée par un prédateur pour en subir ses effets (Preisser et al. 2005; Creel and Christianson 2008; Heithaus et al. 2008). Ainsi, le caractère de consommateur généraliste des requins de récifs, généralement proposé comme argument contre leur capacité à structurer les écosystèmes par le haut via des effets de prédation directe, pourrait au contraire prendre toute son importance dans le cadre de cascades trophiques médiées par des effets de risque, devant le nombre important d'espèces de proies potentiellement affectées.

III. Nécessité de mesures de protection adaptées aux espèces mobiles

L'importance fonctionnelle des requins de récif dans les écosystèmes coralliens et les tendances globales de disparition de ces espèces soulignent la nécessité et l'urgence d'adopter des mesures de protection adaptées.

III.1 Bilan des mesures existantes de protection

Une grande diversité de mesures a été proposée pour protéger spécifiquement les requins de récif : interdictions de prélever ces espèces (Chapman et al. 2013; Ward-Paige 2017; Ward-Paige and Worm 2017), restrictions de matériels de pêche pouvant entrainer leur capture ciblée ou accidentelle (Robbins et al. 2013), restrictions au niveau du commerce international (inscription aux annexes I et II du CITES), interdiction des pratiques de finning (Shiffman and Hammerschlag 2016a, 2016b), etc. De façon moins spécifique, l'implémentation d'Aires Marines Protégées (AMPs), c'est-à-dire l'exclusion d'une partie ou de la totalité des activités humaines sur une zone définie, a souvent été proposée comme la solution majeure pour la protection des requins en particulier (Davidson and Dulvy 2017). Ce type de protection permet en premier lieu de réduire les taux de mortalité liés à la pêche, ciblée ou accessoire, de ces espèces, mais peut aussi avoir des conséquences indirectes comme une augmentation de la disponibilité en proies, pouvant jouer un rôle majeur dans la bonne santé des populations protégées (Goetze and Fullwood 2013).

De nombreuses études ont montré la capacité des AMPs à protéger les requins de récifs, en étudiant l'évolution temporelle des densités (abondances et/ou biomasses) après la mise en place de celles-ci, ou en analysant les divergences spatiales de ces densités entre zones protégées et ouvertes à la pêche. Ainsi les AMPs sont capables de maintenir des populations de requins de récif (Bond et al. 2017) voire même d'inverser la tendance avec le constat d'un rebond d'abondances d'un facteur 4 à 5 en seulement 8 ans d'implémentation stricte (Speed et al. 2018). Les densités de requins sont généralement plus importantes au sein d'AMPs qu'en zones ouvertes à la pêche, comme établi en Australie orientale (Robbins et al. 2006; Heupel et al. 2009; Yates et al. 2015), en Nouvelle-Calédonie (Juhel et al. 2017, 2019), aux iles Fidji (Goetze and Fullwood 2013), dans le Pacifique central (Sandin et

al. 2008) et septentrional (Friedlander and DeMartini 2002) et en Mer des Caraïbes (Ward-Paige et al. 2010).

Il est toutefois nécessaire de relativiser ces observations. L'ampleur de ces effets positifs doit être comparée à des niveaux attendus en l'absence totale d'influence humaine afin d'évaluer réellement l'efficacité des AMPS à protéger ces espèces. L'estimation de tels niveaux, dits de « référence », est particulièrement compliquée car (i) il est difficile d'affirmer que de tels écosystèmes existent encore aujourd'hui face à la longue histoire de l'exploitation des océans par l'Homme, et (ii) le manque de données historiques de recensement rend l'estimation de l'état des écosystèmes pré-exploitation délicate. Ferretti et al. (2018) ont toutefois entrepris d'estimer de tels niveaux de référence via des modèles intégrant des données historiques de captures et de recensement scientifique sur l'archipel isolé des Chagos (Océan Indien central). Ces résultats montrent que la réserve actuellement mise en place, pourtant une des plus grandes au monde (640 000 km²), ne permettait pas de rétablir les niveaux d'abondances ancestraux, en particulier pour une espèce, *C. albimarginatus*, dont les abondances actuelles représentent moins de 10% de ces niveaux de référence (Figure 4).



Figure 4. Estimation des niveaux de référence et de l'évolution des abondances de requins de récif dans l'archipel des Chagos, Océan Indien. Adapté de Ferretti et al. (2018).

L'étude d'écosystèmes éloignés de populations humaines ou, à défaut, de réserves intégrales (dites *no-entry*: présence humaine interdite) anciennes et strictement contrôlées, permet toutefois de se rapprocher de ces niveaux de référence et de mieux évaluer les niveaux observés au sein des AMPs classiques. Ainsi, sur la Grande Barrière de Corail australienne (GBC), Robbins et al. (2006) ont démontré que les abondances de requins de récif observées en AMPs excluant tout prélèvement (dites *no-take*) sont plus importantes que dans les zones ouvertes à la pêche mais ne représentent qu'un dixième de celles observées dans les réserves intégrales. En Nouvelle-Calédonie, l'étude de récifs éloignés, situés à plus de 20 heures des plus proches populations humaines, a également permis de mettre en évidence l'échec d'AMPs >150km² à restaurer complètement les abondances de requins de récif (Juhel et al. 2017). Même la réserve intégrale Yves Merlet, ancienne (1970) et couvrant 170 km², ne présente pas les niveaux d'abondance retrouvés sur ces récifs éloignés.

De nombreuses raisons peuvent expliquer le manque d'efficacité de ces AMPs pour protéger les requins de récif. Tout d'abord, un défaut d'application des règlementations et de surveillance de ces aires peut fortement diminuer leur efficacité. Ainsi, le braconnage observé à Chagos (Graham et al.

2010; Ferretti et al. 2018) et sur le Parc Marin de la Grande Barrière de Corail (Davis et al. 2004) a été reconnu comme facteur principal du manque d'efficacité de ces AMPs. Dans de tels cas, la mise en place d'AMP intégrales peut se révéler judicieuse car plus faciles à surveiller. L'impact des activités humaines sur les requins de récif n'est également pas forcément limité aux mortalités induites par la pêche, et l'interdiction de prélèvement ne protège peut-être pas contre d'autres atteintes liées à la simple présence humaine. De telles atteintes peuvent affecter le comportement des individus, nuire à leur fitness (i.e. leurs capacités à croitre, survivre et se reproduire) et par conséquent impacter la démographie des populations, et ce même en l'absence de mortalité directe. Par exemple, les perturbations liées à la fréquentation par des bateaux de plaisance sont très bien documentées chez plusieurs espèces de mammifères marins (Bejder et al. 2006; Hodgson and Marsh 2007; Seuront and Cribb 2011), et même de crocodiliens (Grant and Lewis 2010). Ces perturbations peuvent également affecter les Elasmobranches, le simple son produit par les moteurs de bateau est en effet un perturbateur de la recherche de nourriture chez la raie léopard, Aerobatus ocellatus (Berthe and Lecchini 2016). Enfin, la taille des AMPs, généralement conçues dans l'objectif de protéger une grande diversité d'espèces, n'est pas forcément adaptée pour des espèces plus mobiles comme les requins de récif.

III.2 Importance de la mobilité et de l'utilisation de l'espace en écologie de la conservation

La mise en place d'AMPs adaptées, dans leur niveau de protection et dans leur configuration et étendue spatiale, dépend donc notamment de connaissances sur la nature des activités humaines néfastes à ces espèces et sur la façon dont elles les affectent, et sur les patrons de déplacement des individus. L'étude des déplacements et de l'utilisation de l'espace par ces espèces peut apporter des informations essentielles sur ces deux aspects et donc mieux guider les mesures de protection adaptées à leur sauvegarde.

III.2.1 Impacts anthropiques sur l'utilisation de l'espace

Le déplacement d'un animal dans son milieu est soumis à des contraintes énergétiques (Parsons 1990; Maresh et al. 2015) et peut être lié à une multitude d'objectifs tels que la recherche de conditions environnementales favorables (Reyier et al. 2014), l'acquisition de nourriture (Hussey et al. 2009), la fuite de prédateurs (Heithaus and Dill 2002; Heithaus 2005) et la recherche de partenaire sexuel (Bansemer and Bennett 2009; Papastamatiou et al. 2010b). Des modifications de ces déplacements en réponse aux activités humaines peuvent donc directement impacter de multiples facteurs de la *fitness* des individus et par conséquent impacter la démographie des populations. Le terme de *fitness* individuelle est ici considéré de la même façon que dans New et al. (2014), c'est-à-dire comme la capacité moyenne d'un individu d'une population à survivre, croître et se reproduire. Cette définition est à différencier de la définition traditionnelle basée sur la capacité d'un individu à transmettre son patrimoine génétique aux générations suivantes, et donc considérant plus spécifiquement les capacités à produire plus de descendants que les autres individus de la population. La première définition est ainsi la plus pertinente pour s'intéresser aux conséquences de modifications comportementales, en lien ici avec l'utilisation de l'espace, sur la dynamique d'une population.

Par exemple, la pose de colliers GPS et d'accéléromètres sur des pumas, *Puma concolor*, en Californie a permis de démontrer un accroissement des déplacements nocturnes en zones anthropisées, associé à une dépense énergétique accrue. L'accroissement des besoins énergétiques en découlant est supposé affecter en particulier les femelles élevant des petits et ainsi impacter directement le succès reproducteur de l'espèce (Wang et al. 2017). Au Canada, les orques, *Orcinus orca*, altèrent leur utilisation de l'espace et réduisent leur activité de nourrissage en présence de bateaux et du bruit engendré par les moteurs. Cette réduction en apports énergétiques a été estimée comme

représentant une part considérable du budget énergétique total, ce qui pourrait ainsi avoir des conséquences à l'échelle de la population (Williams et al. 2006). A partir de données de télémétrie obtenues sur les déplacements et les profils de plongée de femelles éléphants de mer du sud, *Mirounga leonina*, New et al. (2014) ont estimé les gains en lipides issus d'excursions en mer. Ces gains en lipides étant un indicateur très fiable de la *fitness* des individus, les auteurs ont pu simuler l'impact d'une perturbation des excursions sur la *fitness* des individus, puis sur la dynamique de la population. Ainsi, ces travaux ont démontré qu'une augmentation des dépenses énergétiques liée à des déplacements accrus, ainsi qu'une diminution du nourrissage, pouvaient impacter dramatiquement la dynamique de la population sur le long terme. Les résultats montrent qu'une diminution de la *fitness* de seulement 0,3% pouvait résulter en un déclin de la population de 10% sur 30 ans.

L'impact des activités humaines sur les déplacements, l'utilisation de l'espace et les conséquences potentielles sur la *fitness* des individus est très peu documenté chez les requins. Les études existantes portent principalement sur les effets du nourrissage dans un cadre touristique (le *shark feeding*). Cette activité peut impacter les comportements de résidence, de déplacements et d'activité circadienne des individus (Brena et al. 2015). Cependant, ces effets se produisent à une échelle spatiale localisée et ne sont pas susceptibles de jouer un rôle majeur dans le contexte des déclins de population observés à l'échelle globale. L'étude de l'utilisation de l'espace à différentes échelles spatiales et temporelles pourrait permettre d'identifier des mécanismes alternatifs à la pêche directe par lesquels les activités humaines impactent les populations. De plus, identifier exactement quels aspects de l'utilisation de l'espace subissent le plus de variations en réponse à la proximité humaine peut également donner des indices sur la nature des activités humaines les plus impactantes : pêche directe, pêche accessoire, diminution des densités de proies ou simple fréquentation plaisancière. Par exemple, ces différentes activités humaines ne sont pas supposées impacter de la même façon les déplacements associés à des fonctions comme l'alimentation ou la reproduction, potentiellement discernables par l'échelle spatiale et temporelle de ces déplacements.

III.2.2 Utilisation de l'espace à fine échelle spatiale

Les AMPs, et les aires protégées en général, sont généralement considérées comme bénéficiant principalement aux espèces peu mobiles (Woodroffe and Ginsberg 1998; Gerber et al. 2003; Moffitt et al. 2009; Grüss et al. 2011; Krueck et al. 2018). La propension des espèces plus mobiles à sortir des limites d'une zone protégée restreint en effet les bénéfices que peuvent apporter une telle protection, par exemple via une diminution des risques de mortalité (Kramer and Chapman 1999). Considérer l'ampleur et les modalités des déplacements des individus est donc essentiel pour (i) évaluer la capacité d'une AMP existante à protéger une espèce mobile et (ii) concevoir des AMPs adaptées à la protection des espèces mobiles. Concernant les requins de récif, de nombreuses études ont focalisé sur l'évaluation de la propension d'individus à sortir d'une AMP donnée (Garla et al. 2005; Heupel and Simpfendorfer 2005; Knip et al. 2012; Speed et al. 2016; White et al. 2017; Carlisle et al. 2019). Les conclusions de telles études sont cependant souvent limitées au cas local de l'AMP en question. Par exemple, Knip et al. (2012) ont suivi les déplacements de deux espèces de requins, le requin balestrine, Carcharhinus amboinensis, et le requin à queue tachetée, C. sorrah, au sein de 2 AMPs du Parc Marin de la Grande Barrière de Corail en Australie. Les résultats indiquent que les individus passent entre 20 et 30% de leur temps dans les limites de ces AMPs, et n'utilisent en moyenne que la moitié de la surface protégée (Figure 5). Ces résultats permettent d'évaluer ce que ces AMPs précises peuvent apporter comme protection pour ces espèces, voire d'extrapoler à ce peuvent apporter des AMPs de taille et de configuration similaire. Cependant, ils ne permettent pas de formuler de directives formelles sur la conception d'AMPs adaptées à la protection de ces espèces, notamment concernant la taille minimale nécessaire.



Figure 5. Suivi des déplacements de deux espèces de requins au sein de deux AMPs du Parc Marin de la Grande Barrière de Corail, en Australie. Les surfaces ombrées en rouge représentent les surfaces protégées par les deux AMPS. Les points noirs représentent l'emplacement d'hydrophones permettant la détection des individus marqués. Chaque panneau représente en grisé la surface utilisée par un individu donné au sein de l'AMP. Adapté de Knip et al. (2012).

Un autre aspect fondamental à considérer est le domaine vital (ou home range) des individus. En effet, l'efficacité d'une AMP pour protéger une espèce mobile est notoirement considérée comme dépendante de sa capacité à couvrir ce domaine vital (Caro 2007; Pittman et al. 2014; Weeks et al. 2017; Di Franco et al. 2018; Krueck et al. 2018). Le domaine vital est généralement défini comme la surface sur laquelle un individu passe l'essentiel de son temps, donc la surface utilisée pour satisfaire ses activités usuelles (recherche de nourriture, repos, reproduction ; Kramer and Chapman 1999; Grüss et al. 2011). Ce concept inclut également l'idée d'une intensité d'utilisation décroissante depuis un centre d'activité (ou core area). Le domaine vital est donc souvent mesuré comme une surface correspondant à une probabilité d'occurrence (Kernohan et al 2001). Il peut également être défini comme les zones les plus importantes pour un individu, incluant donc des zones nécessaires à certains besoins critiques de cet individu (e.g. la reproduction), qui ne sont pas forcément bien décrites par le temps passé en leur sein (Powell & Mitchell 2012). Ainsi, Krueck et al. (2018) ont intégré des informations sur le domaine vital de près de 70 espèces de poissons coralliens pour quantifier la capacité d'AMPs de diverses tailles à protéger ces espèces. La comparaison avec les tailles des AMPs existantes au niveau mondial a mis en évidence l'inaptitude de ces dernières à protéger les espèces les plus mobiles, telles que les espèces prédatrices et les requins de récif (Figure 6).



Figure 6. Taille nécessaire d'AMP pour protéger diverses espèces de poissons. Des données sur la taille du domaine vital des espèces ont permis la simulation de la capacité d'une AMP d'une taille donnée à protéger au moins 50% (A) ou au moins 95% (B) des individus pour chaque espèce. Les lignes horizontales représentent la taille médiane des AMPs « no-take » au niveau mondial. La taille d'AMP représente ici le diamètre de la réserve utilisé dans les simulations. Adapté de Krueck et al. (2018).

Ces travaux n'ont cependant pas porté spécifiquement sur les requins de récif et ont souvent utilisé des données parcellaires sur le domaine vital de ces espèces. Les valeurs de domaine vital utilisées, tirées d'une revue bibliographique (Green et al. 2015), ont en effet souvent consisté en une unique distance maximale de dispersion par espèce. Ces analyses sont suffisantes pour souligner le problème que représente la taille trop réduite des AMP pour protéger les espèces mobiles mais n'apportent pas de conclusions précises sur la taille d'AMP nécessaire à la protection des requins de récif en particulier.

Il apparait donc essentiel d'estimer avec précision le domaine vital des requins de récif, et notamment l'importance des variations individuelles de ces valeurs. Une telle estimation est capitale pour informer les tailles minimales d'AMPs nécessaires à la protection de ces espèces. De plus, la comparaison de ces valeurs de domaine vital avec la taille des AMPs actuellement mises en place pourrait permettre d'éclairer les raisons expliquant leur manque d'efficacité pour protéger les requins de récifs.

III.2.1 Déplacements à large échelle spatiale

Enfin, l'étude des déplacements individuels à plus grande échelle permet un focus complémentaire sur les niveaux de connectivité génétique et démographique des populations. La connectivité génétique est un facteur primordial dans le maintien d'une diversité génétique au sein des populations, essentielle pour garantir les capacités de résilience et d'adaptation des espèces (Slatkin 1987). De plus, les modalités de tels déplacements à grande échelle, le nombre d'individus les effectuant et s'ils sont associés ou non à un retour vers la région d'origine, constituent des informations pertinentes pour l'estimation des capacités des AMPs à permettre un rebond des populations impactées. Il est en effet important de considérer l'incidence de tels phénomènes d'immigration ou d'émigration sur la

démographie des métapopulations protégées (Moilanen and Hanski 1998; Cheke and Tratalos 2007; Speed et al. 2018). Enfin, la caractérisation des déplacements à grande échelle est également essentielle pour informer le potentiel des AMPs, les populations montrant de tels déplacements étant moins susceptibles de bénéficier de leur mise en place (Grüss et al. 2011). Les individus responsables de tels déplacements méritent donc une attention particulière, leur identification ainsi que la caractérisation des routes qu'ils empruntent apparaissent donc essentielles dans le cadre d'une réflexion sur l'optimisation des mesures de protection pour ces espèces.

IV. Cas d'étude du requin gris de récif en Nouvelle-Calédonie

IV.1 Contexte local

L'archipel de Nouvelle-Calédonie est un terrain idéal pour l'étude des requins de récif et de leurs réponses aux pressions anthropiques, ainsi que pour l'investigation des causes expliquant le manque d'efficacité des mesures de protection vis-à-vis de ces espèces. En effet, l'archipel présente tout d'abord une grande diversité de mesures de protection pour ces espèces : (i) une interdiction spécifique de prélèvement de toute espèce de requins et raies dans la plupart des eaux lagonaires et récifales (sous la compétence des provinces) et dans la totalité des eaux océaniques (sous la compétence du gouvernement). La Zone Economique Exclusive calédonienne représente en effet un des plus grands sanctuaires au monde pour les requins depuis 2013 (Arrêté 2013-1007/GNC du 23 avril 2013); (ii) un grand nombre d'AMPs de diverses tailles (de 1 à 30 000 km²), ancienneté d'implémentation (1970 à 2018), et niveaux de protection (no-take, no-entry); (iii) un statut particulier dans la culture Kanak où le requin constitue un totem dans de nombreux clans. Un totem représente une forme des ancêtres, il est alors considéré comme gardien et protecteur des membres du clan et par conséquent « intouchable » (Leblic 1989; Bodmer 2010). Cependant, l'efficacité de ces mesures pour protéger ces espèces est fortement remise en question, devant leur incapacité à restaurer d'importants niveaux d'abondance et de diversité (Juhel et al. 2017), et leur inaptitude à préserver le comportement naturel des individus (Juhel et al. 2019). Le fort gradient de densité de population humaine au travers de l'archipel présente l'opportunité de travailler finement sur l'impact des activités anthropiques sur les requins de récifs. En effet, l'archipel présente à la fois des récifs à proximité immédiate des implantations humaines, comme les récifs en face de la capitale Nouméa, et des récifs à plusieurs dizaines d'heures de navigation de toute habitation, comme les atolls d'Entrecasteaux et de Chesterfield. Ces récifs sont ainsi parmi les plus reculés (Maire et al. 2016) et intacts (Cinner et al. 2016) de la planète, se rapprochant ainsi de l'état ancestral de référence de tels écosystèmes.

Le requin gris de récif, *C. amblyrhynchos* (Figure 7), est une des espèces de requin de récif les plus communes en Nouvelle-Calédonie (Juhel et al. 2017; Boussarie et al. 2018), mais également dans la région Indo-Pacifique (Robbins et al. 2006; Friedlander et al. 2010; Clarke et al. 2012; Roff et al. 2016; Ferretti et al. 2018). Son statut IUCN d'espèce « quasi-menacée » et le déclin de ses populations documenté en de nombreuses régions de son aire de répartition (Robbins et al. 2006; Juhel et al. 2017; Ferretti et al. 2018) reflètent bien la problématique globale touchant les requins de récif, ainsi que la nécessité d'adopter des mesures adaptées à leur protection.



Figure 7. Requin gris de récif, Carcharhinus amblyrhynchos.

IV.2 Impact des activités humaines sur le requin gris en Nouvelle-Calédonie

Le contexte calédonien pose quelques questions sur la façon dont les activités humaines impactent cette espèce. L'absence de pêcherie au requin, commerciale ou traditionnelle, dans l'histoire du territoire suggère que les mortalités liées à la pêche directe pourraient ne pas être entièrement responsables du déclin des populations observé en Nouvelle-Calédonie. Bien que l'incidence de captures accessoires (estimées à 98 tonnes sur la période 2001-2011 ; Gardes et al. 2014) ou de pratiques anciennes de finning (avant 2013) puisse être d'amplitude suffisante pour impacter la démographie d'une espèce aussi vulnérable (Ferretti et al. 2010), il est également nécessaire de rechercher l'existence de mécanismes alternatifs permettant d'expliquer l'impact de l'Homme sur les populations de requin gris en Nouvelle-Calédonie. Un impact des activités humaines sur d'autres facettes de la *fitness* des individus, comme leur croissance ou leur succès reproducteur, pourrait en effet contribuer au déclin observé. Juhel et al. (2019) ont par exemple mis en évidence une altération du comportement de l'espèce avec des individus plus timides et faisant preuve d'une vigilance accrue face à un appât dans les régions les plus anthropisées de l'archipel (Figure 8).



Figure 8. Prédiction des probabilités de trois types d'approche de l'appât par les requins gris en fonction de la proximité à l'Homme et du niveau de protection. Adapté de Juhel et al. (2019).

Cette altération comportementale pourrait se répercuter sur le taux de capture de proies par les requins et ainsi impacter la *fitness* des individus. L'analyse de différents aspects de l'utilisation de l'espace par cette espèce pourrait donc apporter des informations précieuses sur des mécanismes similaires par lesquels les activités humaines impacteraient la *fitness* des individus en Nouvelle-Calédonie.

IV.3 Capacité des AMPs à protéger le domaine vital des requins gris en Nouvelle-Calédonie

L'intérêt de considérer cette espèce comme modèle d'étude réside également dans l'existence d'une riche littérature sur son écologie, en particulier sur ses patrons de déplacements, qui procure une base solide de réflexion sur les problématiques pesant sur les requins de récif et leur protection. En effet, de nombreuses études basées sur des techniques de suivi des déplacements, principalement via la technologie de télémétrie acoustique, ont été menées dans l'océan Indien (Field et al. 2010; Speed et al. 2011b, 2016; Lea et al. 2016), en Micronésie (Vianna et al. 2013), en Polynésie française (Mourier et al. 2016) et dans le Pacifique Sud (Heupel et al. 2010; Barnett et al. 2012; Heupel and Simpfendorfer 2014, 2015; Espinoza et al. 2015a) et Central (Jacoby et al. 2016; White et al. 2017; Williams et al. 2018a). Ces études montrent que, bien que cette espèce soit capable de déplacements occasionnels à grande échelle (Barnett et al. 2017), la majorité des déplacements des requins gris de récif concernent une échelle spatiale beaucoup plus restreinte, de quelques dizaines de kilomètres au maximum (Heupel et al. 2010; Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2016).

L'utilisation de la télémétrie acoustique pour suivre les déplacements des individus limite cependant l'ampleur des distances de dispersion enregistrables, qui sont bornées par l'étendue spatiale du réseau d'hydrophones mis en place. Etudier la fréquentation de sites ou récifs particuliers peut néanmoins donner indirectement des informations sur l'étendue spatiale d'évolution des individus. Cette fréquentation est généralement mesurée par l'intermédiaire d'indices de résidence, renseignant la proportion de jours où un individu est détecté en un site particulier, et de fidélité, renseignant la tendance d'un individu à fréquenter ce même site sur de longues échelles temporelles. Ainsi, la grande majorité des études portant sur le suivi acoustique des requins gris reportent de forts niveaux de résidence (Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015a; Brodie et al. 2018) et de fidélité (Field et al. 2010; Barnett et al. 2012; Heupel and Simpfendorfer 2015) sur des zones restreintes, des taux incompatibles avec l'idée d'individus évoluant communément sur de larges échelles spatiales.

Les nombreuses études portant sur les déplacements des requins gris de récif suggèrent donc que des AMPs de taille >150km² seraient suffisantes pour protéger les individus sur la majorité de leur surface d'évolution. Or le constat de l'efficacité de telles AMPs en Nouvelle-Calédonie amène à se poser des questions sur cette affirmation. Les connaissances actuelles sur cette espèce sont-elles suffisantes et assez précises pour renseigner l'ampleur de leur utilisation de l'espace ? Le faible nombre d'individus marqués lors de ces études (maximum 40 individus ; Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015a) et la tendance à un fort biais vers l'échantillonnage de femelles (Field et al. 2010; Barnett et al. 2012; Vianna et al. 2013) masquent-il l'existence de variations individuelles potentiellement pertinentes à l'échelle de la population ? Enfin, les connaissances actuelles du domaine vital de l'espèce sont basées sur des estimateurs classiques basés sur la surface sur laquelle un individu passe l'essentiel de son temps (Speed et al. 2016; Udyawer et al. 2018). Cependant, le domaine vital peut également être défini comme les zones les plus importantes pour un individu, donc incluant des zones nécessaires pour des besoins spécifiques de l'individu (Powell and Mitchell 2012). De telles zones pourraient ne pas être suffisamment bien décrites à partir du temps que l'individu passe en leur sein, et donc pas suffisamment bien décrites par les estimateurs classiques. Le suivi des déplacements d'un grand nombre d'individus, de tous sexes et stades ontogéniques, sur une longue échelle temporelle, ainsi que la considération de ces différentes définitions du domaine vital, seraient donc nécessaires pour répondre à ces questions.

IV.4 Déplacements à large échelle des requins gris en Nouvelle-Calédonie

Les patrons de différenciation génétique documentés chez cette espèce permettent également d'informer les réflexions sur la conservation de cette espèce. Le faible taux de différenciation génétique constaté sur de larges échelles spatiales (Momigliano et al. 2015) semble indiquer des capacités de dispersion à longue distance. Il est également intéressant de noter ici que les plus forts taux de différenciation observés sur des marqueurs génétiques mitochondriaux, donc hérités de la lignée maternelle uniquement, semblent indiquer des capacités de dispersion contrastées entre mâles et femelles (Momigliano et al. 2017). En Nouvelle-Calédonie spécifiquement, (Boussarie, 2019) a mis en évidence un faible taux de différenciation génétique le long des récifs de la Grande Terre jusqu'aux récifs d'Entrecasteaux, mais une plus forte différenciation avec les populations de l'atoll de Chesterfield, séparé de ces premiers par plus de 400 km d'habitat pélagique. Ces résultats permettent de suggérer des capacités de dispersion limitées au travers de l'étendue océanique profonde séparant ces deux systèmes. Cependant, l'absence de différenciation entre les individus de la Grande Terre et des atolls d'Entrecasteaux ne permet pas de suggérer avec autant de confiance que le chenal profond de 35 km de large séparant ces deux systèmes n'est pas un obstacle important à la dispersion des individus. En effet, il est difficile de relier connectivité génétique et connectivité démographique (Palumbi 2003), un faible nombre d'individus échangés par génération étant capable d'assurer une homogénéité génétique entre des populations. Ovenden (2013) parle ainsi de connectivité froissée (ou *crinkled connectivity*) pour désigner les situations où les taux de migration entre deux populations sont suffisants pour assurer une homogénéité génétique mais insuffisants pour lier ces deux populations sur le plan démographique. Les patrons de différenciation génétique renseignent sur les capacités de dispersion d'une espèce à une échelle de temps évolutive, une échelle qui n'est pas forcément pertinente lorsque l'on s'intéresse à la dynamique des populations ou à des délais correspondant à des objectifs de protection. Il est alors plus judicieux de s'intéresser aux capacités individuelles de dispersion, qui ne peuvent être informées que par le marquage d'un grand nombre d'animaux dans un cadre technique permettant la détection de leurs déplacements sur une large échelle spatiale.

Ces patrons de différenciation génétique ne permettent pas non plus de renseigner sur d'éventuelles variations temporelles et individuelles de déplacement à grande échelle. Or, de telles informations ont d'importantes implications pour la protection des espèces, car permettant d'identifier les individus les plus vulnérables et les périodes de plus grande vulnérabilité. Là encore, le marquage et le suivi des individus se révèlent indispensables.

V. Structuration de la thèse

Devant le constat du déclin global des populations de requins de récif, l'objectif de cette thèse est d'étudier l'utilisation de l'espace par le requin gris de récif en Nouvelle-Calédonie afin :

- d'apporter des informations sur les mécanismes par lesquels les activités humaines impactent le requin gris de récif.
- d'informer des mesures de protection adaptées à cette espèce.

Ainsi, après un premier chapitre méthodologique documentant les techniques d'analyses et le travail de terrain effectué au cours de cette thèse, le corps du manuscrit est structuré en deux parties.

Une première partie, constituée d'un chapitre, présente la mesure de divers aspects de l'utilisation de l'espace par les requins gris de récif et l'étude de leurs variations en lien avec la proximité humaine, pour mieux comprendre les mécanismes par lesquels l'Homme impacte la démographie des populations de requins de récif.

Une seconde partie, constituée de deux chapitres, présente l'étude de l'utilisation de l'espace par cette espèce à deux échelles spatiales, et comment ces informations peuvent conduire à de meilleures mesures de protection. Un premier chapitre documente les capacités de déplacement à grande échelle et comment les variations individuelles et temporelles de ces déplacements peuvent modifier les stratégies de conservation. Un deuxième chapitre vise à étudier l'utilisation de l'espace à fine échelle spatiale, et plus précisément comment la mesure de la taille des domaines vitaux peut renseigner sur la taille nécessaire d'AMPs visant à la protection du requin gris, ainsi que sur l'adéquation de celles actuellement mises en place dans la région Indo-Pacifique.

Enfin, ce manuscrit sera clos par une discussion générale des résultats issus de cette thèse et des perspectives qu'ils apportent pour l'orientation de futurs travaux scientifiques.

Le travail issu de cette thèse fait l'objet de trois publications scientifiques, l'une d'elle est actuellement publiée dans la revue *Coral Reefs* et présentée au sein du chapitre 3, tandis que les deux autres, présentées au sein des chapitres 2 et 4, seront soumises au cours de l'année 2020.

Chapitre 1 : Méthodologie

I Zone d'étude : l'archipel de Nouvelle-Calédonie

I.1 Géographie

La Nouvelle-Calédonie est un archipel localisé dans la mer de Corail au sein de l'océan Pacifique Sud, dont l'île principale est située à environ 1300 km à l'est de l'Australie et 400 km à l'ouest de l'archipel du Vanuatu (Figure 9). Cette île principale, la Grande Terre, s'étire sur environ 400 km de long et 60 km de large et est entourée d'un récif barrière continu d'une longueur d'environ 1600 km et délimitant le plus grand lagon au monde (24 000 km²; Payri and Moatti 2018). La Grande Terre est caractérisée par un fort gradient de population humaine, entre la capitale Nouméa au sud de l'île et le nord plus dépeuplé. Environ deux tiers de la population réside en effet dans l'agglomération de Nouméa (180 000 sur environ 270 000 habitants ; insee.fr). La Grande Terre est entourée par plusieurs îles également habitées, les îles Belep au nord, les îles Loyautés (Lifou, Maré, Tiga et Ouvéa) à l'est et l'île des Pins au sud. L'île de Walpole, située à 150 km à l'est de l'île des Pins, est une petite île corallienne inhabitée faisant partie de la ride des Loyauté et mesurant un peu plus de 3 km de long. Les îles volcaniques de Matthew et Hunter situées à environ 500 km à l'est de la Grande Terre, sont rattachées à la Nouvelle-Calédonie mais sont également revendiquées par le Vanuatu, étant donnée sa position à l'est de la faille des Nouvelle-Hébrides.

L'archipel comporte également de nombreux récifs et atolls inhabités et isolés. Les atolls de Chesterfield et Bellona, situés à environ 450 km à l'ouest de la Grande Terre, sont les plus étendus avec une superficie d'environ 15 000 km². Le complexe des atolls d'Entrecasteaux, composé de sept entités (Surprise, Huon, Mérite, Pelotas, Portail, Petit Guilbert et Grand Guilbert) pour une superficie totale de 3240 km² (mer-de-corail.gouv.nc), sont situés au nord de la Grande Terre. Un chenal de 35 km de large et de 500m de profondeur les sépare du Grand Lagon Nord, partie septentrionale du lagon entourant la Grande Terre. L'archipel inclue également notamment les récifs de l'Astrolabe (Petit et Grand Astrolabe) et les atolls de Pétrie et Beautemps-Beaupré situés le long de la ride des Loyautés.

Ces récifs éloignés présentent un état de préservation exceptionnel, notamment concernant l'abondance, la biomasse et la diversité fonctionnelle des poissons récifaux et des requins de récif en particulier (D'agata et al. 2016; Maire et al. 2016; Juhel et al. 2017, 2019). Cet état traduit un fonctionnement des écosystèmes relativement épargné par les activités humaines, une situation qui se révèle être extrêmement rare à l'échelle mondiale. En effet, seulement 1.5% des récifs coralliens du monde sont aujourd'hui situés à plus de 20 h de trajet d'une population humaine. Les récifs isolés de Nouvelle-Calédonie représentent un tiers de ces derniers récifs épargnés (Maire et al. 2016).

I.2 Protection

Devant la nécessité de protéger de tels écosystèmes, la grande majorité de ces récifs isolés ont été classés en 2018 comme Aires Marines Protégées au sein du Parc Naturel de la Mer de Corail (mer-decorail.gouv.nc). Une interdiction de prélèvement de toute ressource marine a ainsi été décrétée au sein des atolls d'Entrecasteaux, de Chesterfield et de Bellona (Figure 9). Les récifs de l'Astrolabe, de Pétrie, ainsi que trois atolls d'Entrecasteaux (Pelotas, Petit et Grand Guilbert) et la quasi-totalité de l'atoll de Chesterfield ont également bénéficié d'une protection plus stricte via une interdiction totale de fréquentation (réserve intégrale ou *no-entry*). L'atoll de Beautemps-Beaupré disposait quant à lui déjà d'un statut de protection quasi intégrale en tant que réserve coutumière ancestrale. De nombreuses AMPs sont également implémentées sur les récifs proches de la Grande Terre, sous la compétence des autorités provinciales (au contraire des eaux océaniques et des récifs éloignés sous la compétence du Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie). Les AMPs les plus notables sont la réserve d'Aboré, localisée sur le récif barrière en face de la capitale Nouméa, couvrant 150 km² et interdisant tout prélèvement de ressource marine (*no-take*), et la réserve intégrale Yves Merlet, localisée dans le Grand Lagon Sud et couvrant 170 km². Cette dernière a été implémentée en 1970, ce qui en fait la plus ancienne de France et une des plus anciennes au monde.

Depuis 2008, les eaux sous la compétence de la Province Nord disposent d'une interdiction de prélèvement de toute espèce d'Elasmobranches (requins et raies). Le Gouvernement a par la suite implémenté en 2013 de telles mesures dans les eaux sous sa compétence (Zone Economique Exclusive : 1.3 millions de km²), suivi par la Province Sud en 2017.



Figure 9. Zonation et Aires Marines protégées en Nouvelle-Calédonie. Les limites des eaux sous compétence gouvernementale sont indiquées en rouge (la zone autour des iles Matthew et Hunter sont également revendiquées par le Vanuatu). Les limites des Aires Marines Protégées « no-take » et « no-entry » sont respectivement indiquées en vert et en bleu.

I.3 Contexte de pêche

La pêche commerciale en Nouvelle-Calédonie est articulée autour de trois activités : la pêche hauturière, la pêche côtière et la pêche lagonaire (Gontard and Gerhardinger 2013). La pêche hauturière est pratiquée dans la Zone Economique Exclusive. Elle utilise uniquement la pêche à la palangre et vise principalement les thons, marlins et mahi-mahi (dorade coryphène). Vingt et un navires de pêche de plus de 20 m disposent d'une licence et les 2500 t pêchées par an alimentent la consommation locale (seulement 20% sont exportées ; gouv.nc). La pêche côtière est pratiquée jusqu'à 12 milles des récifs et vise les espèces pélagiques et de fond (Vivaneau, *Etelis spp.* et *Pristipomoides spp.*). La pêche lagonaire vise diverses espèces de poissons, céphalopodes, mollusques, crustacés et holothuries. Ces deux dernières filières représentent une production d'environ 500 t par an, pour 311 navires enregistrés. La pêche non professionnelle de subsistance et de loisir pourrait représenter une part bien plus importante des captures, avec des quantités estimées à plusieurs milliers de tonnes par an.

Les espèces de requins ne sont pas ciblées par ces activités de pêche contemporaines. Elles peuvent être cependant victimes de captures accessoires, estimées à 2900 t pour la pêche hauturière sur la période 2001-2011 (Gardes et al. 2014) et concernant principalement des espèces pélagiques (requin peau bleue, *Prionace glauca*). La pratique du *finning* (prélèvement d'ailerons) sur ces espèces était courante au sein de la pêche hauturière jusqu'en 2005 et a permis l'existence d'un circuit de vente à des exportateurs d'ailerons. Bien que cette pratique concerne principalement les espèces de requins pélagiques, il est possible que l'existence de ce circuit de vente ait parallèlement permis une telle pratique à plus petite échelle sur des espèces récifales. Ainsi, près de 5 t d'ailerons séchés ont été exportés en 2005, correspondant à une estimation de près de 900 tonnes de requin frais. Une chute des exportations a été observée à partir de 2005, avec moins de 200 kg d'ailerons séchés exportés en 2010. Cette pratique a par la suite été interdite en 2013 grâce à la protection des Elasmobranches au sein des eaux gouvernementales.

I.4 Contexte scientifique

Les connaissances sur les requins de récif en Nouvelle-Calédonie s'articulent principalement autour de deux travaux de thèse : Juhel (2016) et Boussarie (2019). En s'appuyant sur une base de données de près de 2800 comptages sous-marins (UVC pour Underwater Visual Census) effectués entre 1986 et 2014 et en déployant près de 400 stéréo-caméras appâtées (BRUVS pour Baited Remote Underwater Video Station), Juhel (2016) a mis en évidence une chute de plus de 90% des abondances de requins de récifs dans les zones les plus anthropisées par rapport aux zones les plus isolées (Juhel et al. 2017). Ces travaux ont également permis de démontrer une altération du comportement du requin gris de récif, Carcharhinus amblyrhynchos, vis-à-vis d'un appât dans les zones anthropisées, caractérisée par une approche plus précautionneuse et une diminution de l'occurrence de morsure (Juhel et al. 2019). Le requin gris de récif ainsi que le requin pointe blanche, Triaenodon obesus, sont les espèces les plus communément observées, avec respectivement 69 et 21 % des requins observés par BRUVs, et 46 et 46 % des requins observés par UVC. Ces travaux ont également mis en évidence l'incapacité des AMPs proches de l'Homme à protéger complètement ces espèces. En effet, bien qu'une réserve telle que celle de Merlet, excluant toute présence humaine, soit capable de restaurer en partie le comportement observé dans les récifs éloignés, une réserve classique telle que celle d'Aboré, interdisant uniquement le prélèvement de ressources, en est incapable. Les deux types de réserves sont par contre incapables de restaurer les niveaux d'abondance observés dans les récifs isolés.

Boussarie (2019) a caractérisé les patrons de différenciation génétique des requins gris au travers de l'archipel. Ainsi, les populations de la Grande Terre, d'Entrecasteaux et des récifs de Walpole et de

l'Astrolabe représentent un pool génétique relativement homogène et différencié par rapport aux populations de l'atoll de Chesterfield d'une part et de l'île Matthew d'autre part. Ces résultats suggèrent qu'un habitat océanique étendu représente une barrière aux déplacements de cette espèce. Afin d'étudier plus en détail les liens entre paysage géographique et différenciation génétique, des échantillons provenant de plusieurs autres sites de l'Indo-Pacifique ont été inclus dans le jeu de données pour entreprendre une analyse de génomique des paysages. Cette approche a permis de mettre en évidence que les zones de forte bathymétrie représentent une barrière à la dispersion du requin gris, tandis que la proximité à des habitats récifaux la facilite. Ces travaux représentent un solide socle de connaissance sur les requins de récif en Nouvelle-Calédonie sur lequel les travaux de la thèse ci-présente ont pu s'appuyer.

Il Espèce d'étude : le requin gris de récif

Le requin gris de récif, *Carcharhinus amblyrhynchos*, est une des espèces de requin de récif corallien les plus communes en Nouvelle-Calédonie (Juhel 2016) et dans l'Indo-Pacifique (Robbins 2006; Friedlander et al. 2010; Clarke et al. 2012; Roff et al. 2016; Ferretti et al. 2018). Son aire de répartition s'étend de l'Océan Indien au Pacifique Central, de l'Afrique du Sud à l'île de Pâques. C'est une espèce tropicale et est donc trouvée principalement entre les latitudes 25°S et 25°N (Compagno 1984). Son habitat de prédilection est le tombant récifal (Field et al. 2010; Lea et al. 2016; Juhel et al. 2017) mais l'espèce est également observé dans les lagons (McKibben and Nelson 1986; Speed et al. 2016) et passes récifales (Robbins and Renaud 2015; Mourier et al. 2016).

Le requin gris est une espèce de taille moyenne, généralement inférieure à 1,8 m de taille totale mais dont la taille maximale observée atteint 2.5 m (Randall et al. 1997). Les mâles atteignent la maturité sexuelle entre 132 et 138 cm, soit à un âge de 9 ans, tandis que les femelles l'atteignent plus tard à un âge de 11 ans, à une taille comprise entre 130 et 142 cm (Robbins 2006). Les femelles pourraient mettre bas tous les deux ans, comme suggéré par Wetherbee et al. (1997), avec une période de gestation de 12 à 14 mois et une taille de portée entre 1 et 6 petits (Wetherbee et al. 1997; Robbins 2006). Ces traits d'histoire de vie font du requin gris une espèce vulnérable, classée comme « quasi menacée » par l'IUCN. De nombreux déclins de population de requin gris ont en effet été documentés au travers de son aire de répartition (Robbins et al. 2006; Juhel et al. 2017; Ferretti et al. 2018).

Son régime alimentaire est composé d'une large diversité de proies (Papastamatiou et al. 2006; Robbins and Renaud 2015), principalement des espèces de poissons osseux, mais également de céphalopodes et crustacés (Wetherbee et al. 1997). Des analyses de fractionnement isotopique du carbone et de l'azote des tissus suggèrent que cette espèce se nourrisse à la fois en habitat récifal et pélagique, avec des proportions variant entre les régions d'étude (McCauley et al. 2012; Curnick et al. 2019).

III Télémétrie acoustique

Le milieu marin, et aquatique en général, présente des caractéristiques rendant le pistage des animaux plus difficile qu'en milieu terrestre, telles que sa difficulté d'accès et la relative opacité de l'eau aux ondes électromagnétiques. L'emploi de technologies comme le pistage radio, GPS et Argos se limite donc souvent au suivi des animaux fréquentant la surface. L'eau est cependant propice à la propagation d'ondes sonores sur de longues distances. En effet, les ondes sonores se propagent à une vitesse d'environ 1500 m/s dans l'eau, soit plus de 4 fois plus rapidement que dans l'air. La technologie de télémétrie acoustique, appliquée au pistage animal depuis les années 1950 (Baras et al. 1991), tire parti de cette propriété en assurant la communication entre un animal équipé d'un émetteur et un

hydrophone, via un signal sonore de fréquence spécifique. L'utilisation d'émetteurs disposant d'une signature individuelle et le déploiement d'un réseau d'hydrophones permettant la détection et l'identification de ces émetteurs permet ainsi l'estimation d'une partie des déplacements des animaux équipés. L'utilisation d'hydrophones directionnels et transportables permet également le pistage en temps réel d'un individu équipé, par l'utilisation de méthodes de triangularisation. On parle alors de pistage actif, par opposition au pistage passif utilisant des hydrophones déployés dans le milieu et enregistrant les signaux reçus pour un déchargement et une analyse de ces données *a posteriori*.

L'entreprise VEMCO (VEMCO Ltd., Halifax, Canada) est aujourd'hui le principal fournisseur mondial de cette technologie pour le pistage animal. Les systèmes de pistage passif utilisent aujourd'hui deux fréquences spécifiques, 69 kHz et 180 kHz, cette dernière fréquence étant préférée pour le pistage de petits animaux car permettant plus facilement une miniaturisation des émetteurs. Il existe chez VEMCO deux systèmes de codage individuel des signaux. Le premier système, appelé PPM pour *Pulse Position Modulation,* est le plus largement utilisé. Il est basé sur un principe similaire à celui des codesbarres : un signal est constitué d'un train de pulsations sonores, espacées temporellement selon un patron spécifique et unique. La réception de cette série de signaux par un hydrophone permet l'identification de l'émetteur et l'enregistrement de la date et de l'heure correspondant à cette réception.

Un signal est typiquement constitué d'un train de 8 pulsations, étalé sur une durée de 3 s pour les émetteurs à 69 kHz, et définissant ainsi 7 intervalles (Figure 10). Le premier intervalle, appelé intervalle de synchronisation définit le système de codage et permet à l'hydrophone d'identifier qu'un signal valide vient de débuter. Les 4 intervalles suivants sont spécifiques à l'émetteur et permettent de coder son identité. Les 2 derniers intervalles permettent de calculer une *checksum* et de vérifier que le signal envoyé est bien identique au signal reçu.



Figure 10. Profil du signal acoustique produit par un émetteur Vemco.

Le développement récent de nouveaux schémas de codage, utilisant par exemple des trains de 10 pulsations, permet l'accroissement du nombre de codes uniques différents, nécessaires pour s'adapter à l'essor de la popularité et donc du recours à cette technologie. Un deuxième système, appelé HR pour *High Residency*, est basé sur l'émission d'une unique pulsation d'une durée spécifique et unique. Ce système dispose d'un plus faible nombre de codes disponibles mais permet de considérablement réduire le problème lié au chevauchement de signaux (collision de codes). Il permet également de réduire le délai entre 2 transmissions successives. Ce système est donc privilégié pour la surveillance simultanée de nombreux animaux peu mobiles.

Les milieux aquatiques naturels peuvent présenter de nombreux obstacles à la communication entre un émetteur et un hydrophone. De nombreux facteurs peuvent tout d'abord affecter la propagation d'un signal dans le milieu. Des facteurs comme la turbidité du milieu, ou son agitation mécanique pouvant entrainer la mise en suspension de bulles d'air, peuvent entrainer une atténuation rapide du signal (Gjelland and Hedger 2013). La température affecte également la vitesse du son dans l'eau, et donc la capacité d'un signal à se propager sur de longues distances. Enfin, les milieux marins sont particulièrement soumis au phénomène de bio-encrassement ou *biofouling*, l'installation d'organismes benthiques sur les hydrophones peut ainsi entraver la bonne détection des signaux (Heupel et al. 2008).

Mises à part ces limites contraignant la portée possible de communication entre un émetteur et un hydrophone, le principal problème affectant la technologie est celui des interférences. N'importe quel bruit perçu par l'hydrophone dans la même bande de fréquence et au moment de la réception d'un signal peut empêcher son décodage. Tout d'abord, les milieux naturels ne sont pas des milieux silencieux et il existe de nombreuses sources pouvant émettre des signaux sonores recouvrant la fréquence utilisée et pouvant donc être source d'interférences. Ces sources peuvent être de nature physique (vagues; Gjelland and Hedger 2013), biologique (crustacés; Cagua et al. (2013) ou anthropique (moteurs de bateau ; Kessel et al. 2013). Ensuite, le signal peut être lui-même source de sa propre interférence. En effet, le chemin direct entre l'émetteur et l'hydrophone n'est pas forcément le seul possible, et d'autres chemins peuvent prendre plus de temps et atteindre l'hydrophone avec un décalage, créant ainsi un écho. Ces chemins peuvent impliquer des phénomènes de réflexion, sur la surface ou sur le fond, et de réfraction, par une thermocline ou une halocline par exemple (Huveneers et al. 2015). Une des solutions pour limiter la détection de tels échos est la configuration de l'hydrophone pour qu'il interrompe toute mesure pendant un court intervalle de temps après la réception valide d'un signal. Cet intervalle est appelé blanking period et est généralement défini pour 300 ms. Enfin, le principal problème est lié aux interférences intervenant entre plusieurs émetteurs déployés sur un même site d'étude. Le chevauchement de deux signaux émis empêche leur bonne interprétation par l'hydrophone et on parle alors de collision de code. Le nombre d'émetteurs déployables sur un même site est donc limité et dépend de la durée des signaux émis et du délai entre deux émissions par un même émetteur. Une des solutions apportées par VEMCO pour réduire l'impact potentiel de ce phénomène est la randomisation de ce délai. Ainsi, deux émetteurs déployés sur le même site et dont les signaux entrent en collision à un moment donné ont moins de chance de colluder lors de l'émission suivante.

Ces interférences, en plus d'invalider la réception d'un signal, peuvent également conduire à la construction de faux signaux : des séquences valides de pulsations et ainsi reconnues par l'hydrophone. Ce phénomène peut entrainer de fausses interprétations sur la présence d'animaux, connus ou inconnus, et nécessite donc l'emploi de méthodes de filtration des données enregistrées.

La technologie de télémétrie acoustique est principalement employée de manière passive, c'est-à-dire qu'elle consiste en la détection d'animaux marqués en des lieux équipés. La qualité de la reconstruction des déplacements d'un animal dépend donc du nombre et de la disposition des hydrophones. La densité d'un réseau d'hydrophones détermine la résolution à laquelle les déplacements peuvent être reconstruits, tandis que son étendue spatiale conditionne l'ampleur des déplacements enregistrables. La conception d'un réseau acoustique, basé sur des connaissances *a priori* sur la ou les espèces ciblées, repose donc sur la volonté de prioriser l'un ou l'autre de ces deux objectifs, ou de trouver le juste équilibre entre les deux.

Une des principales limites de cette technologie réside donc dans la qualité des réseaux déployables, non seulement contrainte financièrement par le coût des équipements, mais aussi logistiquement par la capacité de déploiement et d'entretien (déchargement des données, changement des batteries, nettoyage des appareils) dans un milieu parfois difficile d'accès. L'inter-compatibilité des équipements, favorisée par le quasi-monopole de l'entreprise VEMCO sur cette technologie, permet aujourd'hui de

repousser ces limites. En effet, le partage des informations entre scientifiques indépendants et la mise en commun de réseaux de grande ampleur permettent aujourd'hui d'accroitre le potentiel de la technologie. Ainsi, l'Australie a par exemple mis en place un réseau de récepteurs à l'échelle du continent. Ce projet appelé *Integrated Marine Observing System's Animal Tracking Facility* (Brodie et al. 2018) garantit également la gestion coordonnée des données qui en sont issues, et a déjà permis le pistage de plus de 2000 individus de 90 espèces marines différentes. De tels projet ont également été mis en place dans d'autres pays tels que le Canada, les Etats-Unis et l'Afrique du Sud (Udyawer et al. 2018).

L'évolution de cette technologie passe également par l'évolution constante du matériel. Tandis que les progrès de la miniaturisation permettent la conception d'émetteurs de plus en plus petits et ouvre donc la possibilité d'étudier de nouvelles espèces, le développement des batteries permet l'accroissement de la longévité des émetteurs. Pour donner un exemple, les émetteurs achetés en 2015 lors de la mise en place de ce projet de thèse annonçaient une longévité de 4 ans. Pour une même taille, une même puissance et une même fréquence d'émission, les modèles vendus actuellement annoncent une longévité de 10 ans.

Cette évolution du matériel ne passe pas uniquement par la simple amélioration de ces performances, mais aussi par l'acquisition de nouvelles capacités. Le développement de matériels embarquant divers capteurs permet aujourd'hui la récolte d'informations supplémentaires sur le comportement de l'animal marqué (Donaldson et al. 2014; Hussey et al. 2015). Des accéléromètres tridimensionnels permettent la récolte d'informations pouvant indiquer son niveau d'activité (Stehfest et al. 2015; Kadar et al. 2018; Hori et al. 2019), et même certains aspects de son comportement à fine échelle (Jury et al. 2018). Des émetteurs équipés de thermomètres permettent par exemple de détecter si un animal équipé a été victime de prédation (vemco.com). Des émetteurs équipés de capteurs de pression peuvent apporter des informations sur la profondeur d'évolution de l'animal. Toutes ces informations ne sont aujourd'hui plus seulement disponibles lorsque l'animal est à portée d'un hydrophone, le développement d'émetteurs/enregistreurs permet en effet le stockage de cette information et sa transmission ultérieure. Les progrès de la miniaturisation permettent également la conception d'émetteurs-hydrophones déployables sur un animal, et permettant la détection d'interactions entre animaux équipés, rendant possible l'étude de comportements sociaux (Holland et al. 2009).

Ce développement des émetteurs s'associe également à une évolution du matériel de récolte des données. Il existe aujourd'hui des hydrophones capables de communiquer avec la surface via un câble ou via des signaux acoustiques, et donc permettant une transmission des informations sans nécessité de récupérer l'appareil, et possiblement en temps réel. Des hydrophones équipés d'émetteurs permettent également une communication inter-hydrophones au sein d'un réseau, facilitant ainsi leur synchronisation temporelle, nécessaire pour la mise en place de méthodes de triangularisation permettant la localisation d'émetteurs à très fine résolution (de l'ordre du mètre ; Espinoza et al. 2011; Watson et al. 2019).

Cette évolution du matériel s'accompagne également par une évolution des méthodes d'analyses. La taille grandissante et la complexité associée aux jeux de données de télémétrie acoustique a amené les biologistes à se tourner vers la théorie des graphes, une discipline mathématique et informatique particulièrement adaptée à l'étude de réseaux tels que les réseaux d'hydrophones (Jacoby et al. 2012). Ces techniques d'analyses dites « analyses de réseaux » ou *network analysis* considèrent un réseau comme un ensemble de nœuds reliés par des ponts, représentant par exemple un ensemble d'hydrophones reliés par la visite successive d'individus. Le calcul de métriques associées à ce réseau permet d'en analyser la structure et peut ainsi informer à l'échelle individuelle les patrons chronologiques d'exploration de l'espace, ou à l'échelle de la population sur la connectivité des

habitats ou l'existence de corridors de passage préférentiel. Les multiples façons dont on peut considérer les nœuds et ponts offrent une multitude d'applications aux techniques d'analyse de réseaux (Jacoby et al. 2016). Par exemple, considérer les nœuds comme des individus et non plus des sites, et les ponts comme des interactions entre les individus permet l'étude de la structure sociale de communautés (Mourier et al. 2012).

Malgré ses limites, les possibilités qu'offrent la télémétrie acoustique et l'évolution constante de cette technologie la rendent particulièrement populaire chez les biologistes, un engouement bien illustré par la croissance exponentielle du nombre d'études recensées depuis une quinzaine d'année (Hussey et al. 2015).

IV Mise en place du projet

IV.1 Le projet APEX

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre du projet APEX, porté par Laurent Vigliola (IRD, UMR ENTROPIE) et David Mouillot (Université de Montpellier/CNRS, UMR MARBEC), financé par la fondation Total, le Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie et The Pew Charitable Trust. Ce projet avait pour objectif d'étudier l'écologie des requins de récif en Nouvelle-Calédonie, et en particulier les impacts anthropique sur celle-ci, dans un but de conservation et pour informer les décisions prises au sein du Parc Natural de la Mer de Corail (PNMC). Le PNMC, créé en Avril 2014 à l'initiative du Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie et incluant 95% de sa Zone Economique Exclusive (1.3 millions de km²), ne présentait alors pas encore de mesures de gestions définies. La définition précise de zones prioritaires de protection, en coordination avec les mesures de protection des pays voisins, l'Australie en particulier, n'avait en effet pas encore été actée et devait tenir compte entre autres de spécificités liées à la mégafaune.

Pour adresser les questions spécifiques aux requins de récif, le projet APEX a employé une approche pluridisciplinaire. Ainsi, le projet a prévu dans un premier temps l'évaluation de la diversité spécifique au travers de l'archipel via le développement de méthodes novatrices de génomique environnementale. La capture de plus de 400 requins, principalement des requins gris de récif a permis l'investigation de divers aspects de leur écologie. La connectivité des populations a été investiguée via des analyses de génétique des populations et de génomique des paysages, tandis que les aspects comportementaux ont été analysés via des techniques d'écologie trophique, de caméras embarqués et de télémétrie acoustique.

Ce projet a permis le déroulement de deux thèses de doctorat, la thèse ci-présente et la thèse de Germain Boussarie soutenue en Avril 2019 (Boussarie 2019). Le travail ci-présent s'est focalisé sur la partie télémétrie acoustique du projet, pour l'investigation des patrons d'utilisation de l'espace par le requin gris.

IV.2 Choix du matériel

Le choix du matériel de télémétrie s'est porté vers des VR2W (VEMCO Ltd., Halifax, Canada) pour les hydrophones et des V16 pour les émetteurs, fonctionnant sur la fréquence de 69kHz (Figure 11). L'émetteur V16 est le plus gros modèle de la gamme (58 mm x 16 mm) et donc le mieux adapté à l'étude des espèces de requins de récif.



Figure 11. Un émetteur V16 et un hydrophone VR2W. Pour échelle, une pièce de 100 XPF

Deux paramètres de configuration sont disponibles pour les émetteurs, déterminables lors de la commande du matériel :

- La puissance : la puissance maximale (162 dB) a été choisie ici pour maximiser la portée de détection par les VR2W.
- Le délai entre 2 émissions successives : un délai aléatoire entre 30 et 90 s a été choisi ici.

Ces deux caractéristiques conditionnent la longévité de la batterie, annoncée ici pour une durée de 4 ans. Des émetteurs dits émetteurs-tests et caractérisés par un délai constant et plus faible (10 s) ont également été utilisés pour réaliser des tests de distance de détectabilité.

IV.3 Conception du réseau

Le requin gris fréquentant majoritairement l'habitat constitué par la pente externe des récifs (Field et al. 2010; Bradley et al. 2017a), le réseau d'hydrophones a uniquement été déployé sur cet habitat.

La conception initiale du réseau prévoyait le déploiement de 83 hydrophones dans 5 grandes régions d'études (Figure 12) :

- 10 hydrophones déployés dans la région de Noumea, sur les récifs d'Aboré, Toombo et Kué, de part et d'autres du système de passes récifales de Boulari. Les récifs d'Aboré et Kué sont classés comme Aire Marine Protégées depuis 1996, interdisant le prélèvement de toute espèce marine.
- 10 sur les récifs de la réserve Yves Merlet, classée réserve naturelle intégrale depuis 1973 et interdisant toute présence humaine en son sein.
- 12 sur deux récifs du système de récifs des Français, dans le Grand Lagon Nord, et encadrant une passe récifale.
- 32 sur les sept atolls du complexe d'atolls d'Entrecasteaux : 9 sur l'atoll d'Huon, 13 sur l'atoll de Surprise, et 2 sur chacun des atolls de Pelotas, Portail, Mérite, Petit Guilbert et Grand Guilbert. Jusqu'à 2018, ces atolls bénéficiaient d'un régime de protection

permettant un prélèvement raisonné des ressources, limité à la consommation sur place. Depuis 2018, ces atolls sont des aires protégées dans lesquelles tout prélèvement est interdit. Par ailleurs, les atolls du Petit Guilbert, du Grand Guilbert, et de Pelotas bénéficient d'une protection renforcée avec un statut de réserve intégrale où toute présence humaine est interdite.

 8 sur le pourtour de l'atoll de Chesterfield. Depuis 2018, cet atoll est pour la plus grande partie classé comme réserve naturelle intégrale, interdisant toute présence humaine dans sa partie Nord.

Huit récepteurs ont également été disposés de façon plus espacée le long du récif barrière de la côte Ouest de la Grande Terre, entre les réseaux plus denses de Nouméa et du Grand Lagon Nord.

Trois autres récepteurs ont été déployés au niveau de la corne Nord-Est du Grand Lagon Nord, point le plus proche reliant le système récifal de la Grande Terre et celui d'Entrecasteaux.



Figure 12. Carte du réseau d'hydrophones déployé sur l'archipel de Nouvelle-Calédonie. Les points rouges représentent l'emplacement des hydrophones.

Le réseau de la réserve Merlet a par la suite été abandonné car, malgré un effort de pêche important, seuls deux requins y ont été capturés.

IV.4 Travail de terrain

La mise en place et l'entretien de ce réseau, ainsi que l'échantillonnage des animaux, a nécessité environ 130 jours de travail de terrain, répartis en 13 missions océanographiques embarquées à bord de l'Amborella (Affaires maritimes, Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie ; Figure 13), et de nombreuses sorties journalières à départ de Nouméa et assurée par les moyens navigants de l'IRD.

Deux missions d'une durée d'une semaine ont aussi été entreprises pour l'étude du site de la réserve intégrale de Merlet.



Figure 13. Le navire Amborella en partance pour la mission APEX 5. © Bastien Preuss.

Les missions océanographiques à bord de l'Amborella se sont étalées sur un total de 130 jours, se répartissant de la façon suivante :

- APEX 1 : du 13 au 31/07/2015 (17 jours de mer). Mise en place du réseau aux atolls d'Entrecasteaux et du Grand Lagon Nord, échantillonnage des animaux.
- APEX 2 : du 1er au 09/09/2015 (10 jours de mer). Mise en place du réseau à l'atoll de Chesterfield, échantillonnage.
- APEX 3 : du 9 au 20/11/2015 (12 jours de mer) à Entrecasteaux et au Grand Lagon Nord.
 Récolte des premières données, échantillonnage, premiers tests de détectabilité des hydrophones.
- APEX 4 : du 17 au 28/05/2016 (12 jours de mer). Entretien du réseau, échantillonnage, tests de détectabilité.
- APEX 5 : du 20/06 au 01/07/2016 (12 jours de mer) aux ilots de Walpole et Matthew et au grand Lagon Sud. Echantillonnage génétique et déploiement de stéréo-caméras appâtées.
- APEX 6 : du 18 au 29/07/2016 (12 jours de mer) aux récifs de l'Astrolabe. Echantillonnage génétique, déploiement de stéréo-caméras appâtées et de caméras embarquées.
- APEX 7 : du 3 au 13/10/2016 (10 jours de mer) à l'atoll de Chesterfield. Entretien du réseau, échantillonnage et tests de détectabilité.
- APEX 8 : du 14 au 25/11/2016 (12 jours de mer) à Entrecasteaux et Grand Lagon Nord. Entretien du réseau.
- APEX 9 : du 26/06 au 07/07/2017 (12 jours de mer) à Entrecasteaux et Grand Lagon Nord. Entretien du réseau, démobilisation d'une partie du réseau.
- APEX 10 : du 2 au 13/10/2017 (12 jours de mer) à Entrecasteaux et Grand Lagon Nord. Redéploiement du réseau.
- APEX 11 : du 25/10 au 03/11/2017 (10 jours de mer) à l'atoll de Chesterfield. Entretien du réseau.
- APEX 12 : du 23 au 31/08/2018 (9 jours de mer) à l'atoll de Chesterfield. Entretien du réseau.
- APEX 13 : du 5 au 16/11/2018 (12 jours de mer) à Entrecasteaux et Grand Lagon Nord.
 Entretien du réseau.

Les missions journalières au départ de Nouméa ont nécessité une vingtaine de jours pour l'échantillonnage, et une dizaine pour la mise en place et l'entretien du réseau. Les deux missions Merlet ont représenté 9 jours travail pour l'échantillonnage, la mise en place et démobilisation du réseau (Figure 14).



Figure 14. Le navire Diodon des moyens naviguant de l'IRD.

Ayant personnellement embarqué sur 9 de ces 13 missions (APEX 3 à 9, 12 et 13) et participé à toutes les sorties au départ de Nouméa et aux deux missions à Merlet, le travail de terrain a représenté plus de 130 jours.

IV.5 Déploiement des hydrophones

IV.5.1 Préparation du matériel

Préalablement à son déploiement dans le milieu, un hydrophone VR2W nécessite un protocole de préparation impliquant l'installation d'une batterie, le conditionnement à une immersion prolongée et sa configuration.

L'appareil est tout d'abord dévissé pour connecter une batterie lithium (Tadiran, 3.6 V 19 Ah Lithium D Cell). Cette batterie est conçue pour délivrer une tension constante tout au long de sa durée de vie, contrairement aux batteries classiques délivrant une tension progressivement décroissante (Figure 15). Cette tension constante est nécessaire au bon fonctionnement de l'hydrophone tout au long de la période de déploiement.



Figure 15. Installation d'une batterie Tadiran sur un hydrophone VR2W.

Un sachet de silicagel est introduit dans l'enceinte pour garantir une atmosphère sèche au sein de l'appareil. Celui-ci est ensuite refermé, en prenant soin de vérifier l'intégrité des 2 joints toriques d'étanchéité, l'absence de particules à leur surface et leur graissage adéquat (graisse silicone). Une fois refermé, l'appareil peut être configuré à l'aide d'une communication sans fil *Bluetooth* et d'un ordinateur équipé du logiciel *VUE* (VEMCO Ltd., Halifax, Canada ; Figure 16). Cette configuration est nécessaire à l'activation de l'appareil, l'enregistrement de l'identité du site de déploiement, et la synchronisation de l'horloge de l'appareil avec celle de l'ordinateur. L'horloge de l'ordinateur doit être régulièrement mise à jour via internet pour garantir la fiabilité de l'heure renseignée.

V APEX.vdb				-	٥	×
File: Home Detections Events 🞯 VR2W-113199						Ø
APEXIO						
Bootloader Version: 2.0.2	Receiver Time: 2018-08-19 17:15:40 UTC	Station: Station77				
Serial Number: 113199	Battery: 3.49 V	Receiver Status: Recording				- 1
Firmware Version: 3.0.5	Detection Log Size: 78.8 kB (1.0%)	Study Start: 2017-09-25 23:22:17 UTC				
Hardware Version: 5	New Data: 78.8 kB	Position: Unknown				
Memory Size: 8.19 MB	69 kHz: 5851 detections, 448201 pings	69 kHz map: MAP+113				
Link Bluetooth						
Link Status: Connected						
						_
Detection Monitor						
VR2W detections will be displayed here as they arrive 2018-08-09 12:55:48 A65-1601:57718 2018-08-09 12:55:48 A65-1601:57718 2018-08-09 14:55:21 A65-1601:57718 2018-08-10 17:36:28 A69-1601:57718 2018-08-10 17:44:57 A69-1601:57718			~ ~ ~	Disable	Timeout File Clear	
Retrieving raw data: Page 829 of 835			Abort	0	00:49:30	UTC

Figure 16. Ecran d'accueil du logiciel VUE développé par Vemco.

Le mode sans-fil de l'appareil doit être activé pour permettre la communication avec l'ordinateur, et cette activation se fait via un interrupteur magnétique. Une fois activé, l'appareil est fonctionnel pour une durée annoncée de 15 mois, et peut enregistrer des données dans la limite de sa capacité de stockage (8 ou 16 MB selon le modèle).

IV.5.2 Déploiement dans le milieu

Le système d'ancrage des hydrophones sur le récif a été conçu dans l'objectif (i) de limiter son encombrement, considérant le nombre de systèmes à déployer au cours d'une mission et la place limitée à bord du navire océanographique ; (ii) de limiter le temps de plongée nécessaire à l'installation et la récupération du matériel, un facteur essentiel pour être capable de travailler sur le nombre important de sites au sein de notre réseau et en un temps limité par la durée des campagnes.

Ce système d'ancrage est constitué d'un cordage en nylon de 10 mm d'épaisseur et d'une longueur d'environ 3 m, reliée d'une part à une longueur d'environ 2 m de chaine galvanisée et d'autre part à une bouée solide résistant à la pression (Figure 17). Ce système est ancré d'une part à la matrice récifale via la chaine et une manille, et d'autre part maintenu en position verticale dans la colonne d'eau par la bouée. L'hydrophone est fixé à environ 1.5 m du substrat sur la corde en nylon par l'intermédiaire de colliers de serrage et d'un boute de sécurité (Figure 18).



Figure 17. Système d'ancrage d'un hydrophone. © JM Boré.

Lors de la première installation du système, un point GPS est enregistré à la verticale du site d'ancrage, permettant de le localiser avec précision et de le retrouver facilement pour son entretien.

Lors de l'entretien du réseau, le système est intégralement remplacé au cours d'une seule plongée courte d'environ 10 min en comptant le palier de décompression de sécurité. Ce principe permet le déchargement des données, le remplacement de la batterie et la remobilisation rapide de l'appareil pour un nouveau déploiement. En disposant d'un nombre réduit d'hydrophones supplémentaires pour effectuer un roulement, il est ainsi possible d'optimiser les journées de travail et de travailler sur un

nombre important de sites différents. Le changement du système complet permet également la vérification en surface de son état de dégradation. Les plongées sont réalisées en binôme mais nécessitent, dans le cas de missions embarquées d'un nombre de plongeurs plus important pour limiter les problèmes de décompression liés aux plongées successives.



Figure 18. Système d'ancrage d'un hydrophone déployé dans le milieu. L'ancien système est récupéré pour le déchargement des données, le changement de la batterie et son redéploiement au site suivant. © JM Boré.

IV.6 Capture et marquage des animaux

La capture des requins, nécessaire à leur marquage pour ce travail de thèse, a également eu pour objectif le prélèvement de tissus (peau, chair et sang) utilisés dans le cadre de la thèse de Germain Boussarie (Boussarie 2019) pour des analyses de génétique, de teneur en mercure, et de mesures de fractionnement isotopique.

La capture des requins a été réalisée grâce à l'emploi de lignes à main. Ce dispositif est constitué de deux grosses bouées reliées l'une à l'autre par une longueur de 10 m de cordage épais, sur la 2^{ème} bouée étant reliée la ligne de pêche. Cette ligne est constituée d'un monofilament en nylon épais (2 mm) d'une longueur de 10 à 20 m, en fonction de la profondeur de pêche désirée, d'un bas de ligne en tresse acier (Figure 19) et d'un hameçon circulaire de taille 16/0 en acier oxydable, dont l'ardillon a préalablement été écrasé (Figure 20). Ce modèle d'hameçon permet de limiter l'accrochage profond dans la gueule voire l'estomac de l'animal. En cas d'accrochage profond prévenant le décrochage de l'hameçon, le caractère oxydable du métal faciliterait son élimination ultérieure par l'animal.



Figure 19. Lignes à main pour capture des requins. Cette ligne est ensuite attachée au système de 2 bouées. © JM Boré.



Figure 20. Hameçon employé pour la capture des requins. L'ardillon est écrasé pour faciliter son décrochage de la mâchoire de l'animal. © JM Boré.

Le ferrage lors de la morsure est automatique, via la tension appliquée sur la ligne entre l'animal et la première bouée. La présence de cette première bouée permet l'amortissement des premiers rushs de l'animal, la seconde étant nécessaire pour la gestion des gros individus capables de couler la première bouée. L'appât utilisé est généralement de la bonite ou des déchets issus de la pêche professionnelle thonière. Dans le cas de conditions de pêche difficiles, un broyat de chair de poisson peut être diffusé dans l'eau pour attirer les requins sur la zone de pêche. Le déploiement simultané de deux systèmes

de ce type est généralement employé pour optimiser l'effort de pêche tout en réduisant le temps passé par un animal capturé sur la ligne (Figure 21).



Figure 21. Deux lignes à main déployées et en action de pêche à proximité de l'île Walpole. © Bastien Preuss.

Une fois la touche détectée, le requin est ramené et disposé dans un harnais le long du bateau, museau dirigé vers la proue pour maintenir son oxygénation avec un déplacement lent du bateau (Figure 22). En plus d'un pilote, trois personnes sont nécessaires pour la manipulation de l'animal. Ces trois personnes sont équipées de gants en raison de la texture très abrasive de la peau des requins. La première personne est en charge de la ligne accrochée à la mâchoire de l'animal et doit maintenir celle-ci fermement tendue vers l'avant pour prévenir toute morsure de l'animal. Cette personne est également en charge de vérifier le flux d'eau entrant dans sa gueule pour garantir sa bonne oxygénation. Une deuxième personne est en charge de la queue de l'animal qu'il doit maintenir fermement, à main nue ou par l'intermédiaire d'un bout pour les plus gros individus. La troisième personne effectue la majorité des prélèvements et l'insertion de l'émetteur acoustique (Figure 23).



Figure 22. Prise en charge d'un requin à la suite de sa capture. La personne en charge de la ligne oriente l'animal dans le harnais. La queue de l'animal est immobilisée une fois celui-ci complètement engagé dans le harnais. © Bertrand Bourgeois.



Figure 23. Manipulation de l'animal. © JM Boré.

L'animal est d'abord placé dans une position ventrale pour effectuer sa mesure, un prélèvement de peau sur la nageoire dorsale, et un prélèvement de chair dans le muscle en dessous de celle-ci. L'animal est ensuite positionné dans une position dorsale. Le sexage de l'individu est effectué à ce moment-là en vérifiant la présence de ptérigopodes entre les nageoires pelviennes, indiquant que l'individu est un mâle (Figure 24). L'état de calcification des ptérigopodes permet de renseigner le stade de maturité du mâle, les organes des individus juvéniles étant souples car pas encore calcifiés.



Figure 24. Ptérigopodes d'un mâle juvénile. La taille et la calcification des ptérigopodes permet de renseigner sur le stade de maturité de l'animal. © Philippe Simoni.

Une prise de sang est alors effectuée par la personne en charge de la queue de l'animal (Figure 25). L'aiguille de la seringue est enfoncée au niveau d'une dépression à la base de la nageoire caudale, jusqu'à la vertèbre puis en remontant légèrement d'un millimètre environ pour trouver une artère.



Figure 25. Prise de sang. © Bastien Preuss.

Une fois ce prélèvement effectué, le manipulateur débute l'intervention chirurgicale pour l'insertion de l'émetteur acoustique (Figure 26). Cet émetteur, ainsi que tous les instruments de chirurgie, ont préalablement été immergés dans une solution de Daquin pour leur désinfection. Une incision longitudinale de 2 à 3 cm de long est effectuée à l'aide d'un scalpel au niveau du tiers inférieur de

l'abdomen de l'animal, légèrement décalée par rapport à l'axe central. Cette insertion permet d'atteindre la cavité abdominale, et ne doit pas être trop profonde pour ne pas entailler un organe interne. Une fois effectuée, l'émetteur est inséré et l'incision est refermée à l'aide de 2 points réalisés à l'aide d'une aiguille recourbée, de forceps et d'un fil de suture (Figure 27).



Figure 26. Chirurgie pour implantation d'un émetteur acoustique. Une incision de 2-3 cm est effectuée pour atteindre la cavité abdominale (gauche), dans laquelle est inséré l'émetteur (milieu). La plaie est ensuite refermée à l'aide de 2 points de suture (droite). © JM Boré.



Figure 27. Cicatrisation à la suite de la chirurgie. On peut constater sur cet individu recapturé seulement 4 mois après l'implantation de l'émetteur que la plaie est parfaitement cicatrisée. © William Robbins.

L'animal est ensuite maintenu par les deux nageoires pectorales pour permettre de retirer l'hameçon de la mâchoire de l'animal à l'aide d'une pince (Figure 28). Lorsque l'hameçon est accroché trop profondément, une pince monseigneur peut alors être utilisée pour couper directement celui-ci. Dans le cas d'un hameçonnage encore plus profond, une pince coupante peut être utilisée pour couper le bas de ligne en acier. L'objectif est de retirer le maximum de matériel de l'animal. L'information sur ces conditions d'extraction de ligne est renseignée pour chaque individu (hameçon retiré, hameçon coupé ou ligne coupée). Sur les 408 requins capturés dans le cadre de cette thèse et de celle de Germain Boussarie (Boussarie 2019), l'hameçon a été complètement retiré 143 fois, partiellement retiré 47 fois, et laissé avec un morceau de bas de ligne 63 fois. Cette information n'a pas été renseignée pour les 155 requins restants.



Figure 28. Retrait de l'hameçon de la mâchoire de l'animal. © JM Boré.

Une fois la ligne décrochée, l'animal est extrait du harnais, positionné ventralement et maintenu face au courant par les nageoires pectorales (Figure 29). Ainsi, l'animal peut s'extraire par lui-même de la prise et retourner dans le milieu. La relâche est la plupart du temps immédiate mais celle-ci peut parfois prendre plusieurs minutes le temps que l'animal recouvre ses esprits. L'animal est donc maintenu dans cette position aussi longtemps que nécessaire, la bouche dans le courant pour garantir son oxygénation. Il n'est en aucun cas relâché dans le milieu sans ce processus actif d'échappement prouvant sa capacité à nager par lui-même, une capacité essentielle pour le maintien de son oxygénation.



Figure 29. Relâche de l'animal à la suite des manipulations. © Germain Boussarie.

V Analyses

V.1 Matériel

Les données d'un hydrophone sont déchargées et enregistrées sur un ordinateur de terrain via une communication *bluetooth* et le logiciel *VUE*. Cette étape de déchargement peut prendre plusieurs minutes, en fonction de la quantité de données enregistrées pendant la période de déploiement. Le simple déchargement des données et la reconfiguration de l'appareil ne nécessitent pas l'ouverture de l'appareil. Cependant, celle-ci est nécessaire pour le changement de la batterie.

Le déchargement des données conduit à la création de 3 fichiers :

- 2 fichiers de données de détections :
 - Un au format CSV,
 - Un au format VRL, utilisé pour l'import des données dans la base de données du logiciel VUE,
- Un fichier de diagnostic au format VRL.

Le fichier de données de détections au format VRL doit ensuite subir une correction temporelle avant son inclusion dans la base de données générale. Cette opération a pour but de corriger la dérive de l'horloge interne de l'appareil. Cette dérive est constante au cours de la période de déploiement, et mesurable grâce au décalage constaté avec l'horloge de l'ordinateur lors de la décharge des données. Cette mesure permet de déterminer le taux de dérive de l'horloge de l'appareil, et ainsi de corriger le timing des détections enregistrées.

La possibilité de l'enregistrement de fausses détections par les hydrophones, phénomène évoqué précédemment (cf III), entraine la nécessité d'une étape de filtration des données. Cette filtration est réalisée en deux étapes :

- Une première étape de filtration est basée sur la vraisemblance qu'une série de détection d'un code donné en un hydrophone donné soit issue d'un animal équipé d'un émetteur ou soit le produit d'interférences. Cette étape utilise un algorithme développé par VEMCO, le *FDA tool*, comparant le nombre d'intervalles courts et d'intervalles long entre les détections successives du code en question. Lors de la visite d'un site, un animal équipé d'un émetteur sera vraisemblablement détecté plusieurs fois par l'hydrophone dans un intervalle de temps réduit. Par opposition, un faux code issu d'interférence entre 2 émetteurs ou avec des bruits du milieu, aura une faible probabilité d'occurrence, et de telles détections seraient vraisemblablement espacées dans le temps.
- Une seconde étape manuelle de filtration intervient à partir du jeu de détections suspectes issu de l'algorithme FDA. Une série de détections identifiée comme suspecte par l'algorithme n'est pas nécessairement le produit d'un faux code. Elle peut être issue d'un animal ne passant que très brièvement à proximité des hydrophones du réseau. Ces séries de détections suspectes ont donc été classées par code et investiguées individuellement.
 - Tout d'abord, toutes les détections suspectes correspondant à des codes non déployés lors de cette étude ont été directement écartées.
 - Les détections issues de codes déployées ont été conservées si l'individu correspondant avait été détecté ou marqué dans la région en question (D'Entrecasteaux, Chesterfield, Noumea, Grand Lagon Nord)

Sur les 5 395 714 détections enregistrées entre Juillet 2015 et Décembre 2018, en excluant celles des émetteurs « test » et des émetteurs « sentinelles » (cf V.3), 1421 ont été jugées suspectes par

l'algorithme *FDA*. Parmi ces 1421 détections suspectes, 925 correspondaient à des codes non déployés lors du projet APEX. 426 détections suspectes de codes déployés et connus ont ensuite été filtrées par la 2^{nde} étape manuelle. 413 de ces 426 détections ont alors été jugées comme probablement issues d'un animal équipé. Les 13 restantes concernaient 6 codes déployés différents, et ont été éliminées du jeu de données. Certaines d'entre elles ne faisaient aucun doute car enregistrées avant la date de déploiement de l'émetteur.

Par ailleurs, 93 détections de 3 codes inconnus n'ont pas été jugées comme suspectes par l'algorithme *FDA*. Il s'est avéré que ces codes correspondaient à des animaux marqués en Australie, dont un requin tigre, *Galeocerdo cuvier*, et un grand requin blanc, *Carcharias carcharias*. Je ne dispose pas de plus d'informations quant au 3^{ème} code.

Une fois la base de données *VUE* à jour, un fichier CSV comportant les informations de toutes les détections enregistrées peut être exporté. L'intégralité des traitements postérieurs a été réalisée à partir de ce fichier, à l'aide du langage de programmation *R*.

V.2Performance des hydrophones

Chaque hydrophone enregistre quotidiennement 4 paramètres liés à leur performance de détection :

- Le nombre de détections reconnues comme valides par l'hydrophone et donc enregistrées : N_d
- Le nombre total de pulsations détectées dans la fréquence de 69kHz : N_p
- Le nombre d'intervalles entre ces pulsations reconnus comme intervalle de synchronisation : N_s (cf III)
- Le nombre de détections non validées par le processus de checksum : N_c (cf III)

Ces 4 paramètres peuvent être utilisés pour construire 2 métriques (Simpfendorfer et al. 2008):

- Le quotient de bruit, ou *noise quotient,* renseigne sur le niveau de bruit ambient en estimant le nombre de pulsations correspondant à des signaux issus d'émetteurs. Il est calculé en comparant le nombre de pulsation au nombre d'intervalles de synchronisation. Dans notre cas, un signal codé correspond à 8 pulsations, le quotient de bruit est donc calculé comme $N_p 8 \times N_s$. Une valeur positive de cet indice indique un environnement très bruyant. Une valeur négative indique la possibilité d'une forte incidence de collision de codes.
- L'efficacité de détection, ou code detection efficiency, renseigne sur la capacité de l'hydrophone à reconnaitre comme valide un signal émis. Il compare le nombre d'intervalles de synchronisation détectés au nombre de signaux effectivement enregistrés. La présence de nombreuses sources d'interférence peut être source d'une dissimilarité entre ces 2 paramètres. Il est calculé comme N_d/N_s.

Ces 2 métriques, calculées sur une base journalière, ont été analysées grâce à des modèles mixtes pour détecter les éventuelles variations de performance entre les appareils, entre les sites et au cours du temps (influence du mois de l'année, de l'âge du récepteur et de la durée depuis l'installation).

$$Performance = A.\cos(2\pi \frac{mois}{12}) + B.\sin\left(2\pi \frac{mois}{12}\right) + T_{depuis \ premier \ déploiement} + T_{depuis \ dernier \ déploiement} + N_{codes} + Exp + ID_{hydrophone}^* + ID_{site}^*$$

Avec des effets fixes :

- Le mois de l'année à valeur entre 0 et 11.

- *T_{depuis premier déploiement}* le temps écoulé depuis le premier déploiement de l'hydrophone, reflétant donc son âge.
- *T_{depuis dernier déploiement}* le temps écoulé depuis le dernier déploiement de l'hydrophone, reflétant donc le temps depuis le dernier changement de batterie et nettoyage de l'hydrophone.
- *N_{codes}* le nombre d'émetteurs détectés ce jour-là, un proxy du nombre d'émetteurs dont les signaux sont susceptibles de rentrer en collision.
- Exp une variable binaire indiquant si le site est exposé à la houle de vent dominant (= 1) ou non (= 0).

et des effets aléatoires (*) de l'identité de l'appareil (*ID*_{hydrophone}) et de l'identité du site de déploiement (*ID*_{site}).

Tableau 1. Ré	sultats du mo	dèle mixte su	ır le quotiei	nt de bruit.
---------------	---------------	---------------	---------------	--------------

Effets fixes	Coefficient	Err. Std.	χ^2	Ρ(> χ ²)	
(Ord. à l'orig.)	-1655,429	4087,133			
A _{mois}	-529,442	141,869	13,927	0,000	***
B _{mois}	-716,958	133,074	29,027	0,000	***
T _{premier_depl.}	-3,500	0,474	54,441	0,000	***
T _{dernier_depl.}	4,895	1,161	17,769	0,000	***
N _{codes}	36,583	117,928	0,096	0,756	
Exp	-7499,736	5693,999	1,735	0,188	
Effets aléatoires				Dev.	Std.
Hydrophone				2115	0,82
Site				2312	1,76
Résidus				1720	2,38

Tableau 2. Résultats du modèle mixte sur l'efficacité de détection.

Effets fixes	Coefficient	Err. Std.	χ^2	Ρ(> χ ²)	
(Ord. à l'orig.)	0,280	0,028			
A _{mois}	-0,008	0,001	49,883	0,000	***
B _{mois}	-0,010	0,001	94,534	0,000	***
T _{premier_depl.}	0,000	0,000	51,678	0,000	***
T _{dernier_depl.}	0,000	0,000	35,204	0,000	***
N _{codes}	0,022	0,001	570,756	0,000	***
Exp	0,045	0,048	0,880	0, <mark>34</mark> 8	
Effets aléatoires				Dev	Std
Hydrophone				(0,070

Hydrophone	0,070
Site	0,186
Résidus	0,131

Concernant le *quotient de bruit*, on peut remarquer une absence d'effet significatif de N_{codes} . Les effets du mois de l'année, de $T_{depuis \ premier \ déploiement}$ et de $T_{depuis \ dernier \ déploiement}$ sont significatifs mais de de faible amplitude (Figure 30).



Figure 30. Dépendance partielle du quotient de bruit aux variables explicatrices considérées.

Concernant l'efficacité de détection, on peut remarquer un effet important et significatif de *N*_{codes}. Le sens de la relation est cependant surprenant car une incidence des collisions de codes aurait résulté en une corrélation négative et non positive (Figure 31).



Figure 31. Dépendance partielle de l'efficacité de détection aux variables explicatrices considérées.

La principale conclusion de cette étude de performance est que, pour les 2 métriques, les effets aléatoires sont d'amplitude bien plus importante que les effets fixes. Ainsi, la majorité des variations de performance mesurées sont liées à des variations entre appareils et sites. Pour le quotient de bruit, les effets *ID*_{hydrophone} et *ID*_{site} sont d'amplitude similaire, tandis que pour l'efficacité de détection l'effet de *ID*_{site} est bien plus important.

Cette importante variabilité de performance entre les sites représente donc une source potentielle de biais de futures mesures liées à l'utilisation de l'espace par les individus. Ainsi, les coefficients des métriques de performance associées à chaque site ont par la suite été comparés à certaines de ces mesures pour vérifier une absence d'impact sur ces mesures (Annexe 1).

Ces coefficients ont également été comparés aux résultats des tests de distance de détectabilité décris dans la partie suivante (cf V.3.1). Ces comparaisons ont révélé une absence de corrélation entre performance et distance de détectabilité.

V.3Tests de détectabilité

Bien appréhender la distance à laquelle un individu peut être détecté par un hydrophone et les facteurs environnementaux susceptibles d'impacter cette distance est essentiel à l'interprétation future des données récoltées. Par exemple, Payne et al. (2010) mettent en garde contre les risques de mauvaise interprétation des données si l'on ne considère pas les variations temporelles de détectabilité. En effet, chez la seiche l'absence de contrôle temporel pourrait conduire à conclure à une plus faible activité la nuit. Cette conclusion est toutefois inversée si l'on tient compte de la plus faible détectabilité constatée la nuit, due à un bruit de fond biologique accru émis principalement par des crevettes et autres crustacés, plus actifs la nuit. Plusieurs études des facteurs impactant la détectabilité des systèmes de télémétrie acoustique ont été menées en récif corallien (How and de Lestang 2012; Welsh et al. 2012; Cagua et al. 2013; Huveneers et al. 2015) mais leurs résultats sont difficilement applicables à notre habitat (tombant externe de récif) et à notre région d'étude (Pacifique tropical). Il a donc été nécessaire de mettre en place plusieurs tests de détectabilité sur les hydrophones déployés au sein de notre réseau.

V.3.1 Tests de distance de détectabilité

L'objectif de ces tests est de déterminer la relation liant probabilité de détection et distance de l'émetteur au récepteur, ainsi que les variations de cette relation entre les sites d'étude. Ces tests ont été réalisés sur les sites du réseau, en prenant des mesures sur un transect perpendiculaire au trait du récif.

Travail de terrain

Chaque transect est défini par des points GPS préalablement enregistrés. Un transect consiste en 7 points placés sur un transect perpendiculaire au trait du récif, à des distances de 25, 50, 100, 150, 200, 250 et 300 m de l'hydrophone à tester. Un système constitué d'une bouée, d'un boute de 20m, d'un hydrophone contrôle, d'un émetteur « test » et d'un poids en plomb, est immergé en chacun de ces points pendant 3 minutes, temps nécessaire à l'émission d'une 20^{aine} de signaux. L'émetteur est activé avant chaque immersion pour profiter de la fréquence plus élevée d'émission pendant la 1^{ère} minute suivant l'activation, correspondant à un délai de 3 s entre chaque émission. Après cette durée, l'émetteur se cale sur un délai de 10 s entre chaque émission. Immédiatement après l'immersion du système, le moteur du bateau est coupé pour éviter toute interférence avec les bruits du moteur. Le système n'est alors plus relié au bateau, pour limiter sa dérive au cours des 3 minutes nécessaires à la mesure. Un point GPS de contrôle est enregistré à la pose et à la relève du système pour mesurer la

distance réelle à l'hydrophone installé, ainsi que pour vérifier que la dérive du système pendant l'intervalle de temps n'est pas trop importante. Ces points GPS permettent également l'enregistrement de l'heure exacte de pose et de relève, une variable essentielle à la suite des analyses pour l'identification des signaux émis.

Ces mesures sont prises immédiatement avant le changement de l'hydrophone testé et le déchargement de ses données, limitant ainsi l'incertitude temporelle liée au décalage de l'horloge interne de l'hydrophone.

Analyses

Les points GPS de pose et de relève en chaque point sont d'abord comparés pour contrôler la dérive des instruments lors de la mesure. Un point de mesure est supprimé si cette dérive est supérieure à 20 m. Si plus d'un point est supprimé sur un transect, le test en question n'est pas pris en compte.

En partant du principe que l'hydrophone contrôle a enregistré l'intégralité des signaux émis par l'émetteur « test », le nombre de ces signaux est comparé au nombre de signaux effectivement reçus par l'hydrophone installé sur le récif. Les heures exactes de pose et de relève en chaque point sont utilisées pour identifier les signaux émis et les signaux reçus. Il est alors important que les données des deux hydrophones, l'hydrophone étudié et l'hydrophone « contrôle », soient synchronisés. La correction du *time-stamp* par *VUE* lors de la décharge des données est ici particulièrement importante.

En chaque point de mesure, les nombres de signaux émis et reçus sont donc déterminés avec précision et permettent le calcul d'un ratio utilisé pour l'estimation de la probabilité de détection. Ce ratio est déterminé pour chaque point de mesure et donc pour chaque valeur de distance émetteur/hydrophone. Cette valeur de distance est déterminée entre l'emplacement de l'hydrophone étudié et le barycentre entre les 2 points GPS enregistrés. Ces mesures de ratio émis/reçus sont ensuite analysées grâce à l'emploi d'un modèle NLME (*Non Linear Mixed-Effect*), suivant la relation sigmoïde suivante :

$$P_d = 1 - \frac{1}{1 + exp(\frac{D_{50} - D}{s})}$$

, avec P_d la probabilité de détection, D la distance émetteur/hydrophone, D_{50} un paramètre indiquant la distance à laquelle 50% des signaux émis sont reçus, et s un paramètre lié à la pente de la sigmoïde. La variable « distance » est introduite comme ayant un effet fixe sur les paramètres D_{50} et s, tandis que la variable « site d'étude » est introduite comme ayant un effet aléatoire sur ces paramètres. Cet effet aléatoire permet de considérer les mesures répétées sur chaque hydrophone, qui dépendent de facteurs aléatoires tels que la performance de l'appareil et la configuration du mouillage.

Résultats

Trente-trois sites ont ainsi été analysés, totalisant un total de 231 mesures et permettant d'estimer les effets fixes des paramètres D_{50} à 175 m (SE = 8 m) et *s* à 43 (SE = 4). L'effet « aléatoire » de l'identité de la station permet d'estimer la variation des valeurs de D_{50} et *s* entre les stations (Figure 32). Il renseigne en effet une déviation standard de 40 m pour D_{50} , et 0.003 pour *s*. Les résultats du modèle sont consignés dans un tableau en Annexe 2).



Figure 32. Paramètres de la relation sigmoïde « probabilité de détection = f(distance) » pour chacun des sites testés.

Cette relative importante distance de détectabilité sur un transect récif/large est essentielle pour la bonne détection d'individus se déplaçant le long du récif. Elle permet d'expliquer la bonne capacité de notre réseau à détecter de tels passages, avec l'exemple notable des migrations enregistrées le long de la côte ouest de la Grande Terre et présentées au sein du chapitre 3.

V.3.2 Tests de variabilité temporelle de détectabilité

La présence de bruits d'origine biologique peut être la source d'une variabilité temporelle de détectabilité des signaux par les hydrophones. En effet, le cycle journalier de la vie d'un récif peut induire une variabilité dans l'activité des animaux produisant ces bruits, potentiellement source d'interférences sur la fréquence de 69 kHz. Cagua et al. (2013) ont en effet mis en évidence sur des récifs coralliens de la mer Rouge un fort impact du bruit biologique sur la détectabilité, associé à un important différentiel entre le jour et la nuit. L'activité nocturne de crustacés comme les crevettes-mantes (Odontodactylidae) et crevettes-pistolets (Alpheidae) est soupçonnée comme source de ce différentiel.

Pour estimer l'influence de phénomènes similaires sur nos récifs d'étude, la variabilité temporelle de détectabilité sur le réseau a été étudiée grâce au déploiement d'émetteurs dits « sentinelles ». Ces « sentinelles » sont des émetteurs classiques, identiques à ceux déployés sur les requins, installés de façon permanente sur le récif, à une distance fixe d'un hydrophone. Trois émetteurs de ce type ont été déployés sur le réseau, un en un site de Nouméa et les deux autres en deux sites de l'atoll de Surprise, à Entrecasteaux. Ces deux sites ont été choisis pour identifier une éventuelle différence entre site abrité et site exposé aux vents dominants.

Les « sentinelles » ont dans un premier temps été placées à une distance d'environ 30 à 50 m de l'hydrophone. Dans un second temps, les émetteurs ont été éloignés à une distance d'environ 100 m.

Dans les 2 cas, leur position a été enregistrée grâce à un point GPS pour la détermination postérieure de la distance exacte.

Analyses

Périodicité

Des analyses de Fourier ont d'abord été implémentées pour détecter d'éventuels cycles périodiques de détectabilité. Pour cela, les détections en chacun des sites ont d'abord été classées dans des intervalles horaires. Une série temporelle horaire de nombre de détections enregistrées par l'hydrophone a ainsi été obtenue pour chacun des 3 sites. Un périodogramme a ensuite été construit à partir de chacune de ces séries temporelles, permettant l'identification d'éventuels cycles périodiques (Figure 33). La fonction *periodogram* du package *TSA* a été utilisée pour cette analyse.



Figure 33. Périodogrammes calculés à partir des tests « sentinelle » à courte distance.

Ces périodogrammes ne mettent en évidence aucun cycle périodique dans la densité de détection.

A plus longue distance, les périodogrammes mettent en évidence 3 cycles périodiques, d'une longueur d'onde de 24 h, 12 h et 8 h (Figure 34).



Figure 34. Périodogrammes calculés à partir des tests « sentinelle » à longue distance.

Identification des patrons journaliers de détectabilité

La périodicité de 24 h fait tout d'abord penser au cycle jour-nuit et à un impact de bruits d'origine biologique, mais pourrait également être lié au régime de vent existant en Nouvelle-Calédonie. La périodicité à 12 h fait penser au cycle des marées ou au cycle crépusculaire (aube-crépuscule vs. jour-nuit). L'impact de ces différents facteurs sur la détectabilité a donc été investigué.

Influence du bruit biologique

L'activité biologique sur un récif pouvant varier en fonction du cycle jour/nuit, mais aussi en fonction de la phase de la lune, les liens entre ces 2 variables et la densité de détection a été analysée au sein d'un modèle linéaire pour chacun des 3 sites.

Pour chaque jour, les détections ont été classées dans 4 fuseaux, jour, nuit, aube et crépuscule, en fonction de leur timing par rapport aux heures de coucher et de lever de soleil. Des fenêtres d'une heure de part et d'autre des heures de lever et de coucher de soleil ont été utilisées pour déterminer les fuseaux aube et crépuscule (une heure avant le lever du soleil pour l'aube, une heure après le

coucher du soleil pour le crépuscule). Ces heures ont été déterminées en chacune des trois positions géographiques et en chaque jour de la période de surveillance grâce au package *StreamMetabolism*. Ces nombres de détections ont ensuite été standardisés par la durée de chacun de ces 4 fuseaux pour obtenir une densité de détection. La phase de la lune a également été calculée en chaque jour de la période de surveillance grâce au package *lunar*.

Un modèle linéaire a ensuite été construit pour déterminer l'influence du fuseau et de la phase de la lune sur la densité de détection.

Les modèles ont révélé une absence d'influence de la lune et de l'heure de la journée sur la densité de détections pour les tests à courte distance, comme le suggérait l'absence de cycles temporels mise en évidence par les périodogrammes (Annexe 3).

Pour les tests à longue distance, les modèles ont révélé une densité de détection significativement plus faible la nuit, à l'aube et au crépuscule pour les trois sites (Figure 35).



Figure 35. Plot des coefficients des modèles de densité de détection pour chacun des 3 tests « sentinelle » à longue distance.

La phase de la lune a un impact significatif sur la densité de détection aux deux sites d'Entrecasteaux. Une densité de détection plus faible est constatée lors de la nouvelle lune, et également lors de la lune montante pour le site exposé d'Entrecasteaux. Cependant, cet effet est assez faible, inférieur à 10%.

On retrouve pour les trois sites des densités de détection moins importantes à l'aube et au crépuscule, ainsi que pendant la nuit. Cet effet est particulièrement important pour la station exposée d'Entrecasteaux, avec des densités de détections jusqu'à 44% moins importantes que pendant la journée (pour le crépuscule).

Pour illustrer le phénomène, la Figure 36 affiche les heures journalières des détections de l'émetteur « sentinelle » par l'hydrophone du site exposé d'Entrecasteaux.



Entrecasteaux (windward) - 107 m from hydrophone

Figure 36. Détections de l'émetteur « sentinelle » au site exposé d'Entrecasteaux lors du test à longue distance. Chacun des points rouges représente la date et l'heure de la journée d'une détection de l'émetteur sentinelle (en réalité une détection sur 10 est affichée ici pour des raisons de temps de génération de la figure). Les lignes noires définissent les heures de lever et de coucher du soleil tandis que les lignes grises représentent les heures délimitant l'aube et le crépuscule (respectivement une heure avant et après le lever et le coucher du soleil). La période de Juillet à Novembre 2017 correspond à la période où la plupart du réseau d'Entrecasteaux a été démobilisée.

La réception des signaux semble donc être variable au cours d'une journée lorsque l'émetteur n'est pas à proximité immédiate de l'hydrophone. Il faudra donc tenir compte de ce biais pour l'étude du comportement des requins à fine échelle temporelle.

Influence du vent

Le vent est une source potentielle d'altération de la détectabilité des signaux acoustiques, via le bruit des vagues générées par ce vent ou via la mise en suspension de bulles d'air dans la colonne d'eau (Gjelland and Hedger 2013). Or, la Nouvelle Calédonie est soumise à un régime de vents particulier dont la périodicité pourrait également être responsable du cycle journalier dans la détectabilité des signaux, mise en évidence précédemment. En effet, les vents dominants dans la région, appelés alizés (*trade winds*), sont des vents soufflant depuis le Sud-Est, se levant la journée, faible dans la matinée puis se renforçant pour atteindre une vitesse maximale entre 14 et 17h, puis décroissant progressivement avant la tombée de la nuit. Ce régime présente également une composante saisonnière, avec une fréquence d'alizés plus importante pendant la saison chaude que pendant la saison fraiche (Pesin et al. 1995).

Pour évaluer l'éventuel impact de ces alizés sur la détectabilité des signaux acoustiques, les données issues des tests à longue distance sur les trois sites de déploiement d'émetteur « sentinelle » ont été utilisées pour modéliser le nombre de détection par heure en fonction de la saison (fraiche vs. chaude) et de l'heure de la journée. Ainsi, le modèle suivant a été implémenté pour chacun des trois tests :

$$N_{detec} \sim Saison * \left[A.\cos(2\pi \frac{h}{24}) + B.\sin(2\pi \frac{h}{24})\right]$$
(1)

Avec:

- N_{detec} : le nombre horaire de signaux détectés,
- Saison : la saison pouvant prendre 2 valeurs possibles :
 - La saison fraiche ou saison des alizés légers, d'Avril à Septembre
 - La saison chaude ou saison des alizés, d'Octobre à Mars
- *h* : l'heure de la journée (à valeur entre 0 et 23).
- A et B : les coefficients des composantes cosinus et sinus de l'heure de la journée. Ainsi, la valeur de A différencie la nuit et le jour, tandis que la valeur de B différencie la matinée (entre 0 et 12h) de la soirée (entre 12h et 0h). Une valeur de A significativement positive indique un plus grand nombre de détections la nuit. Une valeur de B significativement positive indique un plus grand nombre de détections entre 0 et 12 h.

Les résultats de ce modèle indiquent pour chacun des 3 sites un effet significatif de l'interaction entre *Saison* et *A*, indiquant une détectabilité moindre pendant la nuit, et d'autant plus en saison des alizés (Annexe 4). Ce résultat est particulièrement accentué pour le site exposé d'Entrecasteaux (Figure 37).



Figure 37. Visualisation des prédictions du nombre de détections en fonction de l'heure de la journée issues du modèle (1). Les prédictions pour la saison des alizés faibles, ainsi que les intervalles de confiance à 95%, sont affichés en orange. Les prédictions pour la saison des alizés forts sont affichées en rouge.

Ces résultats sont en contradiction avec l'idée d'un impact négatif du vent sur la détectabilité des signaux. En effet, dans un tel cas il aurait été attendu une détectabilité moindre pendant la journée et la saison des alizés. Cette détectabilité moindre observée pendant la nuit pourrait être plutôt liée à l'incidence de bruits biologiques, comme mis en évidence précédemment.

Cependant, afin d'étudier plus précisément l'impact du vent, des données horaires d'observation de vent ont été utilisées pour modéliser le nombre de détections horaires au sein des 3 sites de déploiement de sentinelles (tests à longue distance). Les données d'observation de vent ont été récupérées auprès de Météo France (https://publitheque.meteo.fr) et consistent en une vitesse et une direction moyenne horaire enregistrées en des stations proches des sites d'étude (station de l'ilot Surprise, localisée à 1 et 17 km des 2 sites d'Entrecasteaux ; station de l'ilot Amédée, localisée à 15 km du site de Nouméa). Ainsi, le modèle linéaire suivant a été implémenté pour chacun des 3 sites d'étude.

$$N_{detec} \sim Vitesse * A. \cos(angle_{incidence})$$
 (2)

Avec:

- angle_{incidence}: l'angle d'incidence du vent par rapport à la perpendiculaire au récif, en radians (Annexe 5). Ainsi, cos(angle_{incidence}) est positif si le site est exposé au vent et négatif si le récif protège le site du vent. Cette valeur est maximale ou minimale (= 1 ou -1) si la direction du vent est perpendiculaire à celle du récif.
- Vitesse : la vitesse du vent en noeuds.

Les modèles construits pour les 3 sites n'ont pu expliquer qu'une très faible proportion de la variance du nombre de détection (R²<0.02), suggérant ainsi que la vitesse du vent et sa direction par rapport au récif n'a que peu d'incidence sur la détectabilité des signaux. Ainsi, le meilleur modèle est celui du site exposé d'Entrecasteaux, avec un R² ajusté de 0.024 et pour lequel les effets de la vitesse du vent et de l'angle d'incidence sont significatifs (mais pas leur interaction, Annexe 6).

Il est surprenant de constater que le modèle prédise une meilleure détectabilité quand le vent est fort (Figure 38). L'effet de l'angle d'incidence est quant à lui attendu, une plus faible détectabilité quand le vent arrive face au récif (cos(angle_{incidence}) > 0). Malgré ces effets significatifs, la conclusion majeure reste que la proportion de variance expliquée par le modèle est très faible.



Entrecasteaux (exposé) - 107 m de l'hydrophone

Figure 38 Visualisation des prédictions du nombre horaire de détections en fonction de la vitesse du vent et de son angle d'incidence sur le récif. Ces prédictions sont issues du modèle (2) concernant le test à longue distance du site exposé d'Entrecasteaux.

Les résultats issus des modèles (1) et (2) ne suggèrent donc pas que le vent ait une incidence majeure sur la détectabilité des signaux.

Influence de la marée

L'existence du pic à 12 h chez les tests à longue distance pourrait être liée à un impact du cycle des marées. Un modèle linéaire a donc été construit pour déterminer l'influence de la phase de la marée (montante vs. descendante) sur le nombre horaire de détections. Ces modèles ont montré un effet faible mais significatif de la phase de la marée au site exposé d'Entrecasteaux et au site de Nouméa (Annexe 7 et Figure 39). Ces modèles n'ont cependant permis d'expliquer qu'une très faible proportion de la variance du nombre de détection (R² = 0.005 au maximum, pour le site de Nouméa).



Figure 39. Plot des coefficients des modèles sur le nombre horaire de détections en fonction de la phase de la marée.

L'effet de la marée sur la détectabilité des signaux semble donc faible. Il est donc peu probable que le cycle des marées soit responsable du pic à 12 h observé sur les périodogrammes. De plus, il n'a pas été observé de corrélation entre détectabilité et phase de la marée au site abrité d'Entrecasteaux. Le pic à 12 h est plus vraisemblablement lié au cycle crépusculaire (cf V.3.2 - « influence du bruit biologique »).

Conclusion

Ces résultats traduisent l'existence d'une variabilité temporelle de détectabilité à l'échelle sousjournalière. L'analyse du comportement de l'utilisation de l'espace par les requins devra donc tenir compte de cette variabilité. Les mesures de comportement basées sur des données journalières ne sont pas supposées être impactées par de tels biais de détectabilité (résidence, fidélité, domaine vital, cf V.4). Par contre, il faudra être attentif pour les mesures basées sur des données horaires (cf V.4.2). Dans de tels cas, l'analyse de données horaires de présence/absence, plutôt que de nombres horaires de détections, peut être une solution pour diminuer l'impact de ce biais.

V.4Analyses des données issues des émetteurs déployés sur les requins

La présence d'un individu en un site donné et dans une fenêtre temporelle donnée est déterminée si au moins une détection a été enregistrée en ce site et dans cet intervalle de temps. Traditionnellement, cette présence est déterminée dans le cas de la détection d'au moins 2 signaux dans cette fenêtre spatio-temporelle afin d'éviter la prise en compte de faux signaux (cf III). Cependant ici, le filtrage de ces faux signaux en amont (cf V.1) est ici jugé comme suffisamment juste pour considérer toute détection enregistrée comme valide.

Ainsi, la synthèse des données individuelles de détections en données de présence/absence sur une grille temporelle (e.g. horaire ou journalière) permet d'atténuer l'influence des biais liés aux variations de détectabilité temporelles et inter-sites. En effet, l'utilisation d'une grille temporelle suffisamment large par rapport au délai entre l'émission de 2 signaux garantit l'enregistrement d'au moins un signal si l'animal est effectivement présent à proximité de l'hydrophone pendant cet intervalle de temps, et ce quel que soit le niveau de détectabilité par l'hydrophone, dans une certaine mesure. Plus cette grille temporelle utilisée est large, moins la probabilité de détection d'un animal dépend du niveau de détectabilité par l'hydrophone.

Les émetteurs utilisés ici présentant un délai d'environ 60 s entre 2 signaux, il est attendu l'émission de 60 signaux pendant un intervalle de temps d'une heure, et de 1440 pendant un intervalle de temps d'une journée. Si l'animal reste a portée d'un hydrophone pendant ces intervalles de temps, il est probable qu'au moins une détection soit enregistrée, et sa présence validée. Cette probabilité est moins affectée par le niveau de détectabilité que ne le serait un nombre de détections enregistrées pendant cet intervalle de temps.

V.4.1 Importance du site de marquage

Les 154 requins gris marqués dans le cadre du projet ont conduit à un nombre de 5 311 351 détections au sein du réseau. 5 094 512 de ces détections ont été enregistrées au niveau du site de marquage de l'individu, représentant ainsi 96% du nombre total.

Concernant les 32 requins pointe-blanche marqués, le site de marquage représente 88% des détections (66 760 sur les 75 715 détections). Le site de marquage représente donc une importante source de données permettant d'étudier les aspects temporels de la fréquentation du récif par les requins.

V.4.2 Analyses temporelles

Fidélité à long-terme

La fidélité d'un animal pour son site de marquage est ici considérée comme sa tendance à fréquenter ce site sur de longues échelles temporelles, par exemple en y revenant après une longue période d'absence. Ainsi, cette tendance a été mesurée comme la durée entre le marquage de l'individu et sa dernière détection en ce site. Cet indice ayant une distribution bimodale de part et d'autre d'un an et demi, les individus ont été classés en 2 catégories, les fidèles au site et les non-fidèles, en fonction de l'appartenance à un mode ou l'autre (Figure 40).





Résidence

La notion de résidence en un site concerne une échelle temporelle plus réduite : elle traduit la tendance d'un individu à fréquenter un site de façon régulière, par exemple journalière. Ici, l'analyse de la résidence des individus en leur site de marquage est basée sur une métrique largement utilisée en télémétrie acoustique : l'indice de résidence ou RI pour *Residency Index*. Cet indice est calculé à partir de données de présence/absence mesurées sur une grille journalière. Il est calculé comme la proportion de jours où l'individu a été détecté par rapport à la durée totale de surveillance.

Ici, cet indice a été calculé par rapport à la période de présence effective de l'animal en son site de marquage (sa période de fidélité), et non par rapport à la durée totale de surveillance de l'animal. Ceci a ainsi permis de mieux différencier les notions de résidence et de fidélité, un individu pouvant être résident en un site sur une courte échelle temporelle (s'il n'est pas fidèle à ce site).

Variations temporelles de fréquentation du récif

Des analyses de Fourier ont été entreprises pour identifier d'éventuels cycles périodiques dans la fréquentation des sites de marquage. Pour chaque individu, la série horaire de présence/absence en ce site a été utilisée pour construire un périodogramme.

Dans un premier temps, la présence de pics sur chaque périodogramme a été identifiée de façon automatique (Figure 41). Pour cela, le spectre issu du périodogramme est d'abord lissé en ajustant une courbe lissée cubique (cubic smooth splines). A partir de cette courbe lissée, les pics peuvent être identifiés de la façon suivante :

- L'axe des abscisses est séparé équitablement en 50 intervalles chevauchants.
- En chacun de ces intervalles, un maximum est recherché par optimisation unidimensionnelle, en utilisant la fonction *numDeriv::optimize*.
- La pente de la fonction spline peut alors être calculé en ce maximum, si la valeur absolue de celle-ci est inférieure à un seuil t, ce maximum est validé (si le maximum est trop proche d'une extrémité de l'intervalle, la pente peut être non nulle, indiquant que le maximum sur l'intervalle n'est pas un maximum local). La valeur de x correspondant au pic identifié est alors conservée.





Figure 41. Identification des pics issus du périodogramme des données horaires de présence/absence d'un individu en son site de marquage.



Pour chaque individu, les valeurs de pics sont alors enregistrées et comparées (Figure 42).

Figure 42. Visualisation des pics identifiés sur les périodogrammes des données horaires de présence/absence de tous les individus marqués.

Des pics à 24 h, 12 h et 8h sont observés pour de nombreux individus.

Cette méthode de détection automatique de pics n'étant pas parfaitement fiable, les périodogrammes ont ensuite été individuellement analysés visuellement pour déterminer la présence ou non de pics à 24 h et 12 h.

Ces valeurs de 24 h et 12 h font respectivement penser au cycle journalier et au cycle crépusculaire. Concernant le pic à 12 h, un lien le cycle des marées est aussi envisagé. Pour chaque individu, trois modèles de régression logistique ont donc été construits pour estimer l'impact des cycles journaliers, de marées et d'aube-crépuscule sur la probabilité de présence horaire.

$$\log \frac{p}{1-p} \sim A. \cos(2\pi \frac{h}{24}) + B. \sin(2\pi \frac{h}{24})$$
 (1)

, avec *p* la probabilité de présence et *h* l'heure de la journée (à valeur entre 0 et 23).

$$\log \frac{p}{1-p} \sim A. Phase_{mar\acute{e}e}$$
(2)

, avec *Phase_{marée}* une variable binaire codant la phase de la marée : montante ou descendante. Une valeur de *A* positive indique une plus forte probabilité de présence pendant la marée descendante.

$$\log \frac{p}{1-p} \sim A. \, Dawndusk \tag{3}$$

, avec *Dawndusk* une variable binaire codant si le fuseau horaire recouvre ou non l'aube ou le crépuscule, défini comme indiqué dans la partie V.3.2 - « influence du bruit biologique ». Une valeur de *A* positive indique une plus forte probabilité de présence pendant l'aube et le crépuscule.

Les données concernant la phase de la marée ont été obtenues à partir de sorties du modèle global d'inversion des marées TPXO7 (http://volkov.oce.orst.edu/tides/TPXO7.2.html) en chacune des 4 régions d'études (Entrecasteaux, Noumea, GLN et Chesterfield). Ces sorties de modèles fournissent un niveau d'eau sur une grille temporelle de 30 minutes de résolution. Ces données ont ensuite été extrapolées sur une grille temporelle d'une minute de résolution à l'aide de courbes lissées cubiques. La détermination de la pente de cette courbe en toute minute de la période considérée a permis l'identification de la phase de marée correspondante, classifiée en deux catégories, marée montante pour une pente positive et marée descendante pour une pente négative.

Modèle (1) :

Le signe des valeurs estimées des paramètres *A* et *B* permettent de déterminer la tendance d'un individu à fréquenter le récif préférentiellement à une période spécifique de la journée (Figure 43).



Figure 43. Exemple de 4 individus présentant une fréquentation différentielle du récif pendant la journée. Pour chacun des 4 individus, le graphe de gauche représente les heures des détections le long de la période de surveillance, la nuit étant représentée par les zones grisées ; le graphe de droite présente les prédictions du modèle (1) pour chaque heure de la journée. L'axe des ordonnées est un axe relatif, indiquant les probabilités relatives d'observer l'individu à l'heure de la journée correspondante (extérieur du cercle : plus probable). La bande rouge représente l'intervalle de confiance à 95% de la prédiction.

Modèle (2) :

Pour la plupart des individus, le modèle n'a pas été jugé significatif et une valeur de 0 a été estimée pour le coefficient. De plus, pour le reste des individus, la répartition des valeurs estimées est équilibrée autour de 0 (Figure 44). Ces résultats indiquent donc une absence de tendance générale à fréquenter les sites préférentiellement durant une phase de marée ou l'autre.



Valeur estimée du coefficient du modèle (2)

Figure 44. Histogramme des valeurs estimées des coefficients de la régression logistique de la probabilité de présence en fonction de la phase de la marée. Une valeur négative indique une plus forte probabilité de présence pendant la marée descendante, une valeur positive indique une plus forte probabilité de présence pendant la marée montante et une valeur nulle indique une absence de tendance particulière par rapport à la marée.

Cependant, au niveau individuel, la fréquentation préférentielle du site pendant une marée ou l'autre est possiblement responsable du cycle de 12 h observé à partir des périodogrammes. En effet, il a été constaté une corrélation significative entre valeur absolue du coefficient et présence d'un pic à 12 h (Wilcoxon test p-value = $1.2 \ 10^{-4}$) : les individus présentant un pic à 12 h présentent également une valeur de coefficient différente de 0.

Modèle (3) :

Pour la plupart des individus, le modèle prédit une plus faible probabilité de présence pendant l'aube et le crépuscule (Figure 45). Cette tendance peut être due à la plus faible détectabilité observée à ces heures-là (cf partie V.3.2) ou à un comportement particulier, par exemple une activité de chasse accrue entrainant un éloignement des individus par rapport à l'hydrophone.



Valeur estimée du coefficient du modèle (3)

Figure 45. Histogramme des valeurs estimées des coefficients de la régression logistique de la probabilité de présence en fonction de la phase de la journée (jour-nuit vs aube-crépuscule). Une valeur négative indique une plus forte probabilité de présence pendant l'aube et le crépuscule, une valeur positive indique une plus forte probabilité de présence pendant la journée et la nuit.

Cependant, cette influence de l'aube et du crépuscule ne semble pas être responsable du cycle de 12 h observé à partir des périodogrammes. En effet, il n'a été constaté aucune corrélation entre présence d'un pic à 12 h et valeur estimée du coefficient du modèle. Ceci est peut-être dû au fait que l'aube et le crépuscule ne sont pas séparés par une durée exacte de 12 h tout au long de l'année (durée moyenne de la journée de 12 h 06 min, avec une déviation standard de respectivement 45 et 58 min aux sites le plus au nord [-17.96°] et plus au sud [-22.64°] du réseau).

V.4.3 Analyses spatiale : utilisation de l'espace

Caractéristiques du réseau

L'habitat constitué par la pente externe récifale représentant l'habitat préférentiel des requins gris (Field et al. 2010; Lea et al. 2016; Juhel et al. 2017), une grande partie des déplacements des animaux est supposée se produire dans cet habitat. Le réseau acoustique a donc été conçu pour surveiller cet habitat uniquement. La configuration linéaire de cet habitat facilite également la détection des animaux s'y déplaçant. En effet, si l'on considère deux points A et B d'un habitat et la position d'un hydrophone entre ces deux points, le trajet entre les points A et B a plus de chances de croiser la position de l'hydrophone si l'habitat est linéaire que s'il a une configuration en 2 dimensions. Cette forte probabilité de détection est mise en évidence par les migrations enregistrées le long de la côte ouest de la Grande Terre (chapitre 3), parfait exemple de déplacement à grande échelle d'un point A à un point B. Les individus migrateurs ont été quasi systématiquement détectés par les hydrophones des sites intermédiaires.

Cette caractéristique linéaire du réseau apporte également l'opportunité de simplifier les techniques d'analyses spatiales, en utilisant des métriques unidimensionnelles plutôt que les traditionnelles métriques bidimensionnelles. Bien que plus simples dans leur principe, de tels outils d'analyse unidimensionnelle ne sont pas répandus et ont donc nécessité un travail de développement dans le cadre de cette thèse. Ce développement a souvent consisté en l'adaptation d'outils d'analyse existants.

Linéarisation des systèmes récifaux d'étude

La première étape nécessaire à l'utilisation d'outils d'analyse unidimensionnelle est de linéariser les systèmes récifaux étudiés. Cette linéarisation consiste en la transformation d'un système à géométrie pseudo-linéaire, i.e. l'ensemble des habitats de pente externe couverts par le réseau acoustique, en un système référencé de lignes et de courbes.

Ainsi, chaque site de déploiement d'hydrophone a été relié à son plus proche voisin par une courbe suivant le pourtour du récif externe, selon la méthodologie illustrée par la Figure 46.

L'habitat de la pente externe du récif barrière a été identifié grâce aux données de typologies récifales spatialisées du Millenium Coral Reef Mapping Project (Andréfouët et al. 2004; unités géomorphologiques de niveau 4 : passe, passe peu profonde/platier récifal ennoyé, front récifal). Ensuite, un raster de résolution 0.001° a été construit d'après cet habitat sélectionné, avec une valeur de 1 ou 0 selon la présence ou non de l'habitat, auquel a été ajouté un tampon de largeur 0.001° pour combler d'éventuels trous (Step 3). Ce raster a servi de support pour utiliser la fonction *gdistance::ShortestPath* et définir le plus court chemin reliant chaque paire de sites adjacents, en passant uniquement par l'habitat sélectionné (Step 4). Ainsi, l'intégralité des systèmes récifaux d'étude est représentée par une courbe géo-référencée de résolution 0.001° (panneau inférieur).



Figure 46. Linéarisation du système récifal d'étude.

Estimation du domaine vital

Une distribution d'utilisation (UD) est une distribution spatialisée de probabilité de présence d'un animal, elle permet de déterminer la probabilité de trouver l'animal en tout point de l'espace. Cette densité d'utilisation permet notamment d'identifier le domaine vital d'un animal : la zone où il est le plus probable de le trouver. En prenant un seuil T (i.e T = 95%), la distribution d'utilisation permet le tracé d'un contour de densité (density contour), c'est-à-dire un contour dans lequel on a une probabilité T de trouver l'animal.

Différentes méthodes statistiques permettent d'estimer cette distribution de probabilités spatialisée à partir des positions connues enregistrées de l'animal. Deux méthodes ont été investiguées : l'estimation par densité de noyaux (*Kernel Density Estimation*) et le modèle de mouvement par ponts browniens (*Brownian Bridge Movement Model*). Ces deux méthodes ont été construites ou adaptées pour estimer la distribution de probabilités sur une seule dimension : l'abscisse curvilinéaire représentant la pente externe récifale, précédemment définie.

Méthode par densité de noyaux

Soit *f* la fonction de densité de la loi de probabilité de présence d'un animal, et { $x_1, x_2, ..., x_n$ } *n* positions enregistrées de l'animal, c'est à dire *n* échantillons de cette loi de probabilité. L'objectif est d'estimer cette fonction *f*, via un estimateur appelé *kernel density estimator* et noté \hat{f} . Cet estimateur est de la forme :

$$\hat{f}_h(x) = \frac{1}{n.h} \sum_{i=1}^n K(\frac{x - x_i}{h})$$

, avec *K* une fonction appelée noyau et *h* un paramètre de lissage appelé *bandwidth*. La fonction noyau la plus couramment utilisée est la densité de la distribution normale :

$$K(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-x^2}$$

Le choix du paramètre *h* influence fortement le résultat et peut être estimé à partir des observations de positions de l'animal. La méthode la plus simple, dite méthode de référence, considère la fonction *f* comme gaussienne. La valeur optimale de *h* dépend alors uniquement du nombre *n* d'observations et de leur déviation standard σ , selon la formule suivante :

$$h_{ref} = \frac{\sigma}{\sqrt[6]{n}}$$

Dans le cas de fonctions f n'ayant pas une forme gaussienne, il est préférable d'utiliser la méthode LSCV (*Least Squares Cross-Validation*), qui cherche à minimiser l'erreur entre f et \hat{f} . Pour cela, une fonction intermédiaire appelée *CV* est utilisée, et la valeur h_{lscv} sélectionnée est la valeur de h qui la minimise:

$$CV(h) = \frac{1}{\pi . h^2 . n} + \frac{1}{4 . \pi . h^2 . n^2} . \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (e^{-\frac{d^2 i j}{4 . h^2}} - 4 . e^{-\frac{d^2 i j}{2 . h^2}})$$

, avec d_{ij} la distance entre les points x_i et x_j .

Une autre solution a été envisagée ici, plus adaptée au cadre de l'étude. Les positions enregistrées ne pouvant prendre valeur qu'en les sites d'ancrage des hydrophones, une valeur de *h* peut être choisie de telle façon à ce que chaque point médian entre hydrophones adjacents visité ait une valeur de probabilité de présence équivalent à la moyenne des valeurs en ces deux hydrophones. Le détail du raisonnement est disponible en Annexe 8 mais ceci revient à chercher la valeur de *h* permettant de minimiser l'erreur suivante :

$$\sum_{m \in \Omega} (\hat{f}_h(m) - \frac{\hat{f}_h(H_1) + \hat{f}_h(H_2)}{2})^2$$

Avec :

- Ω l'ensemble des points médians m entre hydrophones adjacents visités
- UD(H₁) et UD(H₂) les valeurs de distribution d'utilisation au niveau des hydrophones H₁ et
 H₂: les hydrophones encadrant chaque point médian m.

Dans un cadre d'étude visant à comparer les valeurs d'UD entre individus, une même valeur de *h* peut être utilisée pour tous les individus. Ainsi, en télémétrie acoustique, cette valeur peut-être choisie

comme la moitié de la distance moyenne entre deux hydrophones (communication personnelle, Simon Benhamou).

Méthode par modélisation de ponts browniens

A la différence de la méthode d'estimation par densité de noyaux, cette méthode inclut l'information temporelle des positions enregistrées pour l'estimation de la distribution de probabilité. Cette méthode permet d'estimer en tout instant la distribution spatiale de probabilité de présence d'un individu, en fonction des deux positions enregistrées encadrant cet instant considéré. Cette méthode utilise donc la trajectoire de l'individu, donc non seulement l'ensemble des positions enregistrées, mais également les délais temporels entre chacune de ces positions enregistrées (Figure 47).

La trajectoire d'un individu est utilisée pour estimer sa DU. Les observations pour cet individu ne consistent pas seulement en l'ensemble des positions enregistrées { $x_1, x_2, ..., x_n$ }, mais également en l'ensemble des délais temporels { $T_1, T_2, ..., T_{n-1}$ } entre chaque position successive. Ainsi, pour tout instant *t* de la période de surveillance, la probabilité de présence de l'individu est estimée à partir de la position des deux observations encadrant cet instant, avec une incertitude d'autant plus grande que ces observations sont éloignées dans le temps de cet instant *t*.

Soit deux positions x_i et x_{i+1} séparées par un délai temporel T_i , la densité de probabilité φ en cet instant est considérée comme suivant une loi normale de paramètres $\mu(t)$ et $\sigma(t)$:

$$\varphi(t) \sim N(\mu(t), \sigma(t))$$
$$\varphi(x, t) = \frac{1}{\sigma(t) \cdot \sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{1}{2}(\frac{x - \mu(t)}{\sigma(t)})^2}$$

 $\mu(t)$ et $\sigma(t)$ sont déterminés de la façon suivante :

μ(t) : position moyenne attendue en l'instant t, en considérant un déplacement linéaire de vitesse constante entre les positions x_i et x_{i+1}.

$$\mu(t) = x_i + \frac{t}{T_i}(x_{i+1} - x_i)$$

- $\sigma(t)$: proportionnel au délai séparant *t* d'une position connue (t_i ou t_{i+1}).

$$\sigma(t) = \frac{t(T_i - t)}{T_i} \cdot \sigma_m$$

, avec σ_m un paramètre spécifique à la trajectoire, appelé *bmv* pour *brownian motion variance*. Ce paramètre détermine l'incertitude quant au positionnement de l'individu, en fonction de la sinuosité des mouvements de cet individu.

Sur l'intervalle de temps T_i , la densité de probabilité de présence f_i vaut donc :

$$\hat{f}_i(x) = \frac{1}{T_i} \cdot \int_0^{T_i} \varphi(x, t) \cdot dt$$

Pour obtenir la densité totale f de la DU, sur la totalité de la période de surveillance, une moyenne des f_i est utilisée :

$$\hat{f}(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} \hat{f}_i(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} \frac{1}{T_i} \cdot \int_{0}^{T_i} \varphi(x, t) \cdot dt$$

Là encore, le choix du paramètre σ_m influence fortement le résultat. Ce paramètre peut être estimé à partir d'un sous-échantillon de la trajectoire. Cette sous-trajectoire est constituée d'une position sur deux de la trajectoire complète, par exemple les observations impaires, et permet d'estimer σ_m par maximum de la vraisemblance d'observer les positions paires.

Ainsi, pour deux observations (x_i , t_i) et (x_{i+2} , t_{i+2}), il est possible d'estimer la position théorique de l'individu à l'instant t_{i+1} . On peut ainsi calculer une erreur ε_{i+1} entre cette position théorique $x_{i+1, th}$ et la position observée $x_{i+1, obs}$. Pour une valeur de σ_m , la probabilité d'observer cette erreur ε_{i+1} vaut :

$$P(\varepsilon_{i+1}) = \frac{1}{\sigma(t_{i+1}) \cdot \sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{\varepsilon_{i+1}}{\sigma(t_{i+1})}\right)^2}$$

Avec $\varepsilon_{i+1} = x_{i+1, obs} - x_{i+1, th} et \sigma(t_{i+1}) = \frac{t_{i+1}(T_i + T_{i+1} - t_{i+1})}{T_i + T_{i+1}} \cdot \sigma_m$

La vraisemblance des observations paires, sachant σ_m vaut donc :

$$L(\sigma_m) = \prod_{i \text{ impairs}} P(\varepsilon_{i+1})$$

La minimisation de cette fonction de vraisemblance permet d'estimer la valeur de σ_m .



Figure 47. Modélisation des déplacements en ponts browniens (Brownian Bridge Movement Model). Le modèle BBMM permet de calculer une probabilité de présence en tout point de l'espace (ici illustré sur un espace 2D et non 1D) à partir d'une trajectoire. Il est ensuite possible de déterminer le domaine vital de l'individu en calculant le contour dans lequel on a 95% de chance de trouver l'animal.

Méthode par identification des portions de récif visitées

Une 3^{eme} méthode d'estimation de domaine vital a été développée ici, permettant de s'affranchir de l'estimation de paramètres individuels tels que σ_m et *h*. Cette méthode consiste en l'identification de portions linéaires de récifs délimitées par les positions d'hydrophones visités par un individu, ces portions étant représentées de façon unidimensionnelle par l'abscisse curvilinéaire décrite précédemment. Deux métriques sont ainsi utilisées :

- *UD*₁₀₀ : la portion linéaire délimitée par l'ensemble des sites visités par l'individu.
- UD₉₅: la portion linéaire délimitée par les sites où l'individu a été détecté 95% des fois. Cet ensemble de sites {S_i} est déterminé en se basant sur le nombre de jours où l'individu a été détecté sur chaque site. Les sites sélectionnés sont ceux représentant 95% des présences journalières.

Choix de la méthode

Pour l'étude du chapitre 4, le choix de la méthode d'estimation du domaine vital s'est porté vers cette dernière solution pour 2 raisons principales :

- Les 2 premières méthodes sont des méthodes statistiques qui infèrent des probabilités de présence en des lieux où des positions n'ont pas été enregistrées. La 3^{ème} méthode a donc été jugées plus conservative en ce sens. En effet, les portions de récif estimées comme domaine vital par les 2 premières méthodes dépassaient généralement l'étendue des hydrophones réellement visités. L'ampleur de cette différence était justement liée au point de préoccupation présenté ci-après.
- Les méthodes de densité de noyaux et de ponts browniens sont basées sur l'utilisation de paramètres impactant dramatiquement l'ampleur des résultats (Dwyer et al. 2015; paramètre h pour la première, σ_m pour la seconde). Plusieurs solutions existent pour déterminer les valeurs de ces paramètres. Tout d'abord, il est possible d'utiliser une valeur standard commune à tous les individus. Cependant, il existe de multiples façons de choisir une telle valeur, résultant en des mesures d'UD drastiguement différentes. Une telle solution est pertinente s'il s'agit de comparer les mesures entre individus (Udyawer et al. 2018), mais pas si l'on nécessite une valeur absolue, nécessaire pour une comparaison valide avec les tailles d'AMP. Pour un tel objectif, il serait alors préférable d'utiliser une valeur de h collant plus à la réalité et estimée individuellement à partir des données. Cependant, il existe une importante variabilité dans la qualité des jeux de données individuels, ce qui résulte en de trop importantes variations de valeurs de h estimées. Ces variations aboutissent à des mesures d'UD variant énormément entre les individus et produisant des valeurs aberrantes. Une solution a été envisagée pour pallier ce problème de variabilité de qualité des jeux de données et estimer le paramètre σ_m : un modèle à effets mixtes (effet aléatoire de l'identité de l'individu) pourrait permettre d'estimer correctement les valeurs de σ_m des individus déficients en données d'observations à partir des données des individus mieux dotés. Le cadre théorique de cette solution est détaillé en Annexe 9 mais n'a finalement pas été mené à terme.

La simplicité de la $3^{\text{ème}}$ méthode ainsi que le caractère conservatif de ses estimations ont mené à son emploi dans le cadre du chapitre 4. Ce choix a été conforté par les résultats de l'étude de Dwyer et al. (2015) portant sur la comparaison de différentes méthodes d'estimation de UD à partir de données de télémétrie acoustique et validée par des données de télémétrie satellite. Le contexte de cette étude, surveillant des crocodiles le long de rivières équipées d'un réseau linéaire d'hydrophone, montre de fortes similitudes avec la configuration de notre système, surveillant les déplacements de requins le long de l'habitat linéaire que représente la pente externe récifale. Cette étude a permis de conclure que la mesure de UD la plus proche des résultats issus de télémétrie satellite consistait en une distance linéaire de rivière délimitée par les hydrophones visités, une métrique extrêmement similaire à l'UD₁₀₀ décrite dans notre méthode.

La notion de domaine vital étant souvent associée à une idée de densité d'utilisation organisée autour d'un centre ou *core area* (Kernohan et al. 2001), nous nous sommes également intéressés au développement de la métrique UD₉₅ au sein de la 3^{ème} méthode.

Sensibilité à la densité du réseau acoustique

La configuration du réseau contraint naturellement les déplacements que l'on est capable d'enregistrer. Les 4 régions d'études diffèrent notamment par la densité d'implantation des hydrophones, ce qui pourrait possiblement représenter une source de biais dans les estimations de taille de domaine vital. Afin d'estimer l'impact de la densité d'hydrophones, le réseau du Grand Lagon Nord (densément implanté et comportant plus d'hydrophones et de requins qu'à Noumea) a été utilisé pour réaliser une étude de sensibilité de l'estimation de UD_{100} .
Pour ce faire, un protocole similaire à celui employé par Carlisle et al. (2019) a été employé. Ainsi, le réseau d'hydrophones a été dégradé (sous-échantillonné) pour obtenir des niveaux déterminés de densité d'hydrophones. Les UD_{100} ont ensuite été estimés à partir des données filtrées sur les hydrophones sélectionnés, pour évaluer l'impact de la densité d'hydrophone sur ces estimations.

Les échantillons d'hydrophones ont été sélectionnés à partir d'une valeur seuil de distance minimale inter-hydrophones. Pour chaque valeur seuil *T*, 200 échantillons d'hydrophones ont été effectués de la manière suivante :

- Sélection aléatoire d'un hydrophone dans le réseau
- Puis séquentiellement : sélection aléatoire d'un hydrophone parmi les hydrophones restants :
 - Calcul de la distance aux hydrophones déjà sélectionnés. La distance calculée est la distance en suivant le pourtour du récif :
 - Si la distance aux hydrophones déjà sélectionnés est supérieure à *T*, l'hydrophone est conservé.
 - Sinon, il est rejeté (et supprimé de la liste d'hydrophones à tester).
- L'algorithme est interrompu lorsque liste d'hydrophones à tester est vide.

Parmi ces 200 échantillons, tous les duplicats ont été éliminés. Cette sélection a été basée sur un liste de valeurs seuil $T = \{2, 4, 6, 8, 10, 12, 14 \text{ km}\}.$

Ainsi, pour chaque échantillon d'hydrophone, les valeurs de UD_{100} des requins marqués ont été estimées. Etant donnée l'importance du site de marquage pour un individu (= centre du domaine vital), les individus n'ont pas été considérés si leur site de marquage n'était pas compris dans l'échantillon d'hydrophones.

Un modèle linéaire a ensuite été implémenté pour établir la relation entre estimation de UD_{100} et densité du réseau (= valeur seuil *T*) :

$$UD_{100} \sim T$$

Ce modèle a révélé un effet significatif de *T* sur l'estimation de UD_{100} (R²=0.02, t-test p-value = 4.10⁻⁹; Figure 48).



Figure 48. Visualisation des prédictions de l'estimation de UD₁₀₀ en fonction de la densité minimale du réseau d'hydrophones.

Cependant cette variable *T* étant une variable de construction des échantillons, elle est difficile à relier aux caractéristiques des réseaux de chacune des 4 régions (Entrecasteaux, GLN, Noumea et Chesterfield). Deux autres variables ont donc été considérées :

- La densité du réseau (*A*_{density}) : l'étendue du réseau divisée par le nombre d'hydrophones.
- La distance moyenne aux plus proches hydrophones (*Mean_{spacing}*): pour chaque hydrophone du réseau, la distance moyenne aux 2 plus proches hydrophones a été mesurée. La moyenne de ces valeurs pour tous les hydrophones du réseau a ensuite été calculée.

Ces deux variables ont donc pu être mesurées pour chacun des 4 réseaux de l'étude, ainsi que pour chacun des échantillons simulés. Pour déterminer l'importance de ces variables, deux modèles ont été implémentés :

 $UD_{100} \sim A_{density}$ (1) $UD_{100} \sim Mean_{spacing}$ (2)

Ces deux variables étant extrêmement corrélées, seul le meilleur des deux modèles a été sélectionné. Pour cela, un modèle complet incluant les deux variables prédictrices a été implémenté, auquel a été appliqué un algorithme de sélection par étape sur critère AIC (*AIC stepwise algorithm*).

Ainsi, le modèle (2) incluant la variable *Mean_{spacing}* a été sélectionné. D'après les résultats de ce modèle, les valeurs de *UD*₁₀₀ issues d'Entrecasteaux, du GLN et de Noumea ont été jugées comme non biaisées et donc comparables (Figure 49). En effet :

- Le modèle n'explique qu'une très faible part de la variance de UD₁₀₀ (R²=0.03)
- L'effet de *Mean_{spacing}* est faible bien que significatif (t-test p-value = 6.10⁻¹²)





Figure 49. Visualisation des prédictions de l'estimation du UD100 en fonction de la distance moyenne entre le site de marquage et les 2 plus proches hydrophones du réseau (modèle (2)).

Le réseau de Chesterfield a quant à lui été jugé trop fortement biaisé par *Mean_{spacing}* et les valeurs de UD_{100} issues de ce réseau ont donc été considérées avec précaution (cf chapitres 4 et 2).

Conversion en surface de domaine vital

Les méthodes précédemment exposées permettent de définir le domaine vital d'un individu comme une portion linéaire de pente externe récifale. Une telle mesure, bien que pertinente dans le cas d'une espèce comme le requin gris fréquentant en majorité cet habitat linéaire, est cependant peu parlante pour des gestionnaires susceptibles d'utiliser les informations issues de ce travail. C'est pourquoi cette métrique linéaire a ensuite été convertie en métrique surfacique. Ainsi, pour une portion linéaire de récif, la surface correspondant à l'habitat couvert par cette portion a été calculée (Figure 50).

Pour cela, une bande transversale est construite autour du trait linéaire, de largeur D = 1 km pour permettre d'encadrer la totalité de l'habitat. Il ne reste alors plus qu'à mesurer la surface de l'intersection entre cette bande et l'habitat considéré.



Figure 50. Conversion du domaine vital linéaire en domaine vital surfacique.

Distinction entre les mesures de domaine vital utilisées au sein des différents chapitres

Il est nécessaire de souligner un détail important concernant les mesures de domaine vital utilisées au sein des chapitres 2 et 4. Tandis que les mesures d' UD_{100} utilisées au sein du chapitre 4 ont considéré l'intégralité des hydrophones déployés, les mesures d' UD_{100} utilisées au sein du chapitre 2 ont considéré uniquement les déplacements au sein de réseaux d'hydrophones locaux. Ainsi, 4 réseaux ont été considérés séparément, celui des récifs de Nouméa, des récifs du Grand Lagon Nord, de l'atoll de Surprise et de l'atoll de Huon. Par exemple, pour un requin marqué au sein du réseau de Surprise, le calcul de son UD_{100} ne s'est basé que sur les hydrophones visités au sein de ce réseau.

Cette distinction s'explique par les objectifs différents des deux chapitres. Le chapitre 2 impliquant une comparaison spatiale des valeurs de taille de domaine vital, il était nécessaire de réduire les sources potentielles de biais spatial de ces valeurs. La principale source de biais spatial de ces valeurs concernait l'implantation des hydrophones. Par exemple, les hydrophones implantés sur la côte ouest de la Grande Terre permettent de détecter des déplacements à grande échelle principalement chez les requins marqués à Nouméa et au GLN. Ces hydrophones ont ainsi été éliminés. Pour obtenir des valeurs de domaine vital comparables, il était nécessaire de considérer des réseaux d'hydrophones comparables. Les réseaux de Nouméa, GLN, Surprise et Huon ont été jugés comparables car présentant des densités d'implantation similaires et permettant de détecter des déplacements le long d'un récif continu.

L'objectif du chapitre 4 étant d'estimer la taille du domaine vital des individus pour évaluer la capacité des AMPs à couvrir ces domaines vitaux, un nivellement par le bas des valeurs de domaine vital n'était pas souhaitable et l'intégralité des déplacements enregistrés a donc été considérée.

V.4.4 Analyse des variations individuelles de comportement : drivers intrinsèques et extrinsèques

Le cadre de modélisation déployé pour étudier l'impact des activités humaines sur différents aspects du comportement lié à l'utilisation de l'espace par le requin gris est présenté au sein du chapitre 2. Cependant, il est nécessaire ici d'apporter des précisions sur les raisons ayant amené au choix de ce protocole.

L'objectif initial était d'étudier l'impact de l'Homme sur le comportement des individus au sein d'un cadre de modélisation linéaire incluant le temps de trajet comme potentiel prédicteur des variations de ces mesures de comportement. Ce travail de modélisation ayant une vocation d'analyse et non de prédiction, le choix s'est porté vers l'emploi de modèles linéaires, pour leur capacité à fournir des résultats interprétables sur les mécanismes liant les variables réponses et explicatrices.

Le choix de la variable décrivant l'impact anthropique s'est porté vers le temps de trajet à la capitale Nouméa. Les travaux de Cinner et al. (2013) ont en effet permis de mettre en évidence que la distance aux marchés de poisson représente un excellent indice de l'impact de l'Homme et de la pêche sur les écosystèmes marins. Ces travaux, portant sur la biomasse de poissons des récifs à l'échelle de l'Indo-Pacifique, ont ensuite permis à D'agata et al. (2016) de décrire l'impact de l'Homme sur la diversité fonctionnelle et la biomasse des communautés de poissons en Nouvelle-Calédonie. D'agata et al. (2016) ont développé pour cela un indice plus précis basé sur des temps de trajet, via la mesure du temps nécessaire pour atteindre un récif depuis le principal marché de l'archipel, celui de Nouméa, en considérant les moyens de locomotion les plus pertinents. Cet indice a ensuite été formalisé et généralisé par Maire et al. (2016). Une version de cet indice pondérée par la taille des centres de population humaine a ensuite été utilisée par Cinner et al. (2018) à l'échelle mondiale pour décrire l'impact de l'Homme sur les communautés de poissons, et notamment sur les espèces prédatrices, de près de 1800 récifs coralliens. Cet indice a également été utilisé avec succès pour décrire l'impact de l'Homme sur les abondances, occurrences et le comportement de requins de récif (Juhel et al. 2017, 2019) en Nouvelle-Calédonie. Dans le cadre de ce chapitre 2, le choix de la variable décrivant l'impact anthropique s'est donc naturellement porté vers le temps de trajet au marché de Nouméa.

La nécessité de tenir compte d'autres sources potentielles de variations de comportement a amené à considérer d'autres variables explicatrices au sein des modèles. Tout d'abord, des variables biologiques intrinsèques telles que le sexe, la taille et le stade de maturité ont été considérées. Ensuite des variables environnementales et liées à l'habitat ont été considérées :

- La température : des enregistreurs de température (fréquence d'enregistrement : toutes les 15 minutes) ayant été installés sur chacun des sites de déploiement d'hydrophones, des facteurs comme la température moyenne ou la variabilité de température ont pu être mesuré en chacun des sites du réseau.
- La biomasse locale de proies potentielles : la base de données de comptages sous-marins effectués en Nouvelle Calédonie, utilisée notamment par d'agata et al (2016) pour décrire différents aspects des communautés de poissons, a également permis une modélisation à l'échelle de l'archipel des biomasses de différentes familles de poisson pouvant constituer des proies pour le requin gris (scaridés, acanthuridés, lutjanidés, lethrinidés et serranidés). La biomasse surfacique totale, ainsi que les biomasses surfaciques de chacune de ces familles, ont ainsi pu être extraites au niveau de chacun des sites de déploiement pour estimer la disponibilité en proies. Ces biomasses ont été considérées à diverses échelles spatiales, en considérant les valeurs extraites dans un rayon de 1 et 10 km autour de chacun des sites.
- La densité locale de requins de récif : chacune des nombreuses plongées effectuées en chacun des sites pour la mise en place et l'entretien du réseau a fait l'objet d'un décompte des espèces de requins et du nombre d'individus rencontrés. Ainsi, une densité moyenne de requin gris et de requins pointe blanche de récif, *C. albimarginatus*, a pu être calculée en chacun des sites pour renseigner sur le niveau local de compétition intra- et interspécifique.
- La surface d'habitat disponible : les couches de typologie récifales produites par (Andréfouët et al. 2004) ont permis de mesurer la surface de récif coralliens à proximité immédiate de chacun des sites d'études. Ainsi, cette surface a été calculée au sein de différents rayons autour de ces sites (1, 4 et 10km). Ces variables peuvent notamment renseigner sur la capacité de charge de l'habitat et son isolement, et ainsi conditionner l'utilisation de l'espace par un individu.
- Le niveau d'exposition à la houle de vent : en Nouvelle Calédonie, les récifs sont soumis au régime des alizés, des vents dominants de secteur Sud-Est engendrant une houle locale impactant les récifs. Cette variable peut être une source de biais dans la détectabilité des signaux acoustiques (cf partie V.3.2) et donc dans la mesure de diverses métriques de l'utilisation de l'espace. Elle est également une caractéristique essentielle de l'habitat, conditionnant notamment la biomasse et la composition des communautés de poisson (Fulton and Bellwood 2005; Castro-Sanguino et al. 2017). Ainsi, l'angle entre ces vents dominants (cap moyen de 122°, déterminé à partir de données d'observation fournies par Météo France) et la direction perpendiculaire au récif (déterminée à partir des couches de typologie récifale) au niveau de chacun des sites a été mesuré. Cet angle a été considéré tel quel ou binarisé pour classifier un site comme exposé ou abrité.

 La distance à une passe récifale : les passes récifales sont des lieux privilégiés d'agrégation du requin gris car présentant un lieu privilégié de nourrissage (Robbins and Renaud 2015; Mourier et al. 2016) ou de simple repos. Cet habitat n'a pas pu être intégré au sein du dispositif de surveillance car présentant trop de risque pour les plongeurs et le matériel (forts courants, zones de trafic de navigation) mais est tout de même susceptible d'impacter la fréquentation des sites surveillés. Les couches de typologie récifale ont été utilisées pour calculer la distance séparant chaque site de la passe récifale la plus proche.

Enfin, diverses variables liées à la configuration du réseau d'hydrophones susceptibles de biaiser les mesures ont été considérées :

- Moyenne des distances aux plus proches hydrophones : Pour chaque site de déploiement, les moyennes arithmétique, géométrique et harmonique des distances aux plus proches hydrophones (1^{er} et 2^{ème}) ont été calculées.
- Autour de chaque site, le nombre d'hydrophones dans des rayons croissants de distance autour du site ont été mesurés. Une fonction de type exponentielle a été ajustée à la relation « Nombre d'hydrophones = f(distance) » :

$N_{hydrophones} = 73. (1 - e^{-p.distance})$

Avec 73 le nombre d'hydrophones dans le réseau. La valeur estimée du paramètre *p* a été choisie comme indicateur de la densité d'hydrophones autour d'un site.

L'objectif initial était d'inclure toutes ces variables comme potentiels prédicteurs de chacune des métriques individuelles de mesure de l'utilisation de l'espace, puis d'effectuer une sélection parmi ces variables pour ne garder que les plus pertinentes. Cependant, les modèles linéaires s'accordent difficilement avec une multicollinéarité des variables explicatives. Il a donc été nécessaire d'effectuer une sélection de variables non corrélées entre elles en amont des modèles. Dans le cas de variables corrélées, le choix s'est porté de façon subjective vers les variables supposées comme les plus importantes pour expliquer les variables « temps de trajet » et « température » étant fortement corrélées (R²=0.73) en raison du gradient latitudinal de population humaine en Nouvelle Calédonie, notre choix s'est porté vers la variable « temps de trajet » en éliminant la variable « température ». De la même façon, la variable « biomasse de proies » étant par construction corrélée au « temps de trajet » (R²= 0.81) car modélisée notamment à partir de cette variable, elle a été éliminée pour la suite des analyses.

Les métriques individuelles d'utilisation de l'espace ainsi que les variables explicatives intégrées dans le cadre de modélisation final sont présentées au sein du chapitre 2.

PARTIE I

Impacts anthropiques sur l'utilisation de l'espace

Chapitre 2: Impacts anthropiques sur l'utilisation de l'espace

Le déclin des populations de requins de récif dans les régions les plus anthropisées de Nouvelle-Calédonie pose question sur la façon dont les activités humaines impactent ces espèces. En effet, devant l'absence de pêcheries commerciales et traditionnelles ciblant les requins dans l'archipel, la mortalité induite par la pêche directe pourrait ne pas être la seule responsable du déclin observé. Les activités humaines pourraient également impacter les requins de récif via des effets indirects, par exemple au travers de modifications comportementales ayant un impact négatif sur la *fitness* des individus. En effet, une réduction de l'audace (*boldness*) des requins gris face à un appât a été documentée dans les régions anthropisées de l'archipel.

L'objectif de ce chapitre 2 est d'estimer les effets de la proximité humaine sur différents aspects comportementaux d'utilisation de l'espace, potentiellement associés à cette réduction d'audace ou non. Pour cela, des indices individuels de résidence au site, de fidélité au site sur le long terme, de patrons journaliers d'activité et de taille de domaine vital ont été modélisés en fonction de variables explicatrices incluant la proximité humaine, mais également des variables descriptives de l'habitat et des traits biologiques intrinsèques des individus. Les mécanismes potentiels selon lesquels les activités humaines impactent les requins gris sont ensuite discutés.

ARTICLE 1: A diversity of individual behaviour indices reveals changes in shark space use with human proximity

Authors

Lucas Bonnin^{1,2}, Laurent Vigliola¹, Germain Boussarie^{1,2}, William D. Robbins^{3,4,5}, Jeremy J. Kiszka⁶, Laurent Dagorn² and David Mouillot^{2,7}

Affiliations

¹IRD (Institut de Recherche pour le Développement), Laboratoire d'Excellence Labex Corail, UMR IRD-UR-CNRS ENTROPIE, Centre IRD de Nouméa, BP A5, 98800 Nouméa Cedex, New Caledonia.

²MARBEC, UMR IRD-CNRS-UM-IFREMER 9190, Université de Montpellier, Languedoc-Roussillon, 34095 Montpellier Cedex, France.

³Wildlife Marine, Perth, Western Australia 6020, Australia.

⁴Department of Environment & Agriculture, Curtin University, Perth, Western Australia 6102, Australia.

⁵School of Life Sciences, University of Technology Sydney, Sydney, New South Wales 2007, Australia.

⁶Marine Sciences Program, Department of Biological Sciences, Florida International University, 3000 NE 151st street, North Miami, FL-33181, USA.

⁷Australian Research Council Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook University, Townsville, QLD 4811 Australia.

Abstract

Human activities are responsible for global scale defaunation in a wide range of ecosystems. In marine environments, predator species are often the first casualties. Anthropogenic impacts on wildlife are not limited to direct, often lethal effects of overharvesting and habitat degradation but can also indirectly affect animal behaviour and fitness. Such behavioural changes are well documented in the terrestrial environment, yet data is missing in the marine environment, especially for predator species. Fishing pressure is known to alter the composition of bold-shy phenotypes in marine species populations, yet the consequences on species space use and fitness remain unclear. Here, we investigate how human activities affect various aspects of individual space use, through the tracking of 118 grey reef shark, Carcharhinus amblyrhynchos, in an acoustic array covering a strong gradient of human proximity in New Caledonia, South-West Pacific. Individual home range, site residency, longterm site fidelity and diel patterns of activity were estimated and modelled according to a set of explanatory variables including human proximity but also individual biological intrinsic traits and environmental characteristics. While no effects of human proximity were observed on residency and diel patterns of activity, individuals showed larger home ranges and slightly higher long-term site fidelity in areas closest to human populations. Such human-induced behavioural changes could have consequences over individual fitness and could partly be responsible for the drastic shark population declines observed in human impacted regions of New Caledonia. These results highlight the need for a better understanding of how human activities impact marine predator species.

Introduction

The worldwide expansion of human activities increases pressure on most ecosystems on Earth and is notably responsible for large-scale animal extirpations and declines in abundance (Dirzo et al. 2014; McCauley et al. 2015; Young et al. 2016). The role of human activities on this widespread defaunation is not limited to direct lethal effects such as overharvesting or habitat degradation, but can also be indirect through the alteration of animal behaviour and fitness. Human impacts on behavioural traits are relatively well documented in the terrestrial realm and include changes in movement patterns, diel activity, habitat choice, foraging, reproduction and social interactions (Sih et al. 2011; Wong and Candolin 2015; Gaynor et al. 2018). For instance, the introduction of physical barriers to displacement, typically through the construction of roads or habitat fragmentation, and the alteration of resources have reduced the home range of nearly 60 terrestrial mammal species, Gaynor et al. 2018). Similarly, through a meta-analysis of nearly 80 terrestrial mammal species, Gaynor et al. (2018) reported a significant increase in nocturnality in response to human activities and infrastructures. Such changes in behavioural traits, if they end-up to be non-adaptive, could amplify, or even set-up, defaunation processes (Hallier and Gaertner 2008; Sih et al. 2011; Wong and Candolin 2015).

Defaunation in the marine environment is currently though to be less severe than in the terrestrial environment owing to a delayed historical onset, timed with the development of industrial fisheries and the expansion of human coastal populations in the last century (McCauley et al. 2015). Top predators are the first casualties of human activities in oceans (Estes et al. 2011) with massive decreases of abundance and even local extirpations (Myers and Worm 2003; Byrnes et al. 2007; Davidson et al. 2016; Roff et al. 2018), mainly due to their high commercial value and their inherent vulnerability associated with their life-history traits (e.g. age at sexual maturity). Comparatively, human-induced behavioural changes in marine predators are still poorly investigated while they may explain some declines of populations (Pauli and Sih 2017); this is partly due to the inherent logistical difficulties to study animal behaviour across vast and deep oceans.

Investigation of human-induced behavioural changes in marine predators have focused on two main pressures: tourism and fishing pressure. Tourism-related provisioning effects on shark and ray behaviour include changes in residency behaviour, movements and diel patterns of activity (Brena et al. 2015), yet these effects occur at a very local spatial scale and appear anecdotal in the context of large-scale population declines. On the contrary, fishing-associated selective pressure can occur on much larger spatial scale and has been documented to favour certain fish behavioural types, with bold, explorative and active phenotypes being more vulnerable (Uusi-Heikkilä et al. 2008; Pauli and Sih 2017). Specifically concerning marine predator species, human-induced reductions of boldness are documented in various ecosystems (Bergesth et al. 2016; Juhel et al. 2017; Rhoades et al. 2019).

Such reductions of boldness can impact individual space use and thus population fitness. For example, in a small coastal fish species, Alós et al. (2016) evidenced a reduction of home range associated to the removal of bold and active individuals by high fishing pressure. Other aspects of individual space use can be modified by harvesting pressure, such as residency, which is correlated to boldness (Chapman et al. 2011), and diel activity patterns (Gaynor et al. 2018; Ihwagi et al. 2018).

Yet, such human-induced behaviour changes are still poorly documented for marine species, even more so for predators at large spatial and temporal scales. Indeed, investigating such human-induced behavioural change can be challenging, as designing experiments in controlled conditions is difficult in natural environments, and in any case cannot provide answers at large spatial and temporal scales. Researchers have thus mainly resorted to two main approaches to investigate human impact on marine species behaviour: (i) by taking advantage of regulations on fishing and/or human presence,

both on local and temporal scale, by comparing responses between different ages and/or levels of protection (Januchowski-Hartley et al. 2015; Alós et al. 2016; Bergesth et al. 2016; Rhoades et al. 2019); (ii) by using already existing gradient in human proximity (Madin et al. 2010b; Januchowski-Hartley et al. 2011; Juhel et al. 2019). However, such correlative approaches require large sample sizes to compensate for the lack of control on extrinsic conditions, which is often difficult to achieve considering logistical difficulties associated with working in the marine environment.

In this study, we take advantage of the long-term acoustic tracking of 118 grey reef sharks, *Carcharhinus amblyrhynchos*, over an array of acoustic receivers covering 700 x 400 km of the New Caledonian Archipelago, South-West Pacific, to study the extent to which human activities may affect several aspects of shark space use. The grey reef shark is one of the most common predators on New Caledonian coral reefs (Juhel et al. 2017), thus represents an appropriate species model for assessing human-induced behavioural changes in a region with a marked gradient of human impacts from the capital city Noumea to remote reefs (D'agata et al. 2014; Maire et al. 2016; Juhel et al. 2019). Moreover, this species shows marked declines of abundance and strong decreases of boldness in response to human proximity in this region despite an historical absence of targeted shark fishing (Juhel et al., 2017, 2019). Individual home range, site residency, long-term site fidelity, day-night and morning-afternoon attendance were assessed to investigate a potential link with human proximity while accounting for the effects of receiver array design, individual traits and environmental characteristics.

Material and methods

Study area

New Caledonia is an archipelago including isolated islands and atolls and a 400 km long and 60 km wide mainland, surrounded by a continuous barrier reef (Andréfouët et al. 2004). The main land is characterized by a strong human gradient, from the populated southern part around the capital city Noumea to the nearly unpopulated Great Northern Lagoon. The archipelago notably includes remote atolls, like D'Entrecasteaux atolls, separated from the northern part of the lagoon by a 35 km wide and 500 m deep channel, and Chesterfield atoll, located in the centre of the Coral Sea, mid-way to the Australian Great Barrier Reef (GBR). The anthropic pressure on reefs is well described in New Caledonia, through the use of a human accessibility index developed in D'agata et al. 2016 and later expanded at a global scale (Maire et al. 2016). This tool is based on the calculation of travel time between reefs and human settlements or fish markets and has already been implemented successfully in numerous studies involved in the assessment of human impact on fish communities in the region (D'agata et al. 2016; Juhel et al. 2017, 2019) and globally (Cinner et al. 2018).

Acoustic telemetry data

A total of 147 grey reef sharks were internally fitted with V16 acoustic transmitters and 62 VR2W acoustic receivers (VEMCO Ltd., Halifax, Canada) were deployed from July 2015 to December 2018 across four regions of the New Caledonian archipelago (D'Entrecasteaux, Chesterfield, Great Northern Lagoon [GNL], Noumea; Fig. 1). Receivers were deployed linearly on the outer slope of the barrier reef. Sharks were caught at receivers' location only, with handlines and total length, gender, and sexual maturity were determined based on the extension and calcification for males, and extrapolated from total length according to Robbins et al. (2006) for females. Further information on shark tagging and acoustic receiver deployment procedures are provided in S1. From the 147 tagged individuals, 29 showed no detection after a two-week post-capture period and were subsequently excluded from all

analyses. Analyses were therefore performed on 118 individuals, comprising 52 adult males, 18 adult females, 19 juvenile males and 26 juvenile females.



Figure 1. Acoustic array in the New Caledonian archipelago, South-West Pacific. Green circles represent the location of acoustic receivers in each of the four study regions.

Behaviour indices

Home Range

Home Range (HR) was calculated as the surface of outer reef slope habitat encompassed by all receivers visited by one individual (Fig. 2). Home range was not calculated for individuals from the Chesterfield region because the spacing between receivers in this region was much greater than in D'Entrecasteaux, GNL and Noumea and could not allow comparisons including individuals from these regions. In D'Entrecasteaux, only the two large atolls of *Surprise* and *Huon* were considered for this analysis, to enable sensible comparison with the home range of individuals monitored on the barrier reefs of GNL and Noumea. The four receiver arrays were considered separately, meaning that for an individual tagged on a given array, only detection on receivers from this array were considered to measure home range. This procedure was applied to the arrays of *Surprise* and *Huon* only, because no individual was observed to travel between arrays apart from these two. This resulted in a dataset of 69 individual measures of home range.

Site Residency

A Site Residency Index (RI) was computed for each individual to indicate daily attendance to the receiver it was tagged at. The RI was calculated as the number of days it was detected at this receiver divided by the number of days of the monitoring period (Fig. 2). In order to account for animals that disappeared from the array at some point of the study, the monitoring period was defined for each

individual as the time between the capture and the last detection at the receiver it was tagged at. This resulted in a dataset of 118 individual measures of RI.



Figure 2. Five acoustic telemetry-derived indices of behaviour. Long-term site fidelity: the top panel displays on a time axis the raw acoustic detections of two individuals at their tagging site. Long-term site fidelity represents the time between capture and last detection at a given tagging site. Site Residency: the proportion of days when the individual was detected at its tagging site (= grey-shaded rectangles in the top panel), considering the long-term site fidelity period. Home Range: the surface of outer reef slope habitat (red shaded area) encompassed by all receivers visited by one individual (red). Diel attendance patterns: the bottom panel displays raw detection at the tagging site, with the date on the X-axis and the time of the day on the Y-axis. Grey shading represent night-time. Individual hourly presence/absence data was modelled as a function of the time of the day with a logistic regression. Two coefficients were estimated from this model to assess individual diel attendance pattern, a Day-Night attendance index and a Morning-Afternoon attendance index. The bottom right panel displays model predictions for the probability of presence according to the time of the day. Grey reef shark scientific drawing courtesy of Marc Dando.

Long-Term Site Fidelity

A Long-Term Site Fidelity Index (FI) was computed as the number of days between the capture and last detection at the given tagging site (Fig. 2). As the distribution of FI was bimodal (cf Fig. 3), Long-Term Site Fidelity (hereafter referred to as fidelity) was considered as a binary outcome by cutting between the two modes. A fidelity value of zero was assigned to individuals with a FI lesser than 500 days, and a fidelity value of 1 to individuals with a FI greater than 500 days. This resulted in a dataset of 118 individual measures of fidelity.

Diel attendance patterns

For each individual, hourly presence/absence data were computed from the detections recorded at the receivers they were tagged at. Potential temporal periodicities were then investigated with Fast Fourier Transformation, by computing a periodogram using the *periodogram* function from the *TSA R*

package. Many individuals presenting 24 hour-periodicities, diel attendance patterns were investigated using logistic regression over individual hourly presence/absence data:

$$\log \frac{p}{1-p} = A.\cos(2\pi \frac{h}{24}) + B.\sin(2\pi \frac{h}{24})$$

With p the probability of presence and h the hour of the day, taking values between 0 and 23 h. The coefficients A and B were estimated for each individual. A significant positive value for A indicated nocturnal preference in receiver attendance, i.e. between 6 PM and 6 AM, while a significant negative value indicated diurnal preference. If significant, the value of A was used as a metric of diurnal/nocturnal attendance (DNa) for the individual. This resulted in a dataset of 86 individual measures of DNa. A significant positive value for B indicated increased attendance between midnight and noon while a significant negative value indicated increased attendance between noon and midnight. If significant, the value of B was used as a metric of morning/afternoon attendance (MAa) (Fig. 2). This resulted in a dataset of 62 individual measures of MAa.



Figure 3. Distribution of behavioural indices. A) Distribution of long-term site fidelity indices. B) Distributions of home range, residency and diel attendance indices.

Explanatory variables

Sex and maturity stage (adult vs juvenile) were selected as potential biological intrinsic factors. Human proximity was approximated using the travel time from the capital city Noumea (TT) (D'agata et al. 2016; Maire et al. 2016). Reefs of D'Entrecasteaux, GNL and Chesterfield were considered to be reachable by large fishing vessels based in Noumea and travelling at a speed of 10 knots (=18.5 km.h⁻¹). Reefs close to Noumea were considered as reachable from small vessels travelling at a speed of 15 knots (=27.8 km.h⁻¹). For each individual, associated human proximity was considered as the travel time necessary to reach their tagging location.

Further environment-related variables were used to control for other potential sources of behaviour variations. Their selection was based on their potential impact on shark behaviour and the absence of potentially confounding multicollinearity with other variables. Immediate habitat availability (HA) was calculated as the surface of reef habitat available in a 1 km-radius of the tagging location. Reef exposure to dominant trade winds (REw) was calculated as a binary variable, indicating whether the tagging location was located on a windward or leeward reef. Receiver array configuration was considered as a potential confounding factors for home range measures. The mean distance from tagging location to the two closest receivers (excluding the tagging receiver) was thus used to control for local receiver spacing in the array (RSa).

Modelling

To investigate the drivers of each of the five behavioural indices, generalized linear models (GLMs) were constructed from the entire set of independent variables and best nested models were selected according to the Akaike Information Criterion (AIC). Beta-regression models were used to model RI because this consisted in a proportion of days with detected presence, taking values between 0 and 1.

For each of the five behavioural dependent variables, full model (model 1) included the crossed interactions of sex and maturity stage and their interaction with travel time, habitat availability and reef exposure to wind. For home range, the local receiver spacing in the array was also included in the full model, yet no interaction with intrinsic biological variables were considered. A second full model (model 1p) was constructed as model 1, but considering 2^{nd} -degree orthogonal polynomial terms of continuous independent variables (travel time and habitat availability). Nested models associated with all combinations of independent variables and interactions were computed using the *dredge* function from the *MuMIn R* package, and best models were selected as the models with a Δ AlC lesser than 2. Relative variable importance was calculated as the sum of Akaike weights from the best models, using the *MuMIn::importance* function. For each of the five behavioural indices, the best selected model (model 2) was considered to plot partial dependence of the behaviour indices to the selected driver variables and to compute standardized coefficients. Untransformed home range measures led to a heteroscedastic model 2, evidenced by residuals plots (Fig. S2), HR results were thus presented for log-transformed measures. For MAa, Cook's distance plots revealed that three individuals had high leverage. This data was then removed and the procedure was undertaken again from model 1.

For home range and diel attendance indices, the proportion of total variance explained by model 2 was estimated as the adjusted R². For residency (beta-regression), a pseudo-R² was used, defined as in Ferrari and Cribari-Neto (2004). For fidelity (logistic regression), a pseudo version of adjusted R² was calculated using residual deviances instead of sums of squared residuals.

When travel time was selected in model 2, the proportion of total variance in the dependent variable explained by this factor was calculated as its adjusted partial- R^2 . For fidelity, a pseudo version of adjusted partial- R^2 was calculated using residual deviances instead of sums of squared residuals.

In order to investigate if reproductive behaviour would affect the relation between human proximity and home range and residency behaviour, these analyses were also performed on home range and residency indices calculated while excluding the mating season (reported as the July-September period; Bonnin et al. 2019).

All analyses were performed using R v3.5.2 (R Core Team 2018).

Results

The size of datasets varied according to the behavioural index considered. The entire set of 118 individuals was used to model shark residency and fidelity, while only 69, 86 and 64 individuals were used to model home range (HR), Day-Night attendance (DNa) and Morning-Afternoon attendance (MAa), respectively.

Home Range

The home range of grey reef sharks varied between 0 and 18.8 km² with a mean of 6.1 km² (\pm 5.32 km² SD). The distribution was left skewed (Fig. 3). Among the 5 potential explanatory variables and 7 additional interaction terms, the best model retained 6 terms (gender, maturity stage, receiver spacing, travel time from the capital city, reef exposure to wind and interaction between gender and reef exposure) to explain 36% of the variance in the home range of shark individuals (Table S3).

Maturity stage, gender, reef exposure and travel time from the capital city had the highest importance with AIC-weight = 1. Then, local receiver spacing (AIC-weight = 0.89) was of lesser importance to explain the home range values (Fig. 4). ANOVA tests revealed that maturity stage, receiver spacing, travel time and the interaction between gender and reef exposure to wind had significant effects on home range (Anova F test values of respectively 13, 4.1, 6.3 and 8.4). Travel time explained 7.8% of the variance of home range values.



Figure 4. Explanatory variable importance in best subset models. Explanatory variable importance for predicting behavioural traits were assessed with AIC-weight from the best subset selected models (Δ AIC). Colouring represents explanatory variable categories, with biological intrinsic traits in green, array configuration in grey and environmental characteristics in red.

Then partial regression plots highlighted the effects of the main variables while controlling for the others. Home range decreased with travel time from the capital city, from 8.0 km² (CI-95% = 4.7-13.2 km²) at 1 hour travel time to 3.2 km² (CI-95% = 1.8-5.3 km²) at 34 hours of travel time, corresponding to a 2.5-fold decrease over this range of travel time values. The model predicted a three-fold larger home range for adults (HR = 4.1 km², CI-95% = 2.8 – 6.2 km²) than for juveniles (HR = 1.4 km², CI-95% = 0.5 - 2.7 km²). The model also predicted greater home range for female sharks captured on windward reefs (Fig. 5).

Best model was also selected for home range values for which the mating season was removed from calculations, and travel time showed a significant effect on this index (type-III Anova F test value = 5.1; Table S4). Only maturity stage and travel time were selected in this model. These two variables showed similar impact on home range excluding mating season than on year-long home range, with a negative impact of travel time and with adults showing larger home range than juveniles. This model allowed

to explain 10% of the variance of home range values. Travel time explained 5.8% of the variance of these home range values.



Figure 5. Standardized coefficients and partial dependency plots of the best selected model for home range. The best model explaining individual home range values was used to plot (A) standardized coefficients of and (B) partial dependency from explanatory variables. Standardized coefficients of biological intrinsic traits (A1), habitat variables (A2) and array configuration (A3) are displayed with coloured circles, in blue for positive effects and in red for negative effects. Blank circles represent an absence of effect as the corresponding explanatory variable was not selected in the best model. Bars represent standard errors and a significant difference from a value of zero is informed with an asterisk. Partial dependence of home range values from gender and reef exposure to wind (B1), maturity stage (B2), travel time from the capital city (B3) and local receiver spacing (B4) are displayed in black. Grey shading represent 95% confidence interval of predicted home range values. The Y-axis scale is reduced in panels B3 and B4 for ease of reading.

Site Residency

The Residency Index (RI) of grey reef sharks varied between 0 and 1 with a mean of 0.55 (\pm 0.37 SD). The values were beta-distributed with a U-shape (Fig. 3). Among the 4 potential explanatory variables and 5 additional interaction terms, the best model retained only two terms (gender and maturity stage) to explain 16% of the variance in the RI of shark individuals (Table S3). Gender and maturity stage had the highest relative importance with AIC-weight = 1 (Fig. 4). ANOVA revealed that gender and maturity stage had significant effects on RI (type-III Anova χ^2 values of respectively 6.5 and 6.1; Table S3), with females and juveniles showing greater residency. When excluding the mating season from the calculation of RI, the best model showed nearly identical results (Table S4).

Site Fidelity

A total of 80 sharks (68%) showed fidelity to their tagging site while 38 did not. Among the 4 potential explanatory variables and 5 additional interaction terms, the best model retained only 2 terms (habitat availability and travel time) to explain 4.4% of the variance in the fidelity of shark individuals (Table S3). Travel time and habitat availability had the highest relative importance on fidelity (AIC-weight =

1), followed by maturity stage (AIC-weight = 0.38). ANOVA test revealed that both most important variables had significant effects on fidelity (type-III Anova likelihood-ratio χ^2 values of respectively 4.3 and 4.6) (Table S3). Then partial regression plots highlighted the effects of the main variables while controlling for the others. The probability of fidelity decreased with travel time from the capital city, from 0.87 at 1 hour of TT (CI-95% = 0.69-0.95) to 0.48 at 47 hours of TT (CI-95% = 0.32-0.66). The model also predicted a decrease of the probability of fidelity with habitat availability, from 0.46 at 0.4 km² of HA (CI-95% = 0.26-0.67) to 0.87 at 2.4 km² of HA (CI-95% = 0.66-0.96) (Fig. S5). Travel time explained only 4.1% of the variance in fidelity.

Diel attendance patterns

Day-Night and Morning-Afternoon attendance both showed a bimodal distribution, on both sides of zero (Fig. 3). Among the 4 potential explanatory variables and 5 additional interaction terms, the best model retained only one term (reef exposure to wind) to explain respectively 1.7 and 6.7% of the variance in the DNa and MAa of shark individuals (Table S3). Reef exposure to wind had the highest relative importance on DNa attendance (AIC-weight = 0.58), followed by habitat availability (AIC-weight = 0.38). Reef exposure to wind had the highest relative importance on MAa (AIC-weight = 1), followed by gender (AIC-weight = 0.6) and habitat availability (AIC-weight = 0.42). ANOVA test revealed that reef exposure had significant effect on MAa (type-III Anova F test value = 5.5) but not on DNa (type-III Anova F test value = 2.5) (Table S3). Individuals caught on windward reefs had lower MAa (MAa = -0.18, CI-95% = -0.32 - 0.05) than individuals caught on leeward reefs (MAa = 0.00, CI-95% = -0.08 - 0.08), indicating greater attendance during the afternoon on windward reefs (Fig. S6).

Best selected models for each of the five behavioural variables showed a homoscedasticity of residuals and an absence of high leverage data points (Fig. S2).

Discussion

Grey reef shark populations in New Caledonia have been shown to be highly impacted by human activities with abundance declines of about 90% in regions close to human populations, compared to remote reefs (Juhel et al. 2017). As there is no historical commercial nor traditional shark fisheries in New Caledonia, direct fishing pressure may not be the only reason responsible for such population decline. Human proximity could also affect shark populations through indirect mechanisms, for instance by reducing prey species availability. Reef fish biomass has indeed been found to be heavily impacted by human proximity in New Caledonia (D'agata et al. 2016). Investigating changes in shark behaviour along a human proximity gradient could shed light on the mechanisms through which human may impact shark populations.

Typically, direct fishing pressure is expected to result in changes in the distribution of behavioural types in targeted species populations, as individuals presenting active, bold and explorative traits are more prone to capture from passive fishing gears (Uusi-Heikkilä et al. 2008; Pauli and Sih 2017). Lesser occurrence of bold phenotypes in grey reef sharks have been evidenced close to humans in New Caledonia (Juhel et al. 2019). Similar patterns on explorative phenotypes could then be also expected, and would translate in negative impacts of human proximity on shark home range (Alós et al. 2016), or to positively impact residency. Indeed, bolder phenotypes have been documented to show larger home range in red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus* (Boon et al. 2008), and sleepy lizards, *Tiliqua rugosa* (Spiegel et al. 2015). Alternatively, an indirect effect of low prey availability would be expected to drive sharks to forage on wider areas, thus to show opposite patterns of home range and residency. For example, low resource density has been shown to be associated with increased home range in the

roe deer, *Capreolus capreolus* (Tufto et al. 1996) and the red-rumped agouti, *Dasyprocta leporina* (Jorge and Peres 2005).

Residency and diel patterns of activity are not correlated to travel time from the capital city in our study, indicating that human proximity may not affect these aspects of shark behaviour. Jointed effects of human presence, harvesting activities and infrastructures have been shown to drive up nocturnality in a wide range of mammal species in the terrestrial environment (Gaynor et al. 2018). This global increase in nocturnality is believed to be mainly linked to a fear of humans, but may also be linked to increased night-time visibility due to artificial lights or selective pressure against phenotypes most likely to interact with humans. The lesser accessibility of the marine environment, subjected to fewer sources of human disturbances such as infrastructures, artificial lights and human presence, may explain why human proximity would not affect nocturnality in marine species, as reported here.

However home range, and site fidelity to a lesser extent, present a significant correlation with human proximity. Home range decreases with travel time, which is inconsistent with the hypothesis of a selection against active and explorative traits from direct fishing pressure. Yet, this pattern could also express an indirect consequence of reduced shark densities close to human. As suggested by Bonnin et al. (2019), lower shark densities near the capital Noumea could drive males to expand their movements in the pursuit of mates, ultimately setting long-range migrations for some individuals. Such long-range migration movements were not considered in this paper. Still, short-range movements linked to mate search could drive the patterns observed here. However, as movements linked to mate search are known to be timed with a specific season, a mating season likely corresponding to the austral winter (July to October; Bonnin et al. 2019), a measure of home range excluding this season was expected to be free from this phenomenon. Such a measure of home range still presents negative correlation with travel time, although less marked, suggesting that the general pattern may not only be driven by mate-search movements and *Allee* effect. To support this further, adult males would be expected to be most impacted by human proximity under such hypothesis, but no interaction between travel time and gender or maturity stage was selected in the best model.

The behavioural traits investigated here were not necessarily expected to depend from travel time in a linear or proportional way, as grey reef shark abundance, occurrence and boldness have been shown to be linked to human proximity with non-linear relations in New Caledonia, often highlighting threshold effects (Juhel et al. 2017, 2019). Yet, here, linear models were always found better or equivalent to those considering quadratic or logarithmic transformations of travel time. Still, the lack of sampling on intermediary reefs between Noumea (travel time = 1 to 2 h) and the Great Northern Lagoon (travel time = 23 to 26 h) made the appraisal of the true form of the relation with travel time difficult and prevented the accurate identification of potential threshold effects.

The modelling framework was designed to account for other variables potentially affecting the investigated behavioural traits. Receiver spacing was included in the framework for home range modelling as differing local density in receiver array could be a source of bias in measures. This variable was selected into the final home range model, thus enabled to control for this bias. Gender and maturity stage were included to control for the sampling bias toward adult males characterizing the region closest to human population, the Noumea array. Site or reef residency patterns in grey reef shark have been investigated in numerous acoustic telemetry studies (Speed et al. 2010; Barnett et al. 2012; Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015a; Heupel and Simpfendorfer 2015) but no effect of gender was reported, and the only report of ontogeny impacting residency showed opposite patterns. While concerning males only, Espinoza et al. (2015) reported higher residency of adults compared to juveniles on the Australian Great Barrier Reef (GBR). Extrinsic factors, such as habitat connectivity or isolation, could be responsible for variations of residency patterns between regions. Here, the fact that

the exact same pattern was observed on residency index calculated ignoring the mating season refutes the hypothesis that reduced residency for adults and males would be only due to reduced residency associated with mate search. Instead, high residency levels of juveniles could be linked with a less explorative nature, which is concordant with home range model outputs. The slight but insignificant tendency for males to have larger home range than females is also concordant with residency patterns. As protection measures often consist in protecting specific areas from fishing or other human activities, knowledge about the variations of residency and home range with gender and ontogeny is essential to assess the ability of such areas to protect all parts of the species population.

Reef exposure to trade winds was included in the modelling framework both for ecological and biaslinked reasons. Indeed, wind-induced wave motion is a source of noise responsible for interferences with acoustic telemetry signals, and has been shown to impact signal detection probability (Cagua et al. 2013). This factor is especially most important to account for behavioural traits assessed on fine time-scale such as diel patterns of attendance. Best models for both diel attendance metrics included the reef exposure variable, while only significant for Morning-Afternoon attendance. The sign of coefficients was consistent with reduced detection probability in response to trade winds. Indeed, trade winds in New Caledonia typically rise during the day and set in late afternoon (Pesin et al. 1995). Wind-induced wave interfering noise would then be expected to most affect detection probability on windward reefs during the day and the afternoon. Model outputs precisely indicated lesser attendance during the day and the afternoon on windward reefs. Reef exposure also impacted home range. Reef exposure was considered at the tagging site and not over the entire range, meaning that individuals that were captured on windward reefs, and especially males, were more likely to have large home range. The higher biomass and composition of prey species communities in windward habitats (Fulton and Bellwood 2005; Castro-Sanguino et al. 2017) may play a role in driving these patterns, yet formulating hypotheses about the ecological drivers of such patterns is hazardous, especially in the absence of supporting literature on shark behaviour.

The inclusion of the reef exposure variable, as well as habitat availability, in the modelling framework was not meant for interpretation purpose but as a way of controlling for potential confounding factors. This enabled to assert the effect of human proximity on home range and fidelity with more confidence. Increased home range in response to human proximity has implications for the energy budget of individuals, as this response could be associated with increased locomotor costs, thereby raising energy expenditure (Lowe 2001; Whitney et al. 2016). If this expenditure is not balanced by increased food intake this could result in lower subsidies to allocate towards reproduction or somatic growth, thus impacting individual fitness. Such impact could ultimately be responsible for amplifying, or even having set up, grey reef shark population declines in areas close to human activities (Juhel et al. 2017).

Investigating a large variety of behavioural traits and their variations with human proximity is crucial to determine which aspects of human activities impact marine predators. Discerning whether direct fishing pressure, indirect fishing pressure on prey species, or mere boat frequentation of reefs are detrimental to populations can help in identifying appropriate conservation measures. New Caledonia and its strong human population density gradient provides a good experimental framework to bring answers in this perspective. By bringing tangible information on the variations of several behavioural traits of the grey reef shark with human proximity, the present study highlights the pertinence of the approach and the importance of implementing it in future work over other behavioural traits and other species.

References

The references for this article are located in the reference section of the thesis manuscript.

Supplementary Material

S1. Shark tagging and acoustic array deployment procedures.

Shark tagging

147 grey reef sharks were internally fitted with V16 acoustic coded transmitters (68 mm x 16 mm; frequency: 69 kHz; high power output; transmission delay times: random between 30 and 90 s; VEMCO Ltd., Halifax, Canada). Sharks were targeted along the outer slope of the barrier reef, where the receivers were deployed. Sharks were caught on a 16/0 barbless, non-stainless, non-offset circle hook (Mustad 39960D) attached to a floating drum line. Circular hook are designed to hook in the corner of the jaw, facilitating their removal. When removal is not possible, non-stainless hook rusting will supposedly facilitate their fall. Captured animals were processed alongside a small runabout, where total length, sex and maturity were determined. Maturity state was determined for males based on the extension and calcification of the intromittant organs (claspers); for females it was extrapolated from total length according to Robbins (2006). The V16 transmitter was surgically implanted in the peritoneal cavity. Hooks were removed from sharks before release when possible.

Acoustic array deployment

Sixty-two VR2W acoustic receivers (VEMCO Ltd., Halifax, Canada) were deployed from July 2015 to December 2018 across four regions of the New Caledonian archipelago (D'Entrecasteaux, Chesterfield, Great Northern Lagoon [GNL], Noumea; Fig. 1). Receivers were moored on the reef slope at 20 m depth, approximately 1 m from the substrate facing upward. This configuration has previously been found to be suitable for monitoring grey reef sharks on coral reefs (Field et al., 2010; Heupel et al., 2010). Moorings consisted of a 3 m-long nylon rope, maintained vertical by 20 cm-wide pressure-proof buoy, and attached to the reef matrix by a 2 m-long galvanized steel chain and shackle. Receivers were attached to the rope with cable ties, and were covered with three layers of antifouling paint to prevent benthic organisms from colonizing the sensor and impairing reception performance (Heupel et al., 2008). Data was downloaded and batteries replaced at least once a year.

Home Range



Figure S2. Residual plots of best subset models for each of the five behavioural indices (continued).

Day-night attendance



Figure S2. Residual plots of best subset models for each of the five behavioural indices (continued).

Fidelity



Figure S2. Residual plots of best subset models for each of the five behavioural indices.

Table S3. Selected models. For each of the five behavioural indices (home range, Day-Night attendance, Morning-Afternoon attendance, residency and fidelity), best subset variable selection were performed. Here are presented the single best models, i.e. the models with best AIC. Type-III ANOVAs were performed to assess the significance of effects of the explanatory variables on the behavioural indices.

	Predictor	Sum of squares	Df	F value	p value	
Home Range	(Intercept)	12	1	20	3.6e-05	***
Adjusted R ² = 0.363 F-statistic = 7.44 on 6 and 62 df p-value = 5e-06	Mat. Stage	7.6	1	13	0.00073	***
	Receiver spacing	2.4	1	4.1	0.048	*
	Gender	0.48	1	0.79	0.38	
	Travel time	3.8	1	6.3	0.015	*
	Wind exp.	7.3	1	12	0.00089	***
	Gender : Wind exp.	5	1	8.4	0.0053	**
	Residuals	37	62			
Day-Night attendance Adjusted R ² = 0.017 F-statistic = 2.49 on 1 and 84 df p-value = 0.119	(Intercept)	1.4	1	2.6	0.11	
	Wind exp.	1.3	1	2.5	0.12	
	Residuals	43	84			
Morning-Afternoon attendance Adjusted R ² = 0.067 F-statistic = 5.52 on 1 and 62 df p-value = 0.022	(Intercept)	8.6e-05	1	0.0011	0.97	
	Wind exp.	0.43	1	5.5	0.022	*
	Residuals	4.9	62			
			Df	χ^2	p value	
Residency Pseudo-R ² = 0.16 Log-likelihood = 34.9 on 4 df	(Intercept)		1	17	3.9e-05	***
	Mat. Stage		1	6.1	0.014	*
	Gender		1	6.5	0.011	*
			Df	LR χ^2	p value	
Fidelity	Habitat availability		1	4.6	0.032	*
Pseudo-R² = 0.06 Null deviance = 148.3 on 117 df Residual deviance = 139.4 on 115 df	Travel time		1	7.3	0.0069	**

Table S4. Selected model for home range and residency calculated excluding the mating season. Here are presented the single best models, i.e. the models with best AIC. Type-III ANOVAs were performed to assess the significance of effects of the explanatory variables on the behavioural indices.

	Predictor	Sum of squares	Df	F value	p value	
Home Range (outside mating season) Adjusted R ² = 0.103 F-statistic = 4.9 on 2 and 66 df p-value = 0.0104	(Intercept)	14	1	17	0.00011	***
	Mat. Stage	3.5	1	4.3	0.043	*
	Travel time	4.3	1	5.1	0.027	*
	Residuals	55	66			
			Df	χ^2	p value	
Residency (outside mating season) Pseudo-R ² = 0.133 Log-likelihood = 23.1 on 4 df	(Intercept)		1	15	0.00014	***
	Mat. Stage		1	6	0.015	*
	Gender		1	5.3	0.021	*



Figure S5. Standardized coefficients and partial dependency plots of the best selected model for fidelity. The best model explaining individual fidelity was used to plot (A) standardized coefficients of and (B) partial dependency from explanatory variables. Standardized coefficients of biological intrinsic traits (A1) and habitat variables (A2) are displayed with coloured dots, in blue for positive effects and in red for negative effects. Blank circles represent an absence of effect as the corresponding explanatory variable was not selected in the best model. Bars represent standard errors and a significant difference from a value of zero is informed with an asterisk. Partial dependence of the probability of fidelity from travel time from Noumea (B1) and habitat availability (B2) are displayed in black. Grey shading represent 95% confidence interval of predicted probability of fidelity.





Conclusion

L'impact de l'Homme sur les populations de requins de récif ne se limite pas à une diminution de leur abondance et biomasse. Ce chapitre a en effet permis de souligner l'importance d'étudier également des effets indirects sur le comportement des individus. L'emploi de la télémétrie acoustique a ici permis d'estimer divers aspects de leur utilisation de l'espace, et le contexte calédonien a rendu possible l'évaluation des effets anthropiques sur ces aspects du comportement de l'espèce.

L'absence de pêcheries commerciales ou traditionnelles ciblant les requins en Nouvelle Calédonie a amené à supposer *a priori* que la pêche directe pourrait ne pas être le principal responsable des déclins d'abondances de requins de récif observés dans les récifs proches de l'Homme (Juhel et al. 2017). Dans le cas d'une incidence d'une forte pression de pêche directe, une diminution de l'occurrence des phénotypes aventureux et actifs aurait été attendu (Uusi-Heikkilä et al. 2008; Pauli and Sih 2017). Ainsi, un tel scenario aurait amené à présumer une limitation de l'utilisation de l'espace dans les populations les plus proches de l'Homme, traduite par exemple par des domaines vitaux plus restreints ou une résidence et une fidélité au site plus importante. Or les résultats présentés ici ne supportent pas cette hypothèse. La taille des domaines vitaux et les niveaux de fidélité présentent même une tendance opposée en réponse à la proximité humaine.

Il est toutefois difficile de conclure de ces tendances que l'incidence de la pêche directe n'est pas le mécanisme principal par lequel l'Homme affecte les populations de requin gris. Cette étude, comme de nombreuses autres études en milieu naturel en conditions non contrôlées, ne permet de mettre en évidence que des corrélations entre proximité à l'homme et comportement. Ainsi, les mécanismes par lesquels ces variables sont liées sont difficiles à établir. Par exemple, l'augmentation du domaine vital proche de l'Homme peut à la fois être une cause du déclin des populations et une de ses conséquences. En effet, une réduction de la biomasse en proies dans les zones proches de l'Homme pourrait causer un déplacement accru des animaux en recherche de nourriture, et donc une perte de *fitness* pouvant résulter en un déclin des populations sur le long terme. Alternativement, la réduction des densités de requins proche de l'Homme pourrait se traduire par des déplacements plus conséquents liés à la recherche de partenaires pour la reproduction.

Quel qu'en soit le mécanisme, l'impact des activités humaines sur les populations de requin gris en Nouvelle Calédonie est incontestable. Ce constat souligne l'importance de mettre en place des mesures adaptées pour la protection de cette espèce et des requins de récif en général. L'objectif de la suite de ce travail de thèse est d'acquérir des informations pertinentes sur l'utilisation de l'espace par cette espèce, afin de déterminer les conditions selon lesquelles de telles mesures peuvent apporter un bénéfice pour la protection de cette espèce. Ainsi, les déplacements à large échelle spatiale seront investigués dans le chapitre suivant pour informer sur la connectivité des populations et l'identification de zones de protection prioritaire.

PARTIE II

Etude de l'utilisation de l'espace pour informer des mesures de protection adaptées L'impact des activités humaines sur le requin gris ne se limite donc pas aux mortalités induites par la pêche, mais concerne également le comportement des individus avec des conséquences potentiellement néfastes à leur *fitness*. Ce constat souligne d'autant plus la nécessité de mesures efficaces pour la protection de cette espèce.

La mise en place de mesures de protection efficaces pour cette espèce repose notamment sur la compréhension des déplacements des individus à diverses échelles spatiales et temporelles. Le chapitre 3 a pour objectif d'identifier les capacités de déplacement à grande échelle de l'espèce, c'està-dire sur plusieurs dizaines à centaines de kilomètres. De tels déplacements sont une source de vulnérabilité car pouvant amener les individus à faire face à des menaces nouvelles et à voyager audelà des limites des zones protégées. Ce chapitre 3 permet d'évaluer cette source de vulnérabilité en identifiant les variations spatiales, temporelles et individuelles de tels déplacements.

Le chapitre 4 s'intéresse aux déplacements des individus à une échelle spatiale plus réduite et ainsi plus cohérente avec les mesures de protection usuelles que sont les Aires Marines Protégées.

Chapitre 3 : Etude des déplacements à large échelle spatiale

L'objectif de ce chapitre est d'identifier les capacités de déplacements à grande échelle du requin gris de récif. L'étendue du réseau de récepteurs acoustiques, couvrant une distance de près de 700 km entre Nouméa et les atolls d'Entrecasteaux, est particulièrement appropriée à l'étude des déplacements à large échelle spatiale. Ces déplacements de grande amplitude étant considérés comme rares chez cette espèce, le marquage d'un grand nombre d'individus, près de 150, est lui aussi approprié pour la détection de tels évènements. L'identification des routes empruntées, des individus impliqués et du timing de tels déplacements permet ensuite de discuter des implications pour la conservation de cette espèce.

ARTICLE 2 : Repeated long-range migrations of adult males in a common Indo-Pacific shark

REPORT



Repeated long-range migrations of adult males in a common Indo-Pacific reef shark

Lucas Bonnin^{1,2} · William D. Robbins^{3,4,5,6} · Germain Boussarie^{1,2} · Jeremy J. Kiszka⁷ · Laurent Dagorn² · David Mouillot^{2,8} · Laurent Vigliola¹

Received: 14 March 2019/Accepted: 5 September 2019 © Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2019

Abstract The grey reef shark, Carcharhinus amblyrhynchos, is one of the most abundant coral reef sharks throughout the Indo-Pacific. However, this species has been critically impacted across its range, with well-documented population declines of > 90% attributed to human activities. A key knowledge gap in the successful implementation of grey reef shark conservation plans is the understanding of large-scale movement patterns, along with the associated biological and ecological drivers. To address this shortfall, we acoustically monitored 147 adult and juvenile grey reef sharks of all sexes for more than 2 yr across the New Caledonian archipelago, West Pacific. Here, we document multiple adult males undertaking return journeys of up to nearly 700 km in consecutive years. This constitutes the first evidence of repeated long-range migrations for this species. Although only a limited number of adult males were definitively tracked undertaking

Topic Editor Michael Lee Berumen

Electronic supplementary material The online version of this article (https://doi.org/10.1007/s00338-019-01858-w) contains supplementary material, which is available to authorized users.

Lucas Bonnin lucas.bonnin@ird.fr

- ¹ Laboratoire d'Excellence Labex Corail, ENTROPIE, UMR IRD-UR-CNRS 250, Centre IRD de Nouméa, IRD (Institut de Recherche pour le Développement), BP A5, 98800 Nouméa Cedex, New Caledonia, France
- ² MARBEC, UMR IRD-CNRS-UM-IFREMER 9190, Université de Montpellier, Languedoc-Roussillon, 34095 Montpellier Cedex, France
- ³ Wildlife Marine, Perth, WA 6020, Australia
- ⁴ Department of Environment and Agriculture, Curtin University, Perth, WA 6102, Australia

migrations, similar timing in changes in the detection patterns of a further 13 animals, mostly adult males, suggests this behavior may be more common than previously thought. The paucity of evidence for juvenile migrations and timing of adult movements suggest that mating is the motivation behind these migrations. Our results have important implications for management, given the potential of mature individuals to recurrently travel outside managed or protected areas. Future management of this species clearly needs to consider the importance of large-scale migratory behaviors when developing management plans.

Keywords Reef shark · Migration · Male-biased dispersal · Telemetry · New Caledonia

Introduction

Migration is an iconic and critical movement pattern across the animal kingdom. The terrestrial environment has many examples of animals migrating for food acquisition, including wild geese (Owen and Gullestad 1984) and

- ⁵ School of Life Sciences, University of Technology Sydney, Sydney, NSW 2007, Australia
- ⁶ Department of Biodiversity, Conservation and Attractions, Perth, WA, Australia
- ⁷ Marine Sciences Program, Department of Biological Sciences, Florida International University, 3000 NE 151st Street, North Miami, FL 33181, USA
- ⁸ Australian Research Council Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook University, Townsville, QLD 4811, Australia

monarch butterflies (Urquhart and Urquhart 1978) travelling between winter and summer grounds, or wildebeest hordes following water and suitable grazing grounds in the Serengeti (Thirgood et al. 2004). Despite the inherent difficulty in tracking marine animals over long distances and time periods, some migrations are similarly documented for large marine vertebrates. These include baleen whales (Katona and Beard 1990; Double et al. 2014), sea turtles (Hays et al. 1999; Read et al. 2014), tiger sharks (Werry et al. 2014) and tunas (Block et al. 2005), each of which undergo long seasonal migrations between feeding and reproductive grounds. However, such migratory movements are poorly documented in elasmobranchs, particularly in smaller species. Migrations can put these species at risk, as such movements can bring them to face numerous threats and to travel beyond the scale of traditional management units (Harrison et al. 2018).

Shark migrations are thought to be driven by several biological and environmental factors. Temperature variations are a common cause of seasonal shark movements, through either direct or indirect means. Lemon sharks, Negaprion brevirostris, maintain their thermal range by migrating along the Florida coast in response to seasonal changes in water temperature (Reyier et al. 2014). Similarly, Port Jackson sharks, Heterodontus portusjacksoni, show comparative summer-winter movement patterns along the south-east coast of Australia (Bass et al. 2017). Dusky sharks, Carcharhinus obscurus, seasonally migrate along the coast of South Africa. However, this is more likely an indirect response to temperature, as they follow the winter migrations of the sardine, Sardinox sagax (Hussey et al. 2009). The reproductive cycle of species, including mating and parturition, can also be a driver behind sharks migrations. Annual and bi-annual migrations for reproduction have, respectively, been observed in grey nurse sharks, Carcharias taurus, along the east coast of Australia (Bansemer and Bennett 2011) and great white sharks, Carcharodon carcharias, across the Eastern and Western Pacific (Domeier and Nasby-Lucas 2013; Bruce and Bradford 2015; Robbins et al. 2015). Similarly, sandbar sharks, Carcharhinus plumbeus, also seasonally relocate toward likely mating sites in Hawaii (Papastamatiou et al. 2010).

The grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, is one of the most abundant sharks on tropical Indo-Pacific coral reefs. However, severe depletions in populations have been documented across its range. Reductions in abundance of over 90% have been reported in New Caledonia (Juhel et al. 2017), the Australian Great Barrier Reef (GBR; Robbins et al. 2006), and across the Hawaiian Islands (Friedlander and DeMartini 2002). This is a serious cause for concern, given that grey reef sharks exert both direct and indirect effects on prey species abundance and distribution (Rizzari et al. 2014; Rasher et al. 2017), which can extend to a wide variety of coral reef prey species (Robbins and Renaud 2015; Roff et al. 2016). Given the potential role grey reef sharks may play in reef trophodynamics, factors relevant to this species' conservation and vulnerability, such as movement patterns and migratory behavior, are essential to understand.

Dispersal patterns are relatively well documented in grey reef sharks. On the world's largest contiguous coral reef, the Australian GBR, high levels of mitochondrial DNA differentiation have been found in the grey reef shark population, particularly for female sharks (Momigliano et al. 2017). However, relatively low levels of nuclear DNA differentiation also occur (Momigliano et al. 2015), suggesting greater levels of male movement. This hypothesis of female philopatry in this species, with gene dispersal biased toward males, is empirically supported by limited movements of tagged females observed during the parturition season, combined with higher rates of movements for male grey reef sharks in the central GBR (Espinoza et al. 2015). Although grey reef sharks generally show high levels of residency (Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015) and long-term site-fidelity (Field et al. 2010; Barnett et al. 2012), satellite and acoustic telemetry have revealed occasional long-range movements of up to 900 km from tagging location (Barnett et al. 2012; White et al. 2017).

These large-scale movements of grey reef shark have yet not revealed any cyclical patterns, nor directionality, which could be considered as evidence of migration (Dingle and Drake 2007). Yet, such behavior is certainly possible, and would explain some of the large-scale malebiased genetic and dispersal patterns previously documented (Momigliano et al. 2015, 2017). Understanding the extent of the potential bias toward male dispersal is important for population health assessment, as this introduces further complexity in population dynamics. Moreover, the existence of migrations in grey reef sharks has large implications for the management of this species as current measures are often based on spatial fishing regulation (i.e., GBR), whose benefits would be negated for the components of the population migrating outside protected areas.

This study aims at determining if grey reef sharks, and especially males, are migrating. To achieve this, 147 sharks were fitted with acoustic transmitters and their long-range movement patterns were investigated over consecutive years across the New Caledonian archipelago. Our study provides novel information on the movement behavior of the grey reef shark and discusses its conservation and population dynamics implications.

Materials and methods

Study area

New Caledonia is a vast archipelago located in the Coral Sea, West Pacific. It has a 400 km-long main island surrounded by a continuous barrier reef encompassing one of the largest coral reef lagoons in the world. The main island's barrier reef is characterized by a strong gradient of human impact, ranging from the densely populated southern capital of Noumea to the uninhabited northern lagoon (D'Agata et al. 2016; Juhel et al. 2017, 2019; Fig. 1). The archipelago also includes remote atolls, such as D'Entrecasteaux atolls, separated from the main island northern lagoon by a 35 km-wide deep sea channel, and Chesterfield atoll, located in the center of the Coral Sea, more than 400 km west of the main island.

Acoustic receiver array

Sixty-two VR2W acoustic receivers (VEMCO Ltd., Halifax, Canada) were deployed from July 2015 to November 2017 in four regions of the New Caledonian archipelago (D'Entrecasteaux, Chesterfield, Great Northern Lagoon [GNL], Noumea; Fig. 1). Eight additional receivers were deployed along the west coast of the main land to monitor inter-regional movements. Receivers were anchored on the reef slope at 20 m depth, approximately 1 m from the substrate facing upwards. This configuration has previously been found to be suitable for monitoring grey reef sharks on coral reef habitats (Field et al. 2010; Heupel et al. 2010). Moorings consisted of a 3 m-long nylon rope, maintained vertically by 20 cm-wide pressure-proof buoy, and attached to the reef matrix by a 2 m-long galvanized steel chain and shackle. Receivers were attached to the rope with cable ties, and covered with three layers of antifouling paint to prevent benthic organisms from colonizing the sensor and impairing reception performance (Heupel et al. 2008). Data were downloaded and batteries replaced at least once a year. Range tests were performed over 33 receivers of the array and revealed decreasing detection probability with increasing distance, following a sigmoidal curve with $D_{50} = 153$ m (distance for which 50% of emissions are detected, see ESM A for more details).



Fig. 1 Acoustic receivers array and sampling effort. Each red dot represents a VR2W acoustic receiver. Numbers of caught and tagged grey reef sharks, *Carcharhinus amblyrhynchos*, for each region and at each receiver location are indicated

Shark tagging

A total of 147 grey reef sharks were tagged along the outer slope of barrier reefs, at some of the locations where receivers were deployed (Fig. 1). Sharks were caught on a 16/0 barbless circle hook attached to a floating drum line. Hooks were removed from sharks before release when possible. Captured animals were processed while supported in dorsal posture in a tonic state, alongside a small runabout, where total length (TL), sex and maturity stage were determined. Maturity stage was determined for males based on the extension and calcification of the claspers; for females it was extrapolated from total length according to Robbins (2006). Sharks were internally tagged with V16 acoustic coded transmitters (68 mm \times 16 mm; frequency: 69 kHz; high power output; transmission delay times ranging from 30 to 90 s; VEMCO Ltd., Halifax, Canada).

Individual movement patterns

Each shark's detection pattern was individually examined and categorized as migratory or non-migratory, and resident or not. Sharks were considered migratory if they underwent return trips outside their tagging region identified by detections on acoustic receivers leading away from the tagging region and subsequently returning to it. The timing of recorded migrations were compared and used to identify potential seasonal patterns in sharks' behavior. Where possible, a "migration season" was defined as the months encompassing all migrations events. Sharks were considered resident if they were detected on their tagging region array on all months outside the migration season. Resident migratory sharks referred to animals that were both residents and migratory, as migratory behavior did not exclude individuals from being resident for the remaining non-migration season.

Migratory sharks

For resident migratory individuals, the duration of absences from tagging region that corresponded to migration events could be measured. A minimum migration duration (MMD) was thus defined as the minimal value observed among all these measures. For each migration event, maximal recorded distance was calculated as the most direct sea distance between the furthest receiver reached during this migration and the closest receiver of the tagging region array. To identify any potential link between maximal recorded distance and shark body length, a linear model was built with shark total length and shark identity as predictor variables. Swimming speeds between receivers during a migration event were calculated using the departure and arrival dates and times at each receiver and their most direct sea distances. The correlation between maximal recorded distance and absence duration for each migration event was also analyzed.

Potential migratory sharks

Some non-resident but migratory sharks may have been tagged during a migration event, thus remaining mostly undetected year-round in their tagging region except during the migration season. In order to attempt identifying such individuals, we considered that migratory behavior was possible for animals that were present in their tagging region at most one month outside the migration season and at least one month during the migration season.

Some resident migratory sharks may also have migrated to regions outside our receiver array. A two-step procedure was used to attempt identifying such migratory animals. First, we identified resident sharks that were undetected for periods longer than the MMD during the migration season, assuming that the MMD could be used as a benchmark to determine whether these periods were long enough to allow migration to occur. Second, Wilcoxon paired tests were used to assess if maximal absence during the migration season was longer than absences outside the migration season, considering that similar absence durations should not raise particular suspicion about a migratory behavior.

Residency and mobility within the tagging region

To test whether residency varied with gender and maturity stage, proportions of resident adult males, adult females and juveniles were compared with a Pearson's χ^2 test. For resident individuals, mobility was calculated as the cumulative straight-line distance travelled between consecutively visited acoustic receivers inside the shark's tagging region. Mobility values were calculated separately for the migration and the non-migration season and standardized to daily values. The ratio of mobility between the two seasons was calculated and then compared to one for adult males, adult females and juveniles with a two-sided Wilcoxon test. Here, a ratio of one indicates similar mobility during and outside the migration season, and a ratio greater than one indicates greater mobility during the migration season.

Results

Among the 147 grey reef sharks fitted with acoustic transmitters, 30 showed no detection after a 2-week post-capture period and were subsequently excluded from all analyses. Three other individuals were excluded from analyses, as the receiver they were tagged at was lost,
preventing identification of their residency status. These three animals were never detected outside their tagging region. Analyses were therefore performed on 114 individuals, comprising 51 adult males, 18 adult females and 45 juveniles (Table 1). Overall, these individuals were monitored over a 29 calendar-month period, equating to 2215 individual tracking months.

Three main movement patterns were identified in relation to migratory behavior, with (i) six individuals showing unequivocal evidence for migration, (ii) thirteen individuals showing potential migratory behavior, and (iii) 46 individuals showing unequivocal absence of migration. Data were insufficient to categorize the remaining 49 individuals.

Evidence of long-range migration for six adult males

Six sharks (IDs 92, 97, 101, 104, 108 and 111) underwent a long-range return migration between July and September, travelling up to 340 km from their tagging region. All were similar-sized adult males (mean TL 160 ± 5 cm SD) caught at Noumea. Migrations consisted of consecutive northward detections along the west coast, followed by a southward return. Migrations were observed on two consecutive years (2016 and 2017) for four individuals (IDs 92, 97, 101 and 104; Fig. 2) and on a single year (2017) for the remaining two animals (IDs 108 and 111; ESM B), totalling ten conclusive migration events. Detections off the west coast receivers corresponding to the migrations were temporally consistent across the 2 yr, occurring between 17 July and 13 September in 2016, and between 2 July and 23 August in 2017. A migration season was thus identified as July-September. The two individuals showing a single year's migration (IDs 108 and 111) were tagged in late September 2016, which thus appears too late to detect migration that year.

All but one migratory shark were resident to the Noumea region (Fig. 3). While IDs 92, 97, 101, 104 and 108 left their region of residency in Noumea between July and September, ID 111 was detected only briefly in this region in both 2016 and 2017. Instead, this individual was repeatedly detected on the *Bourake* receiver, 53 km north of Noumea, suggesting residency in this area (ESM B).

Absence periods corresponding to migration events were measured for the five resident migratory sharks and ranged from 14 to 86 days, with an average of 41 days (SD = 24 days). The minimal migration duration (MMD) was thus defined as 14 days. Maximal recorded distance from Noumea for the ten migration events ranged from 113 to 340 km, with an average of 233 km (SD = 78 km). The duration of absence from Noumea was not correlated to travelled distance (Spearman's $\rho = 0.56$, p value = 0.11), indicating that sharks either swam at different speeds, paused during their journeys or undertook travel outside the acoustic array range. Linear regression of the maximal recorded distance over shark length and identity resulted in a good fit (model p value = 0.003, adjusted- $R^2 = 0.94$) and revealed that maximal recorded distance was better explained by shark identity (80% of total explained variance) than shark length (20% of total explained variance). This implies that sharks travelling far on a given year were also travelling far on the following year. Swimming speeds recorded for movements between the west coast receivers ranged from 1.49 to 80 km/day, with an average of 31 km/day.

Comparison with other individual's detection patterns

Apart from the six migratory individuals, only three other sharks were detected outside their tagging region. Once again, all were adult males. However, their movement

Table 1	Gender,	ontogenetic	stage and	l sex ratio	o of grey	reef sharks	sampled in	the four studied	l regions
---------	---------	-------------	-----------	-------------	-----------	-------------	------------	------------------	-----------

	· e e	e ; 1	e	
	Chesterfield	Entrecasteaux	Great Northern lagoon	Noumea
Juvenile female	17	5	4	0
Adult female	0	11	5	2
Juvenile male	5	5	4	5
Adult male	10	14	11	16
Sex ratio	Balanced (binomial test p value = 0.86)	Balanced (binomial test p value = 0.74)	Balanced (binomial test p value = 0.31)	Male-biased (binomial test p value < 0.001)
Adult sex ratio	Male-biased (binomial test p value = 0.002)	Balanced (binomial test p value = 0.69)	Balanced (binomial test p value = 0.21)	Male-biased (binomial test p value = 0.001)



Fig. 2 Consecutive long-range migrations of four adult males caught in Noumea. Arrows represent movements during migration events, colored in green for forward movements and in red for return movements. Central charts show the detections on acoustic arrays

outside (black dots) and during migration events (red and green dots, corresponding to movements presented by arrows). Vertical shading represents the migration season (July–September)

patterns differed from the migratory individuals. One individual was tagged in the GNL (ID 81) and two at Noumea (IDs 107 and 113). ID 81 was resident to the GNL and was detected once in August 2016 on the nearby *Wala* receiver, 25 km south of the GNL on the west coast. This

shark was absent from the GNL less than 7 days during this trip, suggesting this did not correspond to a migration. IDs 107 and 113 were detected off the west coast (*Bourail* and *Bourake* receivers; ESM C), located 113 and 53 km north of Noumea, respectively. Both sharks were only detected in



Fig. 3 Classification of detection patterns. The upper part of the diagram represents the individuals—represented as red, blue and green spots for adult female, adult male and juvenile individuals— whose detection pattern evidenced a migratory behavior. The lower

part of the diagram represents the rest of individuals, for which similarities with identified migratory sharks were searched for in their tagging region detection patter their tagging region, Noumea, during the migration season, at the time they were tagged and the year after. ID 107 was detected on the *Bourail* receiver on eight out of 9 months between October 2016 and June 2017, suggesting residency around this receiver. ID 113 was not detected in our array outside the migration season.

Overall, IDs 107 and 113 displayed similar patterns to migratory individual ID 111: They were detected in their tagging region on two consecutive years exclusively during the migration season and the time of capture matched with the migration season. This strongly suggests that these animals were tagged during migratory movements. Eleven other sharks displayed a similar detection pattern, being mostly absent from their tagging region outside the migration season and detected during the migration season on two consecutive years. However, none of them were detected on any receiver outside their tagging region. These eleven sharks were nine adult males tagged in D'Entrecasteaux (n = 1), Chesterfield (n = 4) and GNL (n = 4), one juvenile male tagged in Chesterfield and one adult female tagged in D'Entrecasteaux (Fig. 3). These 13 suspected migratory animals (including IDs 107 and 113), together with migratory ID 111, will hereafter be called seasonal transients (ESM C).

On the other hand, and similarly to the five resident migratory individuals, three other adult males that were resident to their tagging region outside the migration season showed an absence period greater than the MMD (14 days) during the migration season (Fig. 3, ESM D). One was tagged in the GNL (ID 34: maximal absence period of 23 days during migration season) and the other two in Noumea (ID 114: 17 days, ID 112: 51 days). These absences were of sufficient duration for migration to have occurred, however, given they were of comparative duration to absences observed throughout the rest of the year (paired Wilcoxon test p value = 0.38), we could not conclude whether it corresponded to migration. Nineteen other resident adult males did not show any absence greater than 14 days during the migration season and were therefore considered as non-migratory (Fig. 3, ESM C).

Most resident juvenile sharks did not show potential for migration to have occurred. Twenty-two out of the 28 resident juveniles did not show any absence greater than 14 days during the migration season and were therefore considered as non-migratory. The remaining six resident juveniles showed absence periods ranging from 14 to 43 days (mean 23 ± 3 days SD; Fig. 3, ESM D), however again, given these absences were comparable to absence periods observed during the rest of the year (paired Wilcoxon test *p* value = 0.66) we could not determine whether these absences were due to migration.

In contrast, 5 out of 10 resident adult females did show an absence (24–36 days; mean 31 ± 5 days SD) greater

than 14 days during the migration season and significantly greater than the absence outside the migration season (Wilcoxon paired test p value = 0.03; Fig. 3, ESM D). However, none of these females were detected outside their tagging region. The other five resident adult females did not show any absence greater than 14 days during the migration season and were therefore considered as non-migratory.

Among the 48 non-resident sharks, 13 were suspected to be migratory (seasonal transients) and 35 (12 adult males, 16 adult females, 7 juveniles) showed insufficient data to conclude about potential migration.

Increased mobility of adult males during the migration season

Resident sharks represented 65 out of the 114 studied individuals (57%), among which 27 were adult males, 10 were adult females and 28 were juveniles. Non-resident sharks consisted of 24 adult males, 8 adult females and 17 juveniles. The proportion of residents was not significantly different between the three groups (χ^2 test p value = 0.66). Among the residents, mobility of adult males was significantly greater during than outside the migration season (Wilcoxon test p value < 0.001), while no significant difference was observed for adult females or juveniles (Wilcoxon test p value = 0.90 and 0.55, respectively; Fig. 4). This pattern remained when the five resident migratory adult males were excluded from the test (adult males: Wilcoxon test p value = 0.002), and when all sharks from the Noumea region were excluded (adult males: Wilcoxon test p value = 0.007). These results show that adult males are clearly undertaking the greatest movements during the migration season.

Discussion

This study presents four definitive records of return migration on two consecutive years, and two definitive records of single-year return migration in male grey reef sharks, suggesting male-biased migration in this species. All migrations occurred within a specific, narrow timeframe, suggesting seasonality could be an important factor in this behavior. Tracked movements ranged from 226 to 680 km, constituting the first empirical evidence of longrange return migration in this species. Detections on successive acoustic receivers suggest individuals travelled with definite directionality, although this may in part be due to the topography of the western New Caledonian coastline, and the subsequent acoustic array positioning. Yet the overall directionality of these trips, together with the time of year and long-range scope far beyond the usual



Fig. 4 Relative mobility during versus outside the migration season for juveniles, adult females and adult males. For each shark, mobility between receivers inside tagging region arrays was measured during and outside migration season as daily values. A ratio was computed to test for a significant increase in mobility during migration season (ratio > 1: increased mobility during migration season)

home range reported for this species (Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015), correspond to the definition of migration (Dingle and Drake 2007).

Altogether, migratory behavior was confirmed for six adult males, and postulated for a further 13 individuals, 12 of which were also male. Although investigating absence periods in resident sharks revealed that five adult females showed absence periods long enough to enable migration, this information alone cannot support the hypothesis of a migratory behavior. Unlike seasonal transients, they were not detected on many different receivers during the migration season (ESM E). Moreover, general movement patterns of adult females, with no increase in mobility and no long-range movement observed during this season, cannot suggest relocation far away from their residency area. While it appears that these females did undertake some form of relocation during migration season, this could instead be consistent with displacement toward close-by but un-monitored parts of the reefs, like lagoons and reef passes.

It is possible that our observations of male-biased migration may be in part due to significantly more adult males (n = 51) being investigated than adult females (n = 18), particularly given extensive movements were only observed in adult males tagged in Noumea, where few adult females were sampled (n = 2). Yet, several other lines of evidence corroborate a male bias in migratory behavior: (i) no adult females were detected outside their tagging region, while nine adult males were; (ii) mobility was found to increase during the migration season for adult males but not for adult females; this pattern remained when excluding sharks from Noumea; and (iii) seasonal transients, for which migratory behavior is strongly suspected, are almost exclusively adult males with only one adult female. This pattern of enhanced male movements is supported by previous tracking work on the GBR (Espinoza et al. 2015).

Several hypotheses arise concerning the drivers of malebiased migrations. Migratory behavior in sharks can be linked to various processes, including mating and parturition (Papastamatiou et al. 2010; Bansemer and Bennett 2011; Domeier and Nasby-Lucas 2013; Feldheim et al. 2014) or, in the context of a temporally variable environment, chasing a window of suitable conditions regarding prey availability (Hussey et al. 2009) or physiological demands such as thermal optimums (Revier et al. 2014). Environmental variability is unlikely to be driving migrations found, as not all tagged grey reef sharks were observed or suspected to migrate. Moreover, tropical environments are not subject to major thermal fluctuations, and the New Caledonian coral reef habitat remains suitable for reef sharks throughout the year. In addition, migratory sharks left Noumea as temperature was dropping, and returned at a time when water was colder (ESM F). Yet, temperature decline could still be a temporal cue for the timing of migrations, the cool season in New Caledonia being from June to September.

Sex-biased dispersal and the narrow window of these movements suggest that mating was the motivation behind the sharks' migrations. Mating season occurs between August and October on the Australian GBR, based on ovulation stage and mating scars (Robbins 2006). With New Caledonian sharks travelling between July and September, such migrations appear to begin just prior to the mating season, which would allow animals sufficient time to travel to mating locations. This hypothesis is supported by fresh bite marks being found on an adult male believed to have been caught shortly after returning from migration (ID 111, ESM G), potentially indicating competition from other males, or retaliatory bites from females following mating activity (Gilmore et al. 1983; Gordon 1993).

Further evidence that migrations were mating-oriented comes from the paucity of female and juvenile migration. Feeding on localized seasonal food sources such as fish spawning events have been documented for grey reef sharks, where large aggregations of camouflage grouper, *Epinephelus polyphekadion*, drive grey reef shark movements in the Fakarava pass in the Tuamotu archipelago, French Polynesia (Robbins and Renaud 2015; Mourier et al. 2016). However, it is unlikely that adult females and juveniles would not display similar movement patterns if food acquisition was the driving motivation for migrations in New Caledonia.

Habitat continuity has been suggested as a factor enabling large-scale grey reef shark movements (Heupel et al. 2010). As such, the wide deep channels separating the mainland and D'Entrecasteaux and Chesterfield reefs may provide sufficient barrier to hinder annual migrations among these locations. This may explain why we only identified unequivocal migration from males captured alongside the main island of New Caledonia. Although there were 52 adult males tagged across four areas of the archipelago, with seasonal transients identified in each of the four study regions, a clear pattern of migration was only found in individuals originating from the more human-populated southern Noumea region, and migrating northward along continuous reef. No adult males from the northern uninhabited GNL region were observed undergoing such migration south. While grey reef sharks therefore migrated along continuous reef, the pattern of directionality may be linked to anthropogenic pressure.

Human proximity is already known to affect grey reef shark populations in New Caledonia, by both lowering abundance (Juhel et al. 2017) and inducing cautious behaviors toward bait (Juhel et al. 2019). Our results suggest that human proximity could also affect males' movement behavior, although the underlying mechanisms are not yet clear. One possible hypothesis would be related to the Allee effect, with low southern shark population densities negatively affecting males' mating opportunities. Southern males may therefore move northwards during mating season to take advantage of higher shark densities, and more chances to encounter a potential mate. Another related hypothesis arises from the possibility of sexual segregation occurring in the southern region. Sexual segregation has occasionally been documented for this species (Economakis and Lobel 1998; Field et al. 2010), and given only two adult females were caught in the southern region compared with 16 adult males, the southern region showed a significant male bias in sex ratio in captures. As there is no reason to suspect that the observed sex ratio of captured sharks around Noumea does not reflect the actual proportions of males and females, then males would increase their mating opportunities by northward migrations given no such bias was found in the northern GNL region. Alternatively, a combination of male philopatry and spill-over of individuals from north to south due to differential abundances could also explain why only males caught in Noumea were observed to migrate. These migratory individuals could be northern males that settled in Noumea and came back to their natal ground for reproduction. No matter what the cause, it is unlikely that the predominantly northwards migration pattern is random, given migrating individuals actively moved from a lower-density area to higher-density regions.

These hypotheses can be further informed by the case of the long-range return trip of a grey reef shark from Osprey Reef, Coral Sea, to the GBR, reported by Barnett et al. (2012). This individual was an adult male as well and showed similar timing, leaving its home region in late June and returning to it in October. Yet, it presented opposite patterns than reported here, with an origin presenting a strong female-biased sex ratio and a destination characterized by higher human impact. This case suggests that other unknown factors could also have a role in driving migrations in this species and could explain that only individuals from Noumea were observed to migrate.

Not all adult males tagged in Noumea showed migration patterns. Seven out of 16 adult males were not observed nor suspected to have migrated, of which five were shown to remain in their region during the migration season. This suggests different modalities in the trade-off between the gain of mating in the northern region compared to the energy expenditure and risks involved with the journey. Given that all individuals undertaking migratory movements in 2016 undertook similar movements the following year, this suggests that the migrations observed here represent an individual strategy rather than an environmentdependent process. Reduction in inbreeding and lower competition with offspring can result in increased fitness irrespectively of the individual origin while reduction in competition with siblings can enhance inclusive fitness if the individual was born in its region of residency. Individual origin is not a known variable here but might thereby constitute a reason for the contrast in individual behavior observed in Noumea. This dichotomy could also come from individual actual ability to undergo such a trip, but our data did not support this hypothesis as body length was not found to be greater in migratory individuals and health status information was not available to inform the question.

While male-biased migratory behaviors in grey reef sharks may have ecological benefits, it can also make effective conservation of grey reef shark populations problematic. Male-biased dispersal introduces complexity into the spatial management of the species, as it suggests differential spatial requirements for males and females. As such, if all sexual and ontogenetic stages of a grey reef shark population are to equally benefit from spatial protection, then management must take migratory behaviors into consideration. However, given the large spatial scale in which males have been observed to move here and elsewhere (Barnett et al. 2012; White et al. 2017), protecting migrating males may be difficult. Large-scale annual movements similarly limit the efficacy of individual reef zonations such as those found on the GBR (Australian Government 2004), when males may travel across reefs of multiple fishing management zones. Instead, the specific timing of mating migrations lend itself to increased benefit from seasonal protection measures, such as fishing gear restrictions (Shiffman and Hammerschlag 2016) or seasonal closures. The identification of mating sites and migratory corridors would be similarly useful for the implementation of local protection measures as our results, besides highlighting their potential existence, bring

tangible information to narrow down their location and the time window when mating would occur.

Acknowledgements We thank the crew of the research vessel Amborella (Government of New Caledonia). This work is an outcome of the APEX project co-funded by the Total Foundation, the Pew Charitable Trusts and the Government of New Caledonia. Animals were handled according to current legislation of the New Caledonian Government (Permit no. 2015-1351/GNC), the South Province (Permit no. 479-2016/ARR/DENV) and the North Province (Permit no. 60912-1508-2015/JJC). We thank the Millenium Coral Reef Mapping Project for providing shapefiles used for the map fonts.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest On behalf of all authors, L. Bonnin states that there is no conflict of interest.

References

- Australian Government (2004) Great Barrier Reef Marine Park zoning plan 2003
- Bansemer CS, Bennett MB (2011) Sex- and maturity-based differences in movement and migration patterns of grey nurse shark, *Carcharias taurus*, along the eastern coast of Australia. Mar Freshw Res 62:596
- Barnett A, Abrantes KG, Seymour J, Fitzpatrick R (2012) Residency and spatial use by reef sharks of an isolated seamount and its implications for conservation. PLoS ONE 7:e36574
- Bass NC, Mourier J, Knott NA, Day J, Guttridge T, Brown C (2017) Long-term migration patterns and bisexual philopatry in a benthic shark species. Mar Freshw Res 68:1414
- Block BA, Teo SLH, Walli A, Boustany A, Stokesbury MJW, Farwell CJ, Weng KC, Dewar H, Williams TD (2005) Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. Nature 434:1121–1127
- Bruce B, Bradford R (2015) Segregation or aggregation? Sex-specific patterns in the seasonal occurrence of white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the Neptune Islands, South Australia. J Fish Biol 87:1355–1370
- D'agata S, Mouillot D, Wantiez L, Friedlander AM, Kulbicki M, Vigliola L (2016) Marine reserves lag behind wilderness in the conservation of key functional roles. Nature Commun 7:12000
- Dingle H, Drake VA (2007) What is migration? BioScience 57:113–121
- Domeier ML, Nasby-Lucas N (2013) Two-year migration of adult female white sharks (*Carcharodon carcharias*) reveals widely separated nursery areas and conservation concerns. Anim Biotelemetry 1:2
- Double MC, Andrews-Goff V, Jenner KCS, Jenner M-N, Laverick SM, Branch TA, Gales NJ (2014) Migratory movements of pygmy blue whales (*Balaenoptera musculus brevicauda*) between Australia and Indonesia as revealed by satellite telemetry. PLoS ONE 9:e93578
- Economakis AE, Lobel PS (1998) Aggregation behavior of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Johnston Atoll, Central Pacific Ocean. Environ Biol Fishes 51:129–139
- Espinoza M, Heupel MR, Tobin AJ, Simpfendorfer CA (2015) Residency patterns and movements of grey reef sharks (Carcharhinus amblyrhynchos) in semi-isolated coral reef habitats. Mar Biol 162:343–358

- Feldheim KA, Gruber SH, DiBattista JD, Babcock EA, Kessel ST, Hendry AP, Pikitch EK, Ashley MV, Chapman DD (2014) Two decades of genetic profiling yields first evidence of natal philopatry and long-term fidelity to parturition sites in sharks. Mol Ecol 23:110–117
- Field IC, Meekan MG, Speed CW, White W, Bradshaw CJA (2010) Quantifying movement patterns for shark conservation at remote coral atolls in the Indian Ocean. Coral Reefs 30:61–71
- Friedlander AM, DeMartini EE (2002) Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. Mar Ecol Prog Ser 230:e264
- Gilmore RG, Dodrill JW, Linley PA (1983) Reproduction and embryonic development of the sand tiger shark, *Odontaspis taurus* (Rafinesque). Fish Bull 81:25
- Gordon I (1993) Pre-copulatory behaviour of captive sandtiger sharks, *Carcharias taurus*. The reproduction and development of sharks, skates, rays and ratfishes. Springer, Dordrecht, pp 159–164
- Harrison A-L, Costa DP, Winship AJ, Benson SR, Bograd SJ, Antolos M, Carlisle AB, Dewar H, Dutton PH, Jorgensen SJ, Kohin S, Mate BR, Robinson PW, Schaefer KM, Shaffer SA, Shillinger GL, Simmons SE, Weng KC, Gjerde KM, Block BA (2018) The political biogeography of migratory marine predators. Nat Ecol Evol 2:1571–1578
- Hays GC, Luschi P, Papi F, del Seppia C, Marsh R (1999) Changes in behaviour during the inter-nesting period and post-nesting migration for Ascension Island green turtles. Mar Ecol Prog Ser 189:263–273
- Heupel MR, Reiss KL, Yeiser BG, Simpfendorfer CA (2008) Effects of biofouling on performance of moored data logging acoustic receivers. Limnol Oceanogr Methods 6:327–335
- Heupel MR, Simpfendorfer CA, Fitzpatrick R (2010) Large-scale movement and reef fidelity of grey reef sharks. PLoS ONE 5:e9650
- Hussey NE, McCarthy ID, Dudley SFJ, Mann BQ (2009) Nursery grounds, movement patterns and growth rates of dusky sharks, *Carcharhinus obscurus*: a long-term tag and release study in South African waters. Mar Freshw Res 60:571–583
- Juhel J-B, Vigliola L, Mouillot D, Kulbicki M, Letessier TB, Meeuwig JJ, Wantiez L (2017) Reef accessibility impairs the protection of sharks. J Appl Ecol 55:673–683
- Juhel J-B, Vigliola L, Wantiez L, Letessier TB, Meeuwig JJ, Mouillot D (2019) Isolation and no-entry marine reserves mitigate anthropogenic impacts on grey reef shark behavior. Sci Rep 9:2897
- Katona SK, Beard JA (1990) Population size, migrations and feeding aggregations of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in the western North Atlantic Ocean. Int Whal Comn 12:295–305
- Momigliano P, Harcourt R, Robbins WD, Jaiteh V, Mahardika GN, Sembiring A, Stow A (2017) Genetic structure and signatures of selection in grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*). Heredity 119(3):142
- Momigliano P, Harcourt R, Robbins WD, Stow A (2015) Connectivity in grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) determined using empirical and simulated genetic data. Sci Rep 5:13229
- Mourier J, Maynard J, Parravicini V, Ballesta L, Clua E, Domeier ML, Planes S (2016) Extreme inverted trophic pyramid of reef sharks supported by spawning groupers. Curr Biol 26:2011–2016
- Owen M, Gullestad N (1984) Migration routes of Svalbard barnacle geese *Branta leucopsis* with a preliminary report on the importance of the Bjørnöya staging area. Nor Polarinst Skr 181:67–78

- Papastamatiou YP, Itano DG, Dale JJ, Meyer CG, Holland KN (2010) Site fidelity and movements of sharks associated with oceanfarming cages in Hawaii. Mar Freshw Res 61:1366
- Rasher DB, Hoey AS, Hay ME (2017) Cascading predator effects in a Fijian coral reef ecosystem. Sci Rep 7:15684
- Read TC, Wantiez L, Werry JM, Farman R, Petro G, Limpus CJ (2014) Migrations of green turtles (*Chelonia mydas*) between nesting and foraging grounds across the Coral Sea. PLoS ONE 9:e100083
- Reyier EA, Franks BR, Chapman DD, Scheidt DM, Stolen ED, Gruber SH (2014) Regional-Scale migrations and habitat use of juvenile lemon sharks (*Negaprion brevirostris*) in the US South Atlantic. PLoS ONE 9:e88470
- Rizzari JR, Frisch AJ, Hoey AS, McCormick MI (2014) Not worth the risk: apex predators suppress herbivory on coral reefs. Oikos 123:829–836
- Robbins R, Enarson M, Bradford R, Robbins W, Fox A (2015) Residency and local connectivity of white sharks at Liguanea Island: a second aggregation site in South Australia? Open Fish Sci J 8:23–29
- Robbins WD (2006) Abundance, demography and population structure of the grey reef shark (*Carcharhinus amblyrhynchos*) and the white tip reef shark (*Triaenodon obesus*) (Fam. Charcharhinidae). Ph.D. thesis, James Cook University
- Robbins WD, Hisano M, Connolly SR, Choat JH (2006) Ongoing collapse of coral-reef shark populations. Curr Biol 16:2314–2319
- Robbins WD, Renaud P (2015) Foraging mode of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, under two different scenarios. Coral Reefs 35:253–260

- Roff G, Doropoulos C, Rogers A, Bozec Y-M, Krueck NC, Aurellado E, Priest M, Birrell C, Mumby PJ (2016) The ecological role of sharks on coral reefs. Trends Ecol Evol 31:395–407
- Shiffman DS, Hammerschlag N (2016) Shark conservation and management policy: a review and primer for non-specialists. Anim Conserv 19:401–412
- Thirgood S, Mosser A, Tham S, Hopcraft G, Mwangomo E, Mlengeya T, Kilewo M, Fryxell J, Sinclair ARE, Borner M (2004) Can parks protect migratory ungulates? The case of the Serengeti wildebeest. Anim Conserv Forum 7:113–120
- Urquhart FA, Urquhart NR (1978) Autumnal migration routes of the eastern population of the monarch butterfly (*Danaus* p. *plexippus* L.; *Danaidae*; *Lepidoptera*) in North America to the overwintering site in the Neovolcanic Plateau of Mexico. Can J Zool 56:1759–1764
- Vianna GMS, Meekan MG, Meeuwig JJ, Speed CW (2013) Environmental influences on patterns of vertical movement and site fidelity of grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) at aggregation sites. PLoS ONE 8:e60331
- Werry JM, Planes S, Berumen ML, Lee KA, Braun CD, Clua E (2014) Reef-fidelity and migration of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, across the coral sea. PLoS ONE 9:e83249
- White TD, Carlisle AB, Kroodsma DA, Block BA, Casagrandi R, De Leo GA, Gatto M, Micheli F, McCauley DJ (2017) Assessing the effectiveness of a large marine protected area for reef shark conservation. Biol Conserv 207:64–71

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Electronic Supplementary Material:

ESM A. Range testing methodology.

Detection range was assessed on 33 moored receivers of the array using a V16 range test transmitter (same power output as implanted transmitter; transmission delay time: 10 s) and a control receiver suspended at a 20 m depth from a surface buoy. For each receiver site, this system was dropped in the water at seven sample points on a 300 m-long transect perpendicular to the reef axis, corresponding to 25, 50, 100, 150, 200, 250 and 300 m from the moored receiver, during a three-minute period corresponding to the emission of approximately 20 signals. This allowed to take advantage of the increased emission rate following the range test tag activation. The system was disengaged from the boat to reduce wind-induced drifting, but GPS positions were still recorded at each deployment and retrieval to account for residual drifting. The control receiver allowed to assess the exact number of emissions during the three-minute interval, and the exact proportion of emissions detected at the moored receivers was thus calculated. Tests were performed in the absence of tagged animals to avoid signal collisions.

Detection probability was evaluated through detection proportion and modelled with a Non Linear Mixed Effect model (NLME). Detection probability was considered as depending from distance in a sigmoidal way (How and de Lestang 2012; Cagua et al. 2013) and from random factors linked to individual receiver replicate (mooring configuration, receiver performance, etc.).

 $P_d = 1 - \frac{1}{1 + exp(\frac{D_{50} - D}{s})}$, with P_d the probability of detection, D_{50} the distance at which 50% of transmissions are detected and *s* a parameter related to the slope of the relationship. NLME allowed to estimate *s* and D_{50} , and contrast random effects of receiver moorings on these parameters.



ESM B. Long range migration of two adult males caught in Noumea in late September 2016. Arrows represent movements during migration events, coloured in green for forward movements and in red for return movements. Left charts showed the detections on acoustic arrays outside (black dots) and during migration events (red and green dots, corresponding to movements presented by arrows). Vertical shading represents the migration season (July-September).



ESM C. Raw detection patterns of sharks, for (A) adult males, (B) adult females and (C) juveniles. Green triangles delimitate monitoring period of individuals with the tagging date and the date of last download of corresponding array. Black dots represent detections in individuals' tagging array and red dots represent detections outside it.



ESM D. Absences during the migration season. Green triangles delimitate monitoring period of individuals with the tagging date and the date of last download of corresponding array. Black dots represent detections in individuals' tagging array and red dots represent detections outside it. Red shading represents all absence periods greater than 14 days.



ESM E. Number of receivers visited by seasonal transients and resident adult females during the migration season. The number of receivers visited by individual sharks are displayed with blue, red and green bars for adult males, adult females and juveniles, respectively. Individuals presented here comprise seasonal transients and resident adult females that showed absence periods during the migration season that were long enough for a migration event to have occurred.



ESM F. Water temperature in the Noumea region around the migration season. Water temperature was recorded on each receiver mooring with a temperature logger (Hobo Pendant temp, frequency = 4 measures.h⁻¹). The daily averages of all moorings in Noumea are displayed here.



ESM G. Fresh bite marks observed on ID 111.

References:

- Cagua EF, Berumen ML, Tyler EHM (2013) Topography and biological noise determine acoustic detectability on. Coral Reefs 32:1123–1134
- How JR, de Lestang S (2012) Acoustic tracking: issues affecting design, analysis and interpretation of data from movement studies. Mar Freshw Res 63:312

Complément de chapitre

Les récifs de Nouméa ont également été le théâtre d'un 2^{ème} phénomène migratoire pendant la même saison mais non décrit dans l'article ci-dessus. Les migrations vers le Nord le long de la côte ouest ont quasiment systématiquement été suivies par une migration à plus petite échelle spatiale, vers le Sud du réseau de Nouméa (Figure 51).



Figure 51. Visualisation des détections des 6 mâles migrateurs de Nouméa. L'axe des abscisses représente le temps, avec la saison de migration affichée par une bande grisée. Sur l'axe des ordonnées, les positions au-dessus de 0 représentent la distance entre les hydrophones et le réseau de Nouméa ; en dessous de 0 l'axe ne représente plus une distance mais seulement la position de l'hydrophone sur un axe Nord-Sud. On peut observer une première migration vers le Nord en début de saison de migration, suivie par un déplacement vers le Sud du réseau en fin de saison.

Parmi les 17 autres requins marqués à Nouméa, 6 ont montré un comportement similaire, quasi exclusivement des mâles adultes également (1 mâle juvénile, Figure 52). Ce 2^{ème} phénomène pourrait être qualifié de déplacement plutôt que de migration, car montre un caractère moins directionnel que la migration vers le Nord, avec de nombreux aller-retours entre les récepteurs du récif Kué. Etant données les durées d'absences, jamais supérieures à 2 jours, les individus ne sont pas considérés comme étant descendu beaucoup plus au Sud pendant ce phénomène.



Figure 52. Visualisation des détections de 6 mâles non migrateurs de Nouméa. L'axe des abscisses représente le temps, avec la saison de migration affichée par une bande grisée. Sur l'axe des ordonnées, les positions au-dessus de 0 représentent la distance entre les hydrophones et le réseau de Nouméa ; en dessous de 0 l'axe ne représente plus une distance mais seulement la position de l'hydrophone sur un axe Nord-Sud. On peut observer une première migration vers le Nord en début de saison de migration, suivie par un déplacement vers le Sud du réseau en fin de saison.

Les dernières missions en 2018 ont permis d'acquérir de nouvelles données non inclues dans l'article présenté. Les patrons de migration observés pendant la saison de migration 2018 sont généralement très similaires à ceux décris en 2016 et 2017. En effet, parmi les 6 migrateurs de Nouméa décris dans cet article, 4 ont également effectué une migration en 2018. Parmi les 2 restants, l'un n'a plus jamais été détecté après Avril 2018, suggérant un décès de l'individu, tandis que le 2^{ème} a seulement été détecté au récepteur de Bouraké, à 50 km de Nouméa, lors de la saison de migration 2018. Cette dernière observation indique bien la présence d'un voyage particulier en cette saison, mais empêche de le qualifier de migration (comme définie dans l'article). Cependant, cela n'élimine pas la possibilité qu'il ait voyagé plus loin mais n'ait pas été détecté. Egalement, les 2 individus capturés à Nouméa et présentant un tel patron en 2016 et 2017 (voyageurs sur la côte Ouest mais pas migrateur au sens strict [ID 107 et 113 dans l'article]) ont également effectué un voyage identique en 2018. Enfin, un 7^{ème} migrateur a été identifié, également un mâle adulte, effectuant en 2018 un voyage jusqu'au récepteur de Bourail, situé à 110 km de Nouméa.

Ces observations permettent de confirmer le caractère saisonnier des migrations, mais elles permettent surtout de souligner avec plus de confiance une hypothèse seulement supposée à l'origine : une destination de migration propre à chaque individu. En effet, le récepteur atteint par chaque individu lors de la migration 2018 est généralement identique à celui atteint lors des années précédentes (un seul récepteur d'écart dans le cas d'un des individus). Ceci permet de confirmer que la diversité de récepteurs atteints lors des migrations en 2016 et 2017 ne reflète donc pas un défaut des récepteurs à détecter systématiquement le passage d'un individu, mais bien à une diversité de destination des migrations.

Cette observation a deux implications :

- Les individus présenteraient une fidélité à certains sites éloignés de leur région de résidence. Cette fidélité pourrait être liée à un phénomène de philopatrie par exemple, avec des individus revenant chaque année dans leur région de naissance. Une telle fidélité implique également une notion de dépendance, et souligne l'importance qu'un individu peut accorder à un site dans lequel il ne passe pas forcément l'essentiel de son temps. Un tel phénomène attire l'attention sur la définition alternative de domaine vital proposée par Powell & Mitchell (2012) : non pas la zone sur laquelle on a le plus de chance de trouver un individu (la mesure de domaine vital utilisée par la vaste majorité des biologistes) mais la zone représentant le plus d'importance pour cet individu, donc incluant des zones peu fréquentées mais tout de même critiques pour l'individu. Ceci souligne donc l'importance de protéger l'intégralité des zones visitées par un individu, et non pas seulement les zones les plus fréquemment visitées.
- Si l'on part du principe que l'hypothèse de migration de reproduction est valide, il existerait donc plusieurs sites d'accouplement le long de la côte ouest. Ces sites d'accouplement ne seraient donc pas limités aux régions les plus au Nord et vierges de l'influence humaine. Les patrons de migration observés pour plusieurs individus suggèrent même l'existence d'un ou plusieurs sites dans la région de Bourail/Poya, donc à proximité directe d'implantations humaines. La recherche de tels sites dans un but de protection, possiblement saisonnier, représenterait un grand pas pour la conservation locale de cette espèce. En effet, les populations de requins impactées pourraient directement bénéficier d'une réduction de la pression humaine en ces zones.

Conclusion

Les résultats issus de ce chapitre montrent l'importance d'analyser les déplacements à large échelle des individus pour informer la conservation d'une espèce mobile. Les migrations documentées ici concernent une partie réduite des populations, et l'échelle de ces déplacements dépasse vraisemblablement la portée proposée par les outils communs de protection des écosystèmes marins que sont les Aires Marines Protégées. Evaluer l'aptitude des AMPs à protéger cette espèce passe par l'étude des déplacements individuels plus usuels, à plus fine échelle spatiale, de l'ensemble des individus d'une population. Cette évaluation est l'objectif du prochain chapitre, qui porte sur l'estimation de la taille du domaine vital des individus et la capacité des AMPs à protéger ce dernier.

Chapitre 4 : Etude des déplacements à fine échelle spatiale pour informer la taille minimale des Aires Marines Protégées.

L'analyse de l'utilisation de l'espace par le requin gris est essentielle pour informer les mesures de protection de cette espèce. L'étude des déplacements à grande échelle a permis de mettre en évidence la grande vulnérabilité des quelques individus effectuant des migrations et de proposer des pistes de solutions pour les protéger. Cependant, de telles informations ne sont pas suffisantes et pertinentes pour la protection de l'ensemble d'une population. Les Aires Marines Protégées, outil couramment employé pour la protection des écosystèmes marins, présentent une solution potentielle pour une telle protection. L'évaluation de leur capacité potentielle à protéger les requins de récif repose sur une étude des déplacements à plus fine échelle spatiale d'individus représentatifs de l'ensemble d'une population. Cette évaluation est l'objectif de ce chapitre, où l'intérêt est porté sur la taille des AMPs et leur capacité à couvrir le domaine vital de ces individus.

Une estimation du domaine vital de l'espèce et de ses variations individuelles, basée sur le suivi acoustique des déplacements d'un grand nombre d'individus, permet dans un premier temps d'éclairer les raisons expliquant l'échec des AMPs de Nouvelle-Calédonie à protéger le requin gris. Une comparaison des résultats obtenus à une base de données recensant les AMPs de la région Indo-Pacifique permet ensuite d'évaluer la capacité des AMPs à protéger cette espèce sur l'ensemble de son aire de répartition. Les travaux issus de ce chapitre permettent enfin de proposer des directives concrètes sur la surface minimale nécessaire pour la mise en place d'une AMP capable de protéger cette espèce.

Ces travaux sont présentés au sein d'un manuscrit d'article qui sera prochainement soumis à un journal scientifique.

ARTICLE 3 : Recent upsize of marine protected areas matches with home range of grey reef sharks

Authors

Lucas Bonnin^{1,2}, David Mouillot^{2,3}, Germain Boussarie^{1,2}, William D. Robbins^{4,5,6}, Jeremy J. Kiszka⁷, Laurent Dagorn² and Laurent Vigliola¹

Affiliations

¹IRD (Institut de Recherche pour le Développement), Laboratoire d'Excellence Labex Corail, UMR IRD-UR-CNRS ENTROPIE, Centre IRD de Nouméa, BP A5, 98800 Nouméa Cedex, New Caledonia.

²MARBEC, UMR IRD-CNRS-UM-IFREMER 9190, Université de Montpellier, Languedoc-Roussillon, 34095 Montpellier Cedex, France.

³Australian Research Council Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook University, Townsville, QLD 4811 Australia.

⁴Wildlife Marine, Perth, Western Australia 6020, Australia.

⁵Department of Environment & Agriculture, Curtin University, Perth, Western Australia 6102, Australia.

⁶School of Life Sciences, University of Technology Sydney, Sydney, New South Wales 2007, Australia.

⁷Marine Sciences Program, Department of Biological Sciences, Florida International University, 3000 NE 151st street, North Miami, FL-33181, USA.

Abstract

Drastic declines in reef shark populations have been documented worldwide in response to human activities. In order to protect these species and their crucial role in coral reef ecosystems, Marine Protected Areas (MPAs) could constitute a good instrument. Yet, given their failure to restore baseline levels of reef shark abundance, their effectiveness in protecting such mobile species is being questioned. This effectiveness notably relies on their size and their ability to cover the home range of all members of a population. In order to estimate accurately home ranges and the importance of their individual variations, we tracked 147 grey reef sharks, Carcharhinus amblyrhynchos, with acoustic telemetry in New Caledonia. The distribution of home range values was then compared to local MPAs' size to assess their ability to protect this species. Our results are consistent with the reported failure of these MPAs to protect this species, as their size appears too limited to cover individuals' home ranges, especially those of adult males. However, the recent implementation (2018) of several orders of magnitude larger MPAs in New Caledonia brings more hope in protecting this species. Comparing these results with the size of MPAs across this species geographical range raises similar conclusions, as all Indo-Pacific MPAs large enough to protect its home range were implemented in recent years. Yet, these efforts are concentrated in a few regions and cannot provide sufficient protection on a global scale.

Introduction

Reef sharks are among the largest predators on coral reefs, playing numerous roles such as nutrient cycling, scavenging, top-down control of food webs, or preventing the spread of disease by removing weak individuals (Ruppert et al. 2013; Roff et al. 2016; Rasher et al. 2017). Due to their life history traits as *k*-selected species, reef sharks are particularly vulnerable to anthropogenic mortalities from fisheries, particularly overfishing and bycatch (Field et al. 2009; Dulvy et al. 2014). Drastic declines of populations have been documented worldwide (Robbins et al. 2006; Ward-Paige et al. 2010; Nadon et al. 2012; Juhel et al. 2017; Ferretti et al. 2018), rising concern about the potential ecological impacts of the extirpation of these predators in coral reefs and other ecosystems (Ferretti et al. 2010; Roff et al. 2016).

Excluding fishing activities through the implementation of Marine Protected Areas (MPAs) has often been proposed as the main solution to prevent the collapse of exploited populations (O'Leary et al. 2016; Davidson and Dulvy 2017; Cinner et al. 2018; Sala et al. 2018a). However, the ability of MPAs, including no-take zones, to protect mobile top predators such as reef sharks is increasingly being questioned (D'Agata et al., 2016; MacKeracher et al., 2019). For instance, Robbins et al. (2006) reported almost no effect of no-take MPAs on reef shark abundance on the Australian Great Barrier Reef (GBR). In the Chagos archipelago, one of the largest marine protected areas in the world, Ferretti et al. (2018) showed that current abundances of reef sharks are low compared to estimated baseline levels. In New Caledonia (South-Western Pacific), even an old (40 years), relatively large (170 km²) and highly-restrictive (no-entry) MPA such as the *Merlet* reserve failed short to restore baseline levels of reef shark abundance (Juhel et al. 2017) and behaviour (Juhel et al., 2019).

The incidence of illegal fishing inside MPAs is believed to be partly responsible for the lack of effectiveness in protecting reef sharks (Robbins et al. 2006; Cinner et al. 2018; Ferretti et al. 2018). These species are indeed highly vulnerable to even low levels of mortality due to their life history traits (Ward-Paige et al. 2010). In addition, fishing efforts tend to increase close to MPAs thereby increasing mortality in the proximate outside (Kellner et al. 2007; Nillos Kleiven et al. 2019). So, besides the need for a strict enforcement of regulations within their boundaries, MPAs should be large enough to limit the spread of individuals toward areas open to fishing. This can be an issue for mobile species such as sharks.

MPA's inability to cover individuals' movements is indeed often proposed as the main reason for their failure to protect such species (Gerber et al. 2003; Grüss et al. 2011; MacKeracher et al. 2019). Through a meta-analysis of 87 MPAs around the world, Edgar et al. (2014) highlighted that size and isolation by deep water or sand are key factors in MPAs' efficiency to protect predator species, with only a small subset of these MPAs qualified as large (>100 km²). More precisely, the effectiveness of an MPA to protect mobile species relies on its ability to encompass the home range of individuals, i.e. the area where they spend most of their time (Abecasis et al. 2014; Pittman et al. 2014; Weeks et al. 2017; Di Franco et al. 2018; Krueck et al. 2018). A critical step in assessing the effectiveness of currently implemented MPAs for mobile reef shark species thus consists in comparing their home range with the size of protected areas.

The grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, is one of the most common reef shark species in the Indo-Pacific (Robbins et al. 2006; Friedlander et al. 2010; Clarke et al. 2012; Roff et al. 2016; Juhel et al. 2017; Ferretti et al. 2018). The estimated home range for this species (Speed et al. 2016; Udyawer et al. 2018), as well as their high level of site residency (Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015a; Brodie et al. 2018) and long-term fidelity (Field et al. 2010; Barnett et al. 2012; Heupel and Simpfendorfer

2015), suggest that MPAs >100km² would be appropriate for its protection. However, in New Caledonia, such MPAs were assessed as failing to protect this species (Juhel 2017, 2019).

Since illegal fishing pressure is believed to be low in New Caledonia, this inconsistency raises suspicion about current assessments of grey reef shark home range. Indeed, current knowledge of home range and movement abilities of this species is often based on relatively small sample sizes, typically lesser than 40 individuals (Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015a), and female-skewed sampling (Field et al. 2010; Barnett et al. 2012; Vianna et al. 2013). Subsequent estimations of home ranges could then have overlooked individual variations, variations that would be pertinent to assess the ability of an MPA to protect all components of a population.

In order to overcome these limitations, 147 grey reef sharks of both sexes and both maturity stages were tracked with acoustic telemetry over more than 3 years within an array of 70 acoustic receivers across the New Caledonian archipelago, where many protected areas are established (25) with various sizes (3-30 000 km²), ages (1970-2018) and restrictions (no-take and no-entry). Estimates of individual home range based on most frequently visited areas and all visited areas were calculated. The distributions of these home range estimates were then compared to the size of MPAs in New Caledonia and the Indo-Pacific to assess the extent to which MPAs could cover grey reef shark home range and thus protect this species.

Material and methods

Study area

New Caledonia is an archipelago including isolated islands, atolls and reefs, with a 400 km long and 60 km wide mainland, surrounded by a continuous barrier reef (Andréfouët et al. 2004). The archipelago notably includes remote atolls, like D'Entrecasteaux atolls, separated from the northern part of the mainland lagoon by a 35 km wide and 500 m deep channel, and Chesterfield and Bellona atolls, located in the center of the Coral Sea, at 400 km offshore New Caledonia mainland, mid-way to the Australian Great Barrier Reef (GBR). Twenty-five no-take Marine Protected Areas (MPAs) are currently established in New Caledonia. Among these, only 14 encompass outer slopes of barrier reefs, the main habitat of grey reef sharks (Fig. 1). Indeed, although grey reef sharks may be present in all habitats of a coral reef ecosystem, their movements and abundances clearly indicate that the outer slope is by far the most frequented habitat (Field et al. 2010; Lea et al. 2016; Juhel et al. 2017). These 14 MPAs include an ancestral no-entry customary sanctuary, the Beautemps-Beaupré atoll encompassing 160 km², seven no-take MPAs implemented between 1993 and 2009 and ranging between 3 and 150 km² in size and the no-entry Merlet reserve implemented in 1970 and encompassing 170 km². They also include five newly created off-shore reserves (2018): three no-entry MPAs at Petrie atoll, Petit Astrolabe reef and Grand Astrolabe reef, respectively encompassing 600, 200 and 725 km², and two no-take MPAs at the atolls of Entrecasteaux and Chesterfield & Bellona, encompassing respectively 3500 and 27150 km², and comprising several no-entry zones up to 6600 km² large (North-Chesterfield).



Figure 1. Acoustic array, marine protected areas and shark sampling in the New Caledonian archipelago, South-Western Pacific. Red circles represent the placement of acoustic receivers. The number of sharks sampled in the four study regions are displayed. Green contours represent no-take MPAs and blue contours represent noentry MPAs.

Shark tagging, acoustic array and raw data filtering

A total of 147 grey reef sharks were internally fitted with V16 acoustic transmitters (68 mm x 16 mm; frequency: 69 kHz; high power output; transmission delay times: random between 30 and 90 s). Seventy VR2W acoustic receivers (VEMCO Ltd., Halifax, Canada) were deployed from July 2015 to December 2018 across four regions of the New Caledonian archipelago (D'Entrecasteaux, Chesterfield, Great Northern Lagoon [GNL], Noumea; Fig. 1). Receivers were deployed along the outer slope of the barrier reef, where sharks were caught and tagged. Sharks were caught with handlines. Total length, gender, and sexual maturity were determined based on the extension and calcification for males, and extrapolated from total length according to Robbins et al. (2006) for females. Further information on shark tagging and acoustic receiver deployment procedures are provided in S1. Raw acoustic data was filtered to remove potential false detections using the *FDA Analyzer Tool* from the *VUE* software (VEMCO Ltd., Halifax, Canada).

Six adult males were observed to undergo long-range migrations (Bonnin et al, 2019), up to 300 km from their tagging site. These individuals were included in the analyses presented hereafter, but analyses were also performed without these individuals to control that results were not biased by this extreme behaviour.

Estimating shark home range

Individual home range can be estimated through the calculation of Utilization Distributions (UD). Kernel-based density methods are usually used to calculate UD (Benhamou and Cornélis 2010; Fieberg and Börger 2012; Heupel and Simpfendorfer 2014; Udyawer et al. 2018). Yet, the linear nature of our array system along the grey reef shark main habitat, and the resolution associated with the spacing between acoustic receivers did not allow using kernel-based methods (Fig. 1). Instead, individual UDs were calculated as one-dimensional convex hulls defined by the portions of outer reef slope delimited by the locations of visited receivers. The 95th and 100th percentile of daily positions were used to

determine UD boundaries. This approach is similar to the metric used to estimate crocodile home range along other relatively linear systems such as rivers (Dwyer et al. 2019). In order to identify receivers associated to the 95th percentile boundary, the monitoring period was split into daily bins and occurrence within each bin was assigned to a receiver if the animal was detected at this receiver that day. Receivers were then ranked according to the number of daily occurrences and a subset was selected according to a 95% threshold. UD₉₅ and UD₁₀₀ were calculated as the surface of outer reef slope encompassed by the reef portion delimited respectively by the 95th percentile subset of receivers and all visited receivers (Fig. S2). The outer reef slope habitat was identified as fore reef, reef pass and subtidal reef flat within barrier reef complexes, using coral reef habitat data provided by Andréfouët et al. (2004). When individuals travelled between separated reefs, they were conservatively considered to have travelled the shortest straight-line distance between the two reefs.

Explaining home range variability between sharks

Two-way PERMANOVAs were performed to test if UD₉₅ and UD₁₀₀ values varied between gender and maturity stage (juvenile or adult). The *aovp* function for the *ImPerm R* package was used, considering the Anscombe criterion to determine the number of permutations. Pairwise permutation Student tests (n = 999 permutations) were performed to compare the UD₉₅ and UD₁₀₀ values of adult males, adult females, juvenile males and juvenile females. UD values were log-transformed ($y = log_{10}(1+x)$) before analyses.

Seasonal variations in shark home range were investigated by identifying reef portions used during the mating season (July-September; Bonnin et al. 2019), outside the mating season (October-June), or during both seasons. Then, the percentage of UD₁₀₀ exclusively used during the mating season was computed and compared among gender and maturity stage by PERMANOVA. UD₉₅ and UD₁₀₀ values were then computed for each season and compared among gender and maturity stage by PERMANOVA.

Cumulative UD_{95} and UD_{100} curves were also built for the different genders and stages using a random sampling procedure without replacement and a bootstrap procedure (200 runs) to determine 95% confidence intervals.

Assessing MPA's ability to cover shark home range

Distributions of UD values were then used to model the ability of an MPA covering a surface *S* of outer reef slope to cover shark home range. We first discretized *S* in *n* intervals of size $dS = 1 \text{ km}^2$. The probability P_{ij} that the UD_j of a shark *j* centred in interval *i* would be fully covered by protection was set to one when the UD_j of shark *j* centred in *i* was fully covered by the MPA, and set to zero otherwise. For this interval *i*, a probability P_i was calculated as the average of $\{P_{ij}\}$ for all shark *j* from the distribution. Then, the probabilities $\{P_i\}_n$ for all interval *i* encompassed by the *S*-large protected area were averaged to estimate the probability Π that the UD of any shark, located at any place in the protected area, would be fully covered (Fig. S3). This probability was modelled for UD₉₅ and UD₁₀₀ separately, and considering the distribution of UD values over all sampled sharks and for adult males only.

In order to test if existing MPAs were covering grey reef shark home ranges, we calculated surfaces of reef slopes covered by existing MPAs in New Caledonia and in the Indo-Pacific, using the World Database of Protected Areas (UNEP-WCMC 2014). As reef typology was not available to identify the outer reef slope habitat in the entire Indo-Pacific, plain reef habitat from the UNEP-WCMC was used instead (UNEP-WCMC 2018). Individual MPA polygons were selected from the WDPA if they

encompassed reef habitat, had no extractive activities (IUCN categories I and II), had their centroid comprised between latitudes 26°S and 26°N and between longitudes 25°E and 150°W (grey reef shark geographical range) and if their year of creation was informed. By adding MPAs from New Caledonia, this resulted in a non-exhaustive dataset of 622 MPAs.

Results

Among the 147 grey reef sharks fitted with acoustic transmitters (Fig. 1), 29 showed no detection after a two-week post-capture period and were subsequently excluded from all analyses. Three other individuals were also excluded because the receiver they were tagged at was lost, preventing appropriate home range calculation. Analyses were therefore performed on 118 individuals, comprising 52 adult males, 18 adult females, 19 juvenile males and 26 juvenile females.

Sharks' home range

PERMANOVA revealed a significant effect of both gender and maturity stage on home range for both UD_{95} and UD_{100} metrics (Table 1). Adult males had significantly and substantially larger home range $(UD_{95} = 13 \pm 28 \text{ km}^2, UD_{100} = 21 \pm 30 \text{ km}^2 \text{ [mean} \pm \text{SD]})$ than adult females $(UD_{95} = 0.72 \pm 1.3 \text{ km}^2, UD_{100} = 4.4 \pm 3.9 \text{ km}^2)$, juvenile males $(UD_{95} = 1.0 \pm 2.3 \text{ km}^2, UD_{100} = 6.2 \pm 15 \text{ km}^2)$ and juvenile females $(UD_{95} = 0.72 \pm 7.1 \text{ km}^2)$.

Interestingly, adult males expanded their home range during the mating season between July and September, with a significant effect of the interaction between gender and maturity stage on the proportion of outer reef slope exclusively used during this season (PERMANOVA, p = 0.0024). On average, adult males used 52% of their home range exclusively during the mating season, compared to only 9% for other groups (Fig. 3). Indeed, these adult females and juveniles did not show range expansion during this season, as 89% of them did not explore any new reef portions during this season.

Table 1. Explaining variability in shark home range by PERMANOVA tests. Two metrics of home range $(UD_{95}$ and $UD_{100})$ were compared between gender (male, female) and maturity stage (adult, juvenile) at all seasons, during the mating season, and outside the mating season.

Home range metric	Season		DF	Sum of squares	Mean square betw.	Iterations	P(perm.)	
UD ₉₅	Year-long	Gender	1	8.752	8.752	5000	0.003	**
		M. stage	1	7.363	7.363	4075	0.024	*
		Gender : M. stage	1	1.890	1.890	539	0.158	
		Residuals	114	137.672	1.208			
	Mating season	Gender	1	10.622	10.622	5000	0.003	**
	(July- September)	M. stage	1	11.487	11.487	5000	0.004	**
		Gender : M. stage	1	7.510	7.510	5000	0.014	*
		Residuals	114	156.303	1.371			
	October-June	Gender	1	2.115	2.115	1343	0.070	
		M. stage	1	1.196	1.196	709	0.124	
		Gender : M. stage	1	0.060	0.060	51	1.000	
		Residuals	114	70.555	0.619			
UD ₁₀₀	Year-long	Gender	1	12.646	12.646	5000	0.001	***
		M. stage	1	23.930	23.930	5000	0.000	***
		Gender : M. stage	1	0.990	0.990	368	0.215	
		Residuals	114	168.753	1.480			
	Mating season (July- September)	Gender	1	17.034	17.034	5000	0.000	***
		M. stage	1	11.994	11.994	5000	0.003	**
		Gender : M. stage	1	10.636	10.636	5000	0.007	**
		Residuals	114	162.837	1.428			
	October-June	Gender	1	2.201	2.201	51	0.882	
		M. stage	1	8.998	8.998	5000	0.003	**
		Gender : M. stage	1	3.812	3.812	2334	0.041	*
		Residuals	114	127.697	1.120			



Figure 2. Comparison of home ranges for grey reef shark adults and juveniles of both genders. UD₉₅ and UD₁₀₀ values represent the surface of outer reef slope habitat encompassed by the 95th and 100th percentile of daily positions. Significance of difference between group means were assessed with pairwise permutation Student tests and displayed with lower case letters.

Outside the mating season, home range did not significantly vary among genders (UD₉₅: p-value=0.07; UD₁₀₀: p-value=0.882). However, maturity stage had a significant effect on UD₁₀₀ during this season (p-value=0.003), with adults showing a significantly higher home range than juveniles (Table 1). During the mating season, both gender and maturity stages had significant effects on both home range metrics (UD₉₅: gender p-value=0.003, mat. stage p-value=0.024; UD₁₀₀: gender p-value=0.001, mat. stage p-value<0.001), with adult males showing significantly higher home ranges than adult females and juveniles of both sexes (Fig. S4 and S5).

Six adult males were observed to undergo long-range migrations, up to 300 km from their tagging site. Removing these individuals from the dataset showed similar results (Table S6).

Cumulative curves of UD₉₅ and UD₁₀₀ values were computed and highlighted that respectively 93% (95% bootstrapped-CI: 89-97%) and 76% (95% bootstrapped-CI: 69-83%) of sampled sharks had UD₉₅ and UD₁₀₀ values lower than 10 km². When considering adult males only, respectively 83% (95% bootstrapped-CI: 74-94%) and barely half of individuals (54%; 95% bootstrapped-CI: 43-66%) had UD₉₅ and UD₁₀₀ values lower than 10 km² (Fig. S7).

MPAs ability to cover sharks' home range

Cumulative curves of UD values were then used to model the proportion of sharks whose home range could be fully covered by an MPA of a given size, considering a homogeneous distribution of individuals in the area (Fig. 4A). The model indicates that old MPAs of New Caledonia (created before 2010) were not able to cover the home range of grey reef sharks. For instance, the model shows that an MPA with the size of *Aboré* (covering 10 km² of outer reef slope habitat) would be able to fully cover the UD₉₅ for 84% of sharks, and the UD₁₀₀ for 59% of sharks only (Table S8). These proportions dropped to 68% for UD₉₅ and 37% for UD₁₀₀ when considering adult males only. However, newly created MPAs of D'Entrecasteaux atolls and of Chesterfield and Bellona atolls, covering respectively 80 km² and 1130 km² of outer reef slope habitat, would be able to fully cover the UD₁₀₀ for 78% and 98% of adult males, respectively.

In the Indo-Pacific, such large MPAs, able to protect the home range of adult male grey reef sharks, were only a few and mostly created recently (Fig. 4B). Indeed, our model indicates that only MPAs covering more than 95 km² of reef can achieve the ambitious management objective of protecting the home range (UD₁₀₀) of 80% of adult males. Only 26 out of the 622 Indo-Pacific MPAs from our dataset exceeded this threshold. These 26 MPAs were all created after 2004. Only two old MPAs came close to this size: the *Iriomote Ishigaki National Park* and the *Johnston Island National Wildlife Refuge*, respectively created in 1972 and 1926 by Japan and the United States and covering 94 and 75 km² of reef (Fig. 4C). Among the 26 recent MPAs covering more than 95 km² of reef, 17 were established in Australia, four in Indonesia, two in New Caledonia, one in Taiwan, one in the Marshall Islands and one in Hawaii. D'Entrecasteaux and Chesterfield & Bellona MPAs both cover more than 95 km² of reef, respectively 170 and 1470 km², and were thus added to the dataset comprising large Indo-Pacific MPAs. Most of the 26 large MPAs were established in the Coral Sea (n = 19) and the Coral Triangle (n = 4), followed by Micronesia (n = 1), Tropical North-West Pacific (n = 1) and Polynesia (n = 1).



Surface of outer reef slope habitat covered by MPA (km²)



Figure 3. Marine Protected Areas (MPAs) ability to protect grey reef shark home range according to their size. (A) Distribution of home range values were used to model the ability of an MPA covering a given area of outer reef slope to cover sharks home range. This ability was modelled considering all sharks (plain lines) or adult males only (dotted lines). Black and blue lines present the ability of MPAs to cover sharks' UD₃₅ and UD₁₀₀ respectively. New Caledonian MPA sizes are displayed with vertical dashed lines, in red for old MPAs (before 2010) and in green for recent ones. (B) Indo-Pacific MPAs from the World Database of Protected Areas (UNEP-WCMC, 2014) classified according to creation year and covered area of reef. (C) Location of Indo-Pacific MPAs.

Discussion

Main conclusions

The lack of efficiency of MPAs implemented in New Caledonia before 2010 to protect reef shark populations (Juhel et al. 2017, 2019) may be attributed to a large suite of factors, such as illegal fishing (Davis et al. 2004; Graham et al. 2010) and human proximity-induced behavioural change (Juhel et al. 2019). However, we focused here on the hypothesis that MPA ineffectiveness may also be due to their small size and their failure to protect shark home range.

Our results revealed that until very recently, the size of MPAs in New Caledonia were not sufficient to protect grey reef shark home range, especially when considering adult males. This may explain in part local MPAs' failure to restore levels of abundances observed in remote reefs (Juhel et al. 2017). However, our results validate the recent efforts of the Government of New Caledonia in implementing one to two order of magnitude larger MPAs in the remote D'Entrecasteaux, Chesterfield, and Bellona atolls. Beyond protecting reef sharks, such very large MPAs should be able to protect the function played by large and mobile fish, predators especially, and thus key ecosystem properties and functional diversity (D'agata et al. 2014, 2016).

According to our model, very large MPAs enable to cover the home range of nearly, if not all, local grey reef sharks. Moreover, the outputs of our model are likely conservative since its framework did not allow to consider habitat limits. With more than a hundred individuals tagged, none was observed to cross oceanic channels greater than 35 km (Fig. S9). This further supports our conclusion that recent and very large MPAs such as Chesterfield, Bellona and D'Entrecasteaux are covering the entire area used by local grey reef sharks. It is also noteworthy that, for the same reason, a smaller isolated MPA such as Beautemps-Beaupré might be more efficient than suggested by our model. Matching reserve limits with habitat limits is indeed often proposed as a key feature to prevent spill-over of individuals outside protection (Gaines et al. 2010; Edgar et al. 2014).

Our results also highlight the greater vulnerability of adult males, which are characterized by larger home ranges than females and juveniles. Assessing whether conservation management deserves particular focus on this population segment yet remains unclear. In non-monogamous species, males' importance in population dynamics is often considered as lesser than females', as females are likely to find a mate irrespective of male density (Bessa-Gomes et al. 2004; Rankin and Kokko 2007). Moreover, in species where mating include male harassment (Pratt and Carrier 2001), male density can be deleterious for population growth (Rankin and Kokko 2007). Yet, males' lesser importance for population dynamics remains theoretical and has not been confirmed in this species, thus should not be used to draw males out of conservation efforts. Moreover, grey reef shark adult males provide an essential function in promoting genetic diversity, as they assume most of gene dispersal in this species (Momigliano et al. 2015, 2017).

Home range estimation

Grey reef sharks were monitored in the outer reef slope habitat only, as it is their primary habitat (Field et al. 2010; Bradley et al. 2017b). Outer reef slopes were thus considered as a linear system, and movements were interpreted as mostly occurring in this habitat. A similar approach was used by Heupel and Simpfendorfer (2015) and Espinoza et al. (2015). This species often uses the pelagic and lagoon habitat as well (Williams et al. 2018b), thus our results underestimate the real magnitude of their space use. Still, our conclusions about MPA size should remain valid as MPAs were considered in their ability to cover sharks' home range on this habitat at the least.

Thirty-seven individuals were detected on one receiver only, highlighting a second source of home range underestimation with our methodology. Indeed, this methodology was limited by the resolution of the acoustic array. As the Utilization Distribution of individuals detected on one receiver was likely lower than receiver spacing in the array, these individuals were attributed null values of UD. Yet, this skew of small UD values to null UD values was of little consequences over following modelling of MPA's ability to cover shark range, considering our modelling framework and the use of cumulative curves of UD values.

This modelling procedure was similar to the one used in Krueck et al. (2018) but a homogeneous distribution of individuals in the theoretical MPA was considered here. Each discretized MPA interval was considered independently from the others, which implied that there was no consideration for potential consequences of an overlap of home ranges between neighbouring intervals. However, such overlapping would not impair our reasoning because the grey reef shark is a relatively social species that does not exclude conspecifics from its territory (Mourier et al. 2012, 2016).

Grey reef shark movement patterns are well described in the literature and numerous acoustic telemetry studies revealed a high level of long-term site-fidelity (Field et al. 2010; Barnett et al. 2012; Heupel and Simpfendorfer 2015) and residency (Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015a; Brodie et al. 2018) in this species. Our results concur with these findings, as 37 out of the 118 tagged animals were detected on one receiver only, the one they were tagged at. Estimates of home range size are also well documented for this species (Speed et al. 2016; Udyawer et al. 2018) but values from previous studies are difficult to relate to ours, partly due to differences in the UD estimators that were used, but mainly due to differences in receiver arrays configuration. When we report an average UD₁₀₀ of about 12 km² over 118 individuals, Speed et al. (2016) reported an average UD of about 20 km² over 2 individuals (minimum convex polygon, that consider all recorded positions) and Udyawer et al. (2018) reported an average UD of about 30 km² over 27 individuals (Brownian Bridge Kernel UD, a statistical method that infer probability of presence on locations where positions were not actually recorded). Both these studies monitored sharks on an array covering the lagoon habitat in addition to the outer reef slope, making comparisons difficult. Still, given that such arrays cover much larger areas of available habitat than ours, our estimates were expected to be several times lesser than the one reported in these studies. These higher values could be explained by the larger sampling size of our study, potentially enabling to better reflect inter-individual variations and thus unveiling a larger range of values. The incidence of adult male values in our average population estimate could also play a role in this, as neither of these previous studies accounted for variations of home range with gender and ontogeny.

MPA minimum requirements

The modelling of MPAs' ability to protect grey reef shark home range was based on two metrics: UD₉₅ and UD₁₀₀. The determination of MPAs' size requirements is thus affected by the choice of the home range metric to consider, and this choice depends on whether it is essential to cover areas where animals spend most of their time or the entirety of visited areas. This decision relies on the level of risk that animals are exposed to outside MPAs. Assuming that MPAs do protect from mortality, if risk is considered to be proportional to the time spent outside MPAs, protecting the UD₉₅ can be adequate. However, in cases of greater risk level (e.g. high direct fishing pressure), any time spent outside MPAs can be lethal for an individual, and failing to protect it at this particular moment would render pointless any effort to protect it the rest of the time. Covering animals' UD₁₀₀ can be necessary in regions with such context. Species' need for conservation can also be higher at particular times of their life cycle, and a change in space use during this period would not necessarily translate into greater UD₉₅ if this time period is short enough. In our case, adult males showed range expansion during mating season,

most likely linked to reproduction. Yet, this spatial scale is not well described by their UD_{95} values. Focusing on this metric would therefore be misleading about their protection requirements to ensure this essential function, thus considering UD_{100} would be more appropriate in this case. This consideration may also partly explain why previous knowledge about the grey reef shark home range, whose estimates were based on most frequented areas (Speed et al. 2016; Udyawer et al. 2018), was inconsistent with MPAs' inability to protect this species in New Caledonia (Juhel et al. 2017, 2019).

Irrespectively of the home range metric considered, our results highlighted the adequacy of the recent MPAs implemented in the remote D'Entrecasteaux atolls and Chesterfield & Bellona atolls to protect grey reef sharks. Protecting such remote areas, which constitute *de facto* refuges in the way that they are already almost free from human activities, may seem superfluous, and is often even considered to mislead conservation efforts by preventing resources being spent on areas under higher threats (Devillers et al. 2015). Yet, Cinner et al. (2018) concluded from a meta-analysis of 1,800 tropical reefs that effective conservation of marine predators could only be attained in remote areas, as even small rates of illegal extraction in protected areas close to human populations can be deleterious to such vulnerable species. Moreover, remoteness is becoming increasingly less of an obstacle for industrial fishers (Boerder et al., 2018; Kroodsma et al., 2018; Sala et al., 2018; Watson et al., 2015), raising concern about the future exploitation of reefs such as D'Entrecasteaux and Chesterfield. This should be particularly emphasized for the case of sharks, given the high value of their fins on Asian markets (Dent and Clarke 2015).

Protecting large areas may arguably be feasible only in remote areas. Conservation management in areas closer to human activities may thus be achieved through alternative measures. For example, Schofield et al. (2013) offered instructions about seasonal zoning in a marine park in the island of Zakynthos, Greece, based on seasonal space use of loggerhead turtles, *Caretta caretta*, around a critical breeding site. Our results suggest such seasonal protection measures, possibly fishing gear restrictions or local MPA expansion, are worth consideration as well. Such seasonal measures are all the more necessary when considering the case of New Caledonian migratory adult males (Bonnin et al. 2019), capable of travelling several hundreds of km during the mating season. The protection of these few individuals, perhaps anecdotal when considering total population dynamics, is yet essential to enable gene flow and metapopulation resilience.

Global trend

The implementation of MPAs for the protection of marine ecosystems is usually conceived on two distinct perspectives: conservation or optimization of fishery yields (Botsford et al. 2003). In the latter perspective, spillover toward non-protected areas usually constitutes the primary objective, and calls for the implementation of numerous closely-spaced MPAs (Hastings and Botsford 2003; Gaines et al. 2010). In this paper, protection is essentially considered in the perspective of conservation. The objective is to sustain populations in protected areas and thus to prevent spillover of individuals toward open areas where mortality risk is increased. Our results suggest that such consideration calls for the implementation of much larger MPAs. Expanding our conclusions to the Indo-Pacific region revealed that very few MPAs were large enough to protect a mobile reef shark species such as the grey reef shark. Still, the situation of MPAs on this global scale reflects the recent decisions undertaken in New Caledonia. Indeed, our results revealed that the few MPAs large enough to protect grey reef sharks (i.e. covering more than 95 km² of reef) were all implemented recently, from the years 2000's. This global direction, notably impelled by the Convention on Biological Diversity's Aichi Targets, that set a target of 10% of global marine areas to be protected before 2020 (CBD 2006), brings new hope for marine ecosystem conservation, and especially for mobile species like reef sharks. Such hope has

yet to be moderated as (i) these large MPAs are concentrated in one region, the Coral Sea, and Australia is responsible for establishing a large majority of them, and (ii) the existence alone of such MPAs does not necessarily warranty conservation efficiency. Other factors, such as a lack of monitoring and enforcement, poor governance or lack of local support, can indeed compromise MPAs utility (Rife et al. 2013; Gill et al. 2017; Giakoumi et al. 2018; MacKeracher et al. 2019).

References

The references for this article are located in the reference section of the thesis manuscript.

Supplementary Material

S1. Shark tagging and acoustic array deployment procedures.

Shark tagging

147 grey reef sharks were internally fitted with V16 acoustic coded transmitters (68 mm x 16 mm; frequency: 69 kHz; high power output; transmission delay times: random between 30 and 90 s; VEMCO Ltd., Halifax, Canada). Sharks were targeted along the outer slope of the barrier reef, where the receivers were deployed. Sharks were caught on a 16/0 barbless, non-stainless, non-offset circle hook (Mustad 39960D) attached to a floating drum line. Circular hook are designed to hook in the corner of the jaw, facilitating their removal. When removal is not possible, non-stainless hook rusting may facilitate their eventual fall. Captured animals were processed within a cloth harness alongside a small runabout, where total length, sex and maturity were determined. The use of a harness minimize animal stress by covering the eyes and by limiting movements and possibilities of injuries. Maturity state was determined for males based on the extension and calcification of the intromittant organs (claspers); for females it was extrapolated from total length according to Robbins (2006). The V16 transmitter was surgically implanted in the peritoneal cavity. Hooks were removed from sharks before release when possible.

Acoustic array deployment

Seventy VR2W acoustic receivers (VEMCO Ltd., Halifax, Canada) were deployed from July 2015 to December 2018 across four regions of the New Caledonian archipelago (D'Entrecasteaux, Chesterfield, Great Northern Lagoon [GNL], Noumea; Fig. 1). Eight receivers were deployed along the west coast of New Caledonia to monitor the movements across the study area. Receivers were moored on the reef slope at 20 m depth, approximately 1 m from the substrate facing upward. This configuration has previously been found to be suitable for monitoring grey reef sharks on coral reefs (Field et al. 2010; Heupel et al. 2010). Moorings consisted of a 3 m-long nylon rope, maintained vertical by 20 cm-wide pressure-proof buoy, and attached to the reef matrix by a 2 m-long galvanized steel chain and shackle. Receivers were attached to the rope with cable ties, and were covered with three layers of antifouling paint to prevent benthic organisms from colonizing the sensor and impairing reception performance (Heupel et al. 2008). Data was downloaded and batteries replaced at least once a year.



Figure S2. Home range estimation methodology. The outer reef slope habitat was identified using coral reef habitat data provided by Andréfouët et al. (2014). Acoustic receivers where the individual was detected on 95% of daily occurrences (black dots) and 100% of daily occurrences (black and blue dots) allowed to delimitate UD₉₅ (black shading) and UD₁₀₀ reef portions (black and blue shading). Grey dots represent acoustic receivers not visited by the individual.



We define Π the probability that the HR of any shark, located at any place in the MPA, would be fully covered

$$\Pi \text{ is estimated as } \Pi = \frac{\sum_{i=1}^{n} P_i}{n}$$

with *n* the number of intervals and P_i the probability that the HR of a shark centred on the interval *i* would be fully covered by the MPA

$$P_i$$
 is estimated as $P_j = \frac{\sum_{1}^{N} P_{ij}}{N}$

with *N* the number of sampled individuals (N = 118 for the entire distribution), and P_{ij} indicating if the HR of the individual *j*, centred on the interval *i*, would be fully covered by the MPA



Figure S3. Modelling MPA's ability to cover sharks home range.



Figure S4. Seasonal space use. Proportions of outer reef slope portions exclusively used during mating season (July-September), outside mating season and in both season are respectively displayed in red, blue and grey. Boxplots represent each proportion distribution in adult males (left) and in females and juveniles (right). Nightingale's roses represent individual proportions.



Figure S5. Comparison of home range for grey reef shark adults and juveniles during and outside mating season. UD₉₅ and UD₁₀₀ values represent the surface of outer reef slope habitat encompassed by the 95th and 100th percentile of daily positions. Significance of difference between group means were assessed with pairwise permutation Student tests and displayed with lower case letters.

Home range metric	Season		DF	Sum of squares	Mean square betw.	Iterations	P(perm.)	
UD ₉₅	Year-long	Gender	1	5.657	5.657	5000	0.005	**
		M. stage	1	4.560	4.560	5000	0.014	*
		Gender : M. stage	1	0.650	0.650	224	0.312	
		Residuals	108	91.056	0.843			
	Mating season (July- September)	Gender	1	5.470	5.470	5000	0.010	*
		M. stage	1	6.091	6.091	5000	0.014	*
		Gender : M. stage	1	3.327	3.327	566	0.150	
		Residuals	108	100.840	0.934			
	October-June	Gender	1	1.433	1.433	1804	0.053	
		M. stage	1	0.704	0.704	232	0.302	
		Gender : M. stage	1	0.240	0.240	51	0.843	
		Residuals	108	54.481	0.504			
UD ₁₀₀	Year-long	Gender	1	8.218	8.218	5000	0.003	**
		M. stage	1	17.577	17.577	5000	0.000	***
		Gender : M. stage	1	0.105	0.105	51	0.902	
		Residuals	108	138.335	1.281			
	Mating season (July- September)	Gender	1	11.022	11.022	5000	0.001	**
		M. stage	1	7.080	7.080	4875	0.020	*
		Gender : M. stage	1	6.054	6.054	3406	0.029	*
		Residuals	108	121.305	1.123			
	October-June	Gender	1	1.695	1.695	639	0.136	
		M. stage	1	7.878	7.878	5000	0.015	*
		Gender : M. stage	1	4.446	4.446	3444	0.028	*
		Residuals	108	117.506	1.088			

Table S6. Comparison of shark home range by PERMANOVA, excluding migratory individuals. Six adult males were observed to undergo long-range migrations (Bonnin et al. 2019), up to 300 km from their tagging site. Here, these individuals were removed from the dataset to investigate variations of home range with gender, maturity stage and season. Divergence from the main analysis conclusions (i.e. when including these individuals) is displayed in red.


Figure S7. Cumulative distributions of UD₉₅ **and UD**₁₀₀ **values.** Cumulative distributions of UD₉₅ and UD₁₀₀ values for adult males (dark blue), adult female (red), juvenile males (light blue) and juvenile female (pink) are displayed. Bootstrapped confidence intervals are displayed with corresponding colour shading.

Table S8. Marine Protected Areas' ability to cover grey reef shark home range in New Caledonia. Values of MPAs' ability to cover sharks home range could not be calculated for Whanga-ledane and Whan-denece reserves, as they were too small to assess considering our home range estimates resolution (i.e. the spacing between acoustic receivers).

				UD ₉₅ Protected proportion of		UD ₁₀₀ Protected proportion of	
MPA	Area (km²)	Reef area (km²)	Covered outer reef slope habitat area (km²)	All ind.	Adult males	All ind.	Adult males
Whanga-ledane	8.7	5.1	1				
Whan-denece Pouarape	2.6	1	1.5				
Ouano	37	11	1.9	74%	56%	44%	23%
Petit Astrolabe	200	5.4	1.9	74%	56%	44%	23%
Poe	32	12	2.1	78%	59%	47%	25%
Tenia	14	6.8	2.8	78%	60%	48%	26%
Dohimen	36	3.5	4.9	80%	63%	51%	29%
Merlet	170	39	5.2	80%	63%	52%	30%
Beautemps-Beaupré	160	18	8	83%	67%	56%	34%
Grand Astrolabe	730	21	8.1	83%	67%	56%	34%
Abore	150	28	9.8	84%	68%	59%	37%
Petrie	600	21	12	84%	69%	62%	40%
Atolls d'Entrecasteaux	3500	170	80	94%	87%	87%	78%
Nord-Chesterfield	6580	500	280	98%	96%	96%	93%
Atolls de Chesterfield et Bellona	27150	1470	1130	100%	99%	99%	98%

S9. Oceanic travels.

Methods

For each pair of reefs encompassed by our array, the shortest possible deep-sea channel(s) connecting them was (were) identified. Coral reef habitat typology provided by Andréfouët et al. (2004) was used to determine oceanic habitat. Nine deep-sea channels were thus identified, spanning from 2 to 422 km. For each of these deep-sea channels, the total number of corresponding crosses were counted, and the corresponding individuals were identified.

Results

Fifty oceanic travels, undertook by 11 individuals, were recorded. All of these travels were recorded between D'Entrecasteaux atolls, no movement was recorded between the mainland, Chesterfield and D'Entrecasteaux atolls. Longest recorded oceanic travels were between Portail and Surprise atolls (9.9 km; one travel) and between Huon and Grand Guilbert atoll (9 km; nine travels undertook by five individuals). Individuals that undertook oceanic travels were mostly adult males (n=9), with one juvenile male and one juvenile female.



Figure S9. Oceanic travels. All oceanic channels crossable and recordable with our acoustic receiver array are displayed, with dashed lines if no shark was observed crossing, and with solid lines otherwise. In the latter case, the number of corresponding sharks is displayed. Length of channels are displayed.

Conclusion

En estimant la distribution des tailles de domaines vitaux du requin gris et ses variations individuelles, les résultats de ce chapitre ont permis d'évaluer de manière chiffrée et avec précision l'efficacité potentielle d'une AMP en fonction de sa taille, c'est-à-dire la proportion des individus dont elle est capable de couvrir les déplacements. Ces résultats soulignent également l'importance de considérer toutes les composantes d'une population, comme par exemple ici les mâles adultes, plus vulnérables car présentant des domaines vitaux plus importants que le reste de la population.

Ces résultats sont cohérents avec le constat de l'inefficacité des anciennes AMPs mises en place en Nouvelle Calédonie pour protéger cette espèce (Juhel et al. 2017, 2019). Cependant, ils permettent de valider les efforts récemment entrepris par le gouvernement, ayant décidé de protéger de grandes surfaces récifales sur la plupart des récifs éloignés de la Zone Economique Exclusive. Cette tendance également pertinente à l'échelle mondiale apporte un nouvel espoir pour la protection de ces espèces mobiles.

Ces deux derniers chapitres permettent de souligner l'importance de l'étude de l'utilisation de l'espace pour informer des mesures de protection, ainsi que la pertinence de l'emploi de la technologie de télémétrie acoustique dans cette optique. L'apport concret de ces résultats pour la conception de mesures adaptées à la protection des requins de récif est discuté au sein de la prochaine partie.

Discussion générale

I Contributions scientifiques

I.1 Impact anthropique sur l'étendue des déplacements

I.1.1 Une tendance opposée à celle constatée en milieu terrestre

Les résultats issus du chapitre 2 ont permis de mettre en évidence une augmentation de l'étendue du domaine vital en réponse aux pressions humaines chez des requins de récif, ce qui n'a encore jamais été démontré, ni même plus généralement chez des prédateurs marins. En milieu terrestre, une métaanalyse de données de télémétries de près de 60 espèces de mammifères a démontré une tendance inverse, avec une réduction des déplacements des individus dans les régions portant une empreinte humaine plus importante (Tucker et al. 2018). Les auteurs expliquent cette tendance par deux mécanismes potentiels : une plus grande incidence de barrières aux mouvements, liée à une fragmentation des habitats et à la construction de routes, et une concentration accrue de certaines ressources proche de l'Homme (agriculture, poubelles). De tels mécanismes ne sont cependant pas pertinents en milieu marin, en particulier en Nouvelle-Calédonie, et il n'est donc pas étonnant que l'on ne retrouve pas une telle réduction des déplacements à proximité de l'Homme ici. En effet, le milieu marin ne présente pas une colonisation par l'Homme aussi développée qu'en milieu terrestre, et est ainsi moins soumis à la construction d'infrastructures pouvant représenter des barrières aux déplacements ou à une destruction des habitats liée à l'agriculture. Le deuxième mécanisme proposé en milieu terrestre, lié à une concentration accrue de ressources proche de l'Homme, peut quant à lui être pertinent en milieu marin. En effet, la pratique du nourrissage à but touristique est reconnue comme affectant négativement la mobilité des individus chez certaines espèces de requins et raies (Brena et al. 2015). Cependant, cette pratique n'est susceptible d'affecter le comportement des espèces qu'à une échelle spatiale restreinte, et n'est de toute façon pas pratiquée en Nouvelle-Calédonie car interdite au sein des eaux sous compétence provinciale (zones côtières : lagonaires et récifales) et gouvernementales (zones de la Zone Economique Exclusive; Province Nord 2008; Province Sud 2009; Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie 2013).

I.1.2 Une tendance opposée à celle attendue des effets sélectifs de la pêche

Bien que ces deux mécanismes ne soient pas pertinents ici, une tendance de réduction des déplacements à proximité de l'Homme pouvait tout de même être attendue, d'après les théories formulées sur le « syndrome comportemental » chez les poissons et les effets sélectifs de la pêche sur celui-ci. Le « syndrome comportemental » est un concept postulant que chez une espèce ou population il existe des traits comportementaux fortement corrélés entre eux, i.e. certains types de comportements sont souvent associés chez les mêmes individus (Sih et al. 2004). Ainsi chez les poissons, les individus montrant un comportement timide sont souvent également moins explorateurs, moins agressifs, montrent des niveaux d'activité plus faibles et un caractère plus sociable (Conrad et al. 2011). Ainsi, les techniques de pêche passive, c'est-à-dire celles impliquant un déplacement du poisson vers l'outil de capture (e.g. pêche à la ligne) et non l'inverse (e.g. chalut), sont plus susceptibles de toucher les individus les plus audacieux, explorateurs et actifs (Pauli and Sih 2017). Une telle pression de pêche peut donc aboutir à retirer ces gammes de comportement dans une population, mais également les gammes de comportement naturellement associées à celles-ci. Ainsi Alós et al. (2016) ont mis en évidence que chez le rason, *Xyrichthys novacula*, les individus ayant survécu à une forte pression de pêche de loisir présentaient des domaines vitaux bien plus limités que

ceux observés dans la population originelle. Ces gammes de caractères comportementaux étant généralement héritables, ceci peut représenter une pression de sélection aboutissant à plus ou moins long terme à des changements à l'échelle évolutive (Uusi-Heikkilä et al. 2008). Les requins de récif étant justement vulnérables à ces méthodes de pêche passive, on devrait s'attendre à une sélection d'individus plus timides à proximité de l'Homme, et donc moins explorateurs et présentant des domaines vitaux moins étendus. Juhel et al. (2019) ont précisément démontré en Nouvelle-Calédonie une augmentation de la timidité des requins de récif face à un appât dans les régions les plus proches des populations humaines. Les résultats de Boussarie et al. (2018) vont également en ce sens. En effet, le contraste entre la diversité d'espèces de requin détectées par ADN environnemental et par des méthodes classiques (caméras appâtées et comptages sous-marins), est particulièrement accentué dans les régions proches de l'Homme. Ces résultats suggèrent qu'une timidité plus importante dans ces régions soit en partie responsable du faible nombre d'espèces détectées par les méthodes classiques. On aurait donc pu s'attendre à ce que cette timidité accrue des requins de récif dans les régions proches de l'Homme soit associée à des domaines vitaux moins étendus. Les résultats du chapitre 2 ont pourtant montré la tendance inverse. Ceci pourrait suggérer que l'impact de l'Homme sur les populations de requins de récif en Nouvelle-Calédonie ne serait pas uniquement lié à une pression de pêche directe, mais pourrait également être lié à d'autres mécanismes alternatifs. Par exemple, une diminution de la disponibilité en proies proche de l'homme pourrait conduire les individus à chercher de la nourriture sur de plus grandes surfaces d'habitat. En effet, une telle corrélation négative entre taille de domaine vital et densité en ressources a été démontrée chez l'agouti (Jorge and Peres 2005) et le chevreuil (Tufto et al. 1996). La fréquentation des récifs par des bateaux de plaisance pourrait également être une source chronique de dérangement entrainant la fuite des individus, comme mis en évidence sur des raies aigle à Moorea (Berthe and Lecchini 2016). Une telle hypothèse est d'autant plus crédible connaissant la timidité des requins de récif dans les régions proches de l'Homme en Nouvelle-Calédonie (Boussarie et al. 2018; Juhel et al. 2019).

I.1.3 Cause ou conséquence du déclin des populations ?

De telles réponses comportementales pourraient fournir des informations sur un des questionnements initiaux de cette thèse : par quels mécanismes autres que la pêche directe les activités humaines seraient responsables des déclins d'abondance observés (Juhel et al. 2017) ? Cependant, il est difficile de déterminer si ces réponses comportementales constituent une des causes de ce déclin ou simplement une de ses conséquences :

 Une augmentation du domaine vital dans les régions les plus proches de l'Homme pourrait être associée à une dépense énergétique plus élevée en raison des coûts de locomotion accrus (Lowe 2001; Whitney et al. 2016). Que cette augmentation du domaine vital se révèle associée à une diminution de la densité en proies ou non, il est possible que l'impact négatif sur le budget énergétique et la *fitness* des individus soit important. New et al. (2014) ont par exemple estimé concrètement les conséquences d'une augmentation des déplacements et d'une diminution du nourrissage sur la *fitness* et la dynamique d'une population d'éléphants de mer du sud, *Mirounga leonina*. Ces travaux ont permis de mettre en évidence qu'une faible altération de la fitness des individus (de l'ordre de 0.3%) en réponse à de tels changements pouvait être responsable d'un important déclin de la population au long terme (10% sur 30 ans). De la même façon, il est possible qu'une diminution de la *fitness* des requins gris en Nouvelle-Calédonie soit un facteur important des déclins d'abondance reportés dans les régions anthropisées de Nouvelle-Calédonie (Juhel et al. 2017). - Comme abordé dans les chapitres 2 et 3, cette augmentation de l'étendue du domaine vital pourrait également être liée à un effet de type Allee agissant sur la recherche de partenaires sexuels (effet Allee : relation négative entre fitness individuelle et densité de population). Des abondances moindres dans les régions proches de l'Homme pourraient amener les individus à se déplacer plus loin pour trouver un partenaire. Une telle recherche devrait affecter en particulier les mâles adultes pendant la saison de reproduction, mais les résultats du chapitre 2, visant à identifier l'importance relative des effets du sexe, du stade ontogénique et de la saisonnalité dans la corrélation « proximité à l'homme/taille du domaine vital », n'ont pas permis d'apporter une réponse claire à cette question.

1.2 Déplacements à large échelle spatiale

Les patrons de déplacement mis en évidence ici permettent d'éclairer les résultats issus de la thèse de Germain Boussarie, entreprise conjointement à celle-ci et soutenue en Avril 2019 (Boussarie 2019).

En effet, les patrons de différenciation génétique mis en lumière sur la zone d'étude soulignent l'importance de la continuité des habitats dans les capacités de dispersion de l'espèce. Une forte différenciation génétique a été observée entre les individus des récifs de la Grande Terre et de Chesterfield, séparés par plus de 400 km d'habitat océanique. Les individus échantillonnés sur les atolls d'Entrecasteaux ont quant à eux montré une très faible différenciation génétique avec ceux de la Grande Terre. Comme attendu, aucun individu marqué n'a été observé à transiter entre Chesterfield et la Grande Terre ou Entrecasteaux.



Figure : Patrons de différenciation génétique au niveau de l'archipel de Nouvelle-Calédonie. Le graphique représente les résultats d'une analyse discriminante réalisée à partir de près de 5000 marqueurs génétiques neutres. Adapté de Boussarie (2019).

Le suivi des déplacements individuels a également permis de souligner l'importance de la continuité de l'habitat à une échelle bien plus fine. En effet, malgré le nombre important d'individus marqués dans la région, aucun n'a été observé à transiter entre les récifs d'Entrecasteaux et ceux de la Grande Terre, séparés par un chenal profond de seulement 35 km de large. Bien que les patrons génétiques suggèrent que de tels déplacements soient possibles, ils ne permettent pas de déterminer l'échelle temporelle de leur fréquence. Boussarie (2019) a bien souligné l'importance d'estimer des paramètres comme le nombre de migrants par génération pour l'évaluation de la connectivité démographique des populations, tout en admettant les limites des techniques utilisées dans le cadre de ses travaux pour répondre à une telle question. Les résultats ci-présents permettent d'éclairer un peu plus cette

question, en suggérant une faible fréquence de telles migrations et donc une faible connectivité démographique entre les populations de la Grande Terre et celles d'Entrecasteaux.

En constatant une divergence entre les patrons de différenciation génétique observés sur des marqueurs nucléaires et mitochondriaux, Boussarie (2019) a également émis l'hypothèse de l'existence d'une philopatrie femelle associée à une dispersion assurée par les mâles chez les populations de requin gris de Nouvelle-Calédonie, une stratégie commune à de nombreuses espèces de requin (Chapman et al. 2015). De tels patrons de différenciation ont également été observés sur la Grande Barrière de Corail australienne (Momigliano et al. 2015, 2017), suggérant une stratégie généralisée à l'espèce et non limitée à la Nouvelle-Calédonie. Les patrons de déplacements mis en évidence ici, avec une dispersion limitée chez les femelles et des migrations de reproduction à grande échelle entreprises uniquement par des mâles adultes, permettent d'apporter un solide soutien à cette hypothèse.

La mise en évidence de telles migrations représente par ailleurs une nouveauté dans la connaissance de cette espèce. En effet, les travaux issus du chapitre 3 constituent la première description d'un comportement de migration saisonnier et à longue distance chez le requin gris de récif. Les déplacements observés ici sont également les plus longs jamais mis en évidence chez cette espèce à l'aide de la télémétrie acoustique. Des mouvements de plus grande ampleur, jusqu'à 900 km, ont été observés par White et al. (2017) à l'aide de télémétrie satellite mais représentent un caractère occasionnel et erratique, bien différents des déplacements directionnels et réguliers mis en évidence ici. Cette mise en évidence d'un phénomène rare, car observé sur une faible proportion des individus marqués, souligne bien l'importance de l'effort d'échantillonnage considérable entrepris au cours de cette thèse, ainsi que l'importance de déployer un réseau acoustique sur une large étendue spatiale, pour une espèce pourtant considérée *a priori* comme peu mobile.

Outre l'apport pour la connaissance de l'écologie de cette espèce, cette découverte a des implications pour la conservation de cette espèce à l'échelle locale et globale. Ces aspects sont discutés plus loin (cf II).

I.3 Saisonnalité

L'étude d'un grand nombre d'individus a également permis de mettre en évidence le caractère saisonnier des déplacements à large échelle spatiale chez le requin gris.

La télémétrie acoustique ne représente pas l'outil optimal pour suivre ce type de déplacements. L'emploi de marques satellite de type GLS (*Global Location Sensor*) ou Argos, permettant de s'affranchir de la nécessité d'un réseau de récepteurs mais bien plus onéreuses, présenterait toutefois le risque de s'avérer inutile si déployées sur des individus peu mobiles. Le requin gris est en effet documenté comme une espèce majoritairement résidente (Vianna et al. 2013; Espinoza et al. 2015a; Brodie et al. 2018), ce que les résultats de cette thèse confirment. Cependant, ces résultats apportent aujourd'hui des informations permettant de cibler les individus les plus susceptibles de montrer des déplacements à large échelle et pouvant donc se montrer de bons candidats pour le déploiement de marques satellites. Ainsi, sélectionner des mâles adultes capturés entre Juillet et Septembre, pendant la saison de migration, permettrait de mieux évaluer les patrons de dispersion à large échelle chez cette espèce. Bien que les analyses du chapitre 2 n'aient permis d'identifier qu'un nombre limité de grands migrateurs, elles ont également suggéré qu'un nombre bien plus important était également susceptible d'avoir entrepris de tels déplacements. En effet, les individus désignés dans ce chapitre comme passagers saisonniers (*seasonal transients*) ont tous été capturés pendant la saison de migration et sont quasi-exclusivement des mâles adultes. Leur comportement pendant le reste de l'année nous est inconnu et le déploiement de marques satellites permettrait de répondre à des questions sur leur origine, leur destination, et si leurs déplacements les emmènent loin au-delà de l'étendue du réseau d'hydrophones.

Le caractère saisonnier des déplacements à grande échelle permet également d'éclairer certains des questionnements émis par Juhel (2016). L'un des objectifs de Juhel (2016) portait sur l'étude de l'abondance des requins de récifs au travers de l'archipel de Nouvelle-Calédonie, grâce au déploiement de près de 400 caméras appâtées. Juhel (2016) s'est notamment questionné sur l'importance du biais que pouvait représenter d'éventuelles variations temporelles d'abondance sur les récifs, et si le timing des déploiements entrepris sur les différentes régions de l'archipel pouvait être responsable des différences spatiales observées. Juhel (2016) a pour cela réalisé un suivi temporel des récifs Aboré et MBéré proches de Nouméa, et a constaté une apparente diminution d'abondance en Août, sans que cette tendance ne soit néanmoins significative (Figure 53).



Figure 53. Suivi temporel des abondances de requin de récif sur les récifs de Nouméa (Juhel, 2016).

Cette diminution d'abondance pourrait correspondre au départ d'un certain nombre d'individus pendant cette saison et coïnciderait avec les déplacements mis en évidence lors de la thèse ciprésente. En effet, tandis qu'une proportion non négligeable (6/24) des individus marqués à Nouméa a été observée à entreprendre une migration vers le Nord de la Grande Terre durant cette saison, la moitié (12/24) a été observée à entreprendre un déplacement de plus faible ampleur vers le Sud du réseau de Nouméa (récif Kué ; Figure 54). Ces deux phénomènes pourraient expliquer les diminutions d'abondance observées lors du mois d'Août par Juhel (2016) dans les parties nord des récifs de Nouméa.



Figure 54. Illustration d'une migration vers le Sud du réseau de Nouméa par un mâle adulte en 2017. Le graphe de gauche représente les détections au site de marquage (en noir) et les détections au niveau des autres hydrophones du réseau. La couleur des détections représente leur chronologie (de vert vers rouge) tandis que leur position représente la position de l'hydrophone sur un axe Nord-Sud. Le graphe de droite représente les déplacements entre sites par des flèches de couleur correspondant aux détections affichées sur le graphe de gauche.

La saisonnalité dans les patrons de déplacements observés à l'échelle de l'archipel représente donc une source de biais potentielle pour les patrons spatiaux d'abondances observés. Cependant, en étudiant les dates de déploiement des caméras dans les différentes régions de l'archipel, il semble qu'une telle source de biais ait eu peu d'incidence sur ses résultats. En effet, la grande majorité des déploiements a été effectuée en dehors de la saison de migration (Figure 55). Les sites de Beautemps-Beaupré et de l'Astrolabe, parmi ceux présentant les plus fortes abondances reportées par Juhel (2016), ont cependant tous deux été échantillonnés uniquement pendant la saison de migration. Il semble toutefois peu probable que les abondances reportées sur ces sites aient été surestimées en réponse à une immigration d'individus depuis des régions alentours, considérant l'isolement géographique de ces récifs.



Figure 55. Dates des déploiements de caméras appâtées dans le cadre de la thèse de Jean-Baptiste Juhel (Juhel, 2016).

II Vers une meilleure protection des requins de récif

La protection des écosystèmes marins est généralement appréhendée selon deux perspectives distinctes et parfois antagonistes : la conservation et l'optimisation des rendements des pêcheries (Botsford et al. 2003; Gaines et al. 2010). Concernant cette dernière perspective le débordement, ou *spillover*, des individus depuis les zones protégées vers les zones de pêche adjacentes constitue l'objectif premier, et invite plutôt à la mise en place de nombreuses petites AMPs interconnectées (Hastings and Botsford 2003; Gaines et al. 2010). Cependant, un tel débordement dans un contexte de

protection est généralement plus pertinent pour des espèces sédentaires à dispersion larvaire (Grüss et al. 2011). Dans le cadre de cette thèse, la protection des requins de récif est fondamentalement considérée dans une perspective de conservation, où l'objectif est de maintenir ou rétablir les populations au sein des zones protégées. Un débordement des individus hors des zones protégées est donc au contraire à éviter car potentiellement associé à un risque de mortalité accru (Gaines et al. 2010).

II.1 Prérequis d'une AMP pour protéger le requin gris

II.1.1 Taille

Dans un tel contexte, chaque AMP doit être capable de protéger les individus y résidant. Cette capacité dépend notamment de sa taille et de son aptitude à couvrir le domaine vital des individus (Pittman et al. 2014; Weeks et al. 2017; Di Franco et al. 2018; Krueck et al. 2018). Ainsi, les résultats du chapitre 4 indiquent que la mise en place de petites AMPs ne permet pas de protéger efficacement le requin gris. En effet, une réserve telle que celle d'Aboré (150 km², 9 km² d'habitat « pente externe ») n'est pas capable de couvrir le domaine vital d'une proportion suffisante de la population, en particulier si l'on s'intéresse aux mâles adultes (seulement 37% des mâles adultes couverts sur l'intégralité de leur domaine vital). Ce résultat confirme les suppositions issues des résultats de Juhel (2016), qui avait constaté en cette réserve des abondances faibles et identiques à celles observées sur les récifs adjacents non protégés.

Ces résultats permettent d'apporter un seuil de surface concret pour la conception d'AMPs efficaces pour cette espèce. Ainsi, en ayant par exemple un objectif de 80% des mâles adultes à protéger sur l'intégralité de leur domaine vital (UD_{100}), il est nécessaire de couvrir un minimum de 95 km² d'habitat (Figure 56).



Figure 56. Définition de la taille minimale d'une AMP en fonction d'un objectif de conservation. La courbe noire représente la relation entre taille d'AMP et proportion de mâles adultes couverts sur l'intégralité de leur domaine vital.

La connaissance du risque auquel sont exposés les animaux en dehors des zones protégées permet de fixer les objectifs de protection ; il est ainsi possible de jouer sur la proportion de la population et/ou sur la proportion du domaine vital à protéger (par exemple ici UD_{95} ou UD_{100}).

Ces courbes permettent également d'estimer le rapport coût-efficacité d'une mesure de protection. La forme sigmoïde de ces relations a pour conséquence que ce rapport soit maximal autour du point d'inflexion puis de plus en plus faible à mesure que les objectifs de protection sont ambitieux (i.e. en s'approchant du plateau). Ainsi, agrandir une AMP de taille moyenne apporte plus rapidement des bénéfices qu'agrandir une grande AMP. Passer d'un objectif de 80 à 90% d'une population à protéger nécessite de couvrir une surface supplémentaire bien plus importante que pour passer d'un objectif de 28 à 38% (autour du point d'inflexion de la courbe). Cette notion est illustrée par la Figure 57.



Figure 57. Estimation du rapport coût-efficacité pour la conception d'une AMP. La courbe noire représente la relation entre taille d'AMP et proportion de mâles adultes couverts sur l'intégralité de leur domaine vital. Le point rouge représente le point d'inflexion de la courbe, correspondant à la pente maximale. Ce point n'apparait pas visuellement comme le point d'inflexion en raison de l'échelle logarithmique de l'axe des abscisses.

II.1.2 Limites

Une réduction du débordement des individus en dehors d'une AMP peut également être favorisée en faisant correspondre les limites de cette AMP avec des limites naturelles de l'habitat réduisant la dispersion des individus (Gaines et al. 2010; Edgar et al. 2014). Ici, l'habitat océanique semble être un facteur limitant la dispersion chez le requin gris, comme le suggèrent les résultats de cette thèse et de celle de Germain Boussarie (Boussarie, 2019). Ainsi, les réserves récemment implémentées sur les récifs isolés de l'archipel de Nouvelle-Calédonie (Parc Naturel de la Mer de Corail - 2018) semblent particulièrement adaptées pour limiter le débordement d'individus vers les zones non protégées. Les estimations d'efficacité des AMPs en fonction de leur taille (chapitre 4), ne prenant pas en compte ce facteur, présentent donc vraisemblablement un caractère conservatif. Une réserve relativement petite comme celle de Beautemps-Beaupré (160 km², 8 km² d'habitat « pente externe ») est donc susceptible de protéger une bien plus grande proportion de sa population que les estimations basées seulement

sur sa taille le suggèrent. Les niveaux d'abondance de requin de récifs en son sein sont d'ailleurs parmi les plus importantes enregistrées dans l'archipel (Juhel et al. 2017).

II.1.3 Localisation

Zones d'intérêt

L'implémentation de grandes AMPs implique nécessairement un coût financier important ainsi qu'un plus fort potentiel de conflit avec des acteurs économiques. La mise en place de plus petites AMPs doit présenter des caractéristiques particulières pour pallier le défaut de leur taille et proposer tout de même une protection efficace des espèces mobiles. Grüss et al. (2011) proposent ainsi une approche d'AMP « ciblée » pour les espèces mobiles, qui doit se baser sur une connaissance précise des zones (i) présentant une pression anthropique disproportionnée, (ii) où les individus passent une proportion démesurée de leur temps, ou (iii) où des fonctions essentielles au cycle de vie des espèces ont lieu, telles que des zones de reproduction ou des nurseries. Une telle approche, en particulier concernant ce troisième point, pourrait se révéler pertinente pour la protection du requin gris de récif en Nouvelle-Calédonie. En effet, bien qu'il ne semble pas que cette espèce présente des zones de nurseries, les individus juvéniles étant observés dans les mêmes habitats que les adultes, les résultats issus du chapitre 3 suggèrent l'existence de zones privilégiées de reproduction. Ces résultats appellent à des efforts supplémentaires pour l'identification de ces zones. Le peu de connaissances sur cet aspect de l'écologie de l'espèce laisse suggérer que de telles zones d'accouplement doivent présenter un fort courant de façon à permettre l'oxygénation des partenaires reposant sur le fond pendant de longues minutes pendant l'acte sexuel (Annexe 10). En Nouvelle-Calédonie, de telles conditions sont typiquement retrouvées dans les passes récifales. Ces habitats relativement localisés spatialement pourraient ainsi représenter une perspective de prospection prometteuse. De plus, le timing des migrations observées apporte des informations précieuses pour planifier des plongées d'observation ou des déploiements de caméras en ces lieux. Une fois identifiés, de tels sites d'accouplement pourraient présenter une opportunité de protection privilégiée pour cette espèce, via la mise en place d'AMPs peu coûteuses car saisonnières et restreintes spatialement.

Isolement

La totalité des AMPs implémentées en 2018 dans le cadre du Parc Naturel de la Mer de Corail concernent des récifs très éloignés de la présence humaine, à plus de 20 h de navigation des principaux centres de population. La mise en place d'AMP sur de tels récifs est parfois considérée comme superflue car constituant des refuges dits *de facto* car déjà libres de l'influence humaine. De tels efforts de conservation peuvent même être considérés comme néfastes car empêchant l'allocation de ressource vers des zones pouvant plus bénéficier d'une réduction des activités humaines, et apportant un faux sentiment d'objectifs politiques atteints (Devillers et al. 2015; Jones and De Santo 2016). Cette idée que les zones éloignées et sauvages ne sont pas menacées peut toutefois être remise en question. En effet, ces zones sauvages se font de plus en plus rares, à la fois en milieu terrestre (Watson et al 2016) et marin (Jones et al 2018). En milieu marin, les écosystèmes coralliens sont même les plus touchés par cette raréfaction. L'éloignement représente un obstacle de moins en moins restrictif pour la pêche industrielle (Watson et al. 2015; Kroodsma et al. 2018; Sala et al. 2018b) et les régions les plus reculées des océans sont aujourd'hui exploitables grâce à des méthodes telles que le transbordement de petites navires de pêche, adaptées à la pêche récifale, vers des navires cargo mère (Boerder et al. 2018).

Ces zones sauvages abritent pourtant des écosystèmes présentant des caractéristiques exceptionnelles et retrouvées nulle part ailleurs, particulièrement concernant les espèces prédatrices. Graham and McClanahan (2013) y ont ainsi rapporté des biomasses de poisson 6 fois supérieures à

celles trouvées dans les AMPs les plus efficaces implantées proches de l'Homme, et des communautés bien plus riches en espèces de haut niveau trophique. Ces zones présentent également des couvertures coralliennes plus grandes, en lien avec l'existence de communautés microbiennes moins importantes et donc moins néfastes à la santé des coraux (Dinsdale et al. 2008), ou en lien avec des communautés de poisson comportant plus d'espèces prédatrice (Sandin et al. 2008; Friedlander et al. 2010) modifiant ainsi le comportement des espèces de plus bas niveau trophique (Madin et al. 2010a).

Les régions isolées et sauvages restent cependant très peu protégées, particulièrement dans les écosystèmes coralliens dont moins de 5% des récifs isolés sont couvert par des AMPs (Jones et al. 2018). Cinner et al. (2018) suggèrent pourtant que les espèces prédatrices ne sont susceptibles de bénéficier d'une protection efficace qu'en ces zones isolées. Cette méta-analyse de 1800 récifs coralliens à l'échelle globale a en effet permis de démontrer que l'effet des AMPs sur ce groupe fonctionnel était fortement dépendant de la proximité à l'Homme. Ce manque d'efficacité des AMPs proches de l'Homme est probablement dû au fait que même de faibles niveaux de pression humaine sont capables d'impacter ces espèces particulièrement vulnérables (D'agata et al. 2016), comme par exemple de faibles niveaux de braconnage inévitables même au sein des AMPs les plus surveillées (Cinner et al. 2018).

La surveillance de ces zones éloignées peut donc représenter un défi encore plus grand. Leur éloignement et la richesse des ressources marines qu'elles contiennent présentent un fort potentiel attractif pour les braconniers ainsi qu'une relative impunité. Les requins de récif représentent des cibles particulièrement privilégiées pour les braconniers en raison de la forte valeur de leurs ailerons sur les marchés asiatiques. Par exemple aux îles Marshall, le marquage de requins gris de récif par télémétrie satellite a mis en évidence de façon non équivoque le braconnage de plus de la moitié des individus marqués en moins de 3 mois (Bradley et al. 2019). Sur l'archipel des Chagos, une analyse de la composition des prises des navires de pêche illégale arraisonnés a révélé que les prises de requins atteignaient près de 80% du total (Martin et al. 2013). Dans un des premiers sanctuaires de requins au monde, au Palau, des densités de requin près de 7 fois inférieures ont été reportées dans les zones les moins surveillées de la zone, en réponse directe à une pression de pêche illégale estimée à partir d'un examen du matériel de pêche abandonné (Vianna et al. 2016). En Nouvelle-Calédonie, bien que la première ressource récifale ciblée par les braconniers soit les holothuries, les ailerons de requins arrivent en seconde place et de nombreux navires vietnamiens en détenant sont régulièrement arraisonnés par la Marine Nationale au sein des zones les plus reculées de la Zone Economique Exclusive (Gardes et al. 2014; Marine Nationale 2017a, 2017b, 2017c).

Le développement de méthodes satellitaires peut aujourd'hui aider à la surveillance de ces zones protégées isolées. Par exemple, la technologie AIS (*Automated Identification System*), conçue pour éviter les collisions entre navires, peut être utilisée pour détecter la présence de navires de pêche en zones protégées. Cependant, cette technologie est facilement contrôlable et de nombreux exemples de navires la désactivant en approche de zones interdites à la pêche ont été rapportés (Malarky and Lowell 2018). Les méthodes d'imagerie satellite apportent aujourd'hui une solution pour pallier ce défaut. Ainsi, la société Planet (www.planet.com) développe un système de comparaison des bases de données publiques de localisation AIS à des images issues de leur propre flotte de satellites pour détecter, localiser et même identifier les navires coupables de telles pratiques. Le développement d'algorithmes d'analyse des trajectoires des navires est également prometteur pour l'identification de pratiques de pêches particulières ou la détection d'évènements de transbordement (Tarr and Marshall 2017). Le développement de telles technologies est particulièrement important pour les pays ne disposant que de très peu de moyens financiers pour une surveillance active de leurs eaux (Bradley et al. 2019).

La protection de ces zones sauvages représente donc un objectif primordial dans la protection des écosystèmes marins (Kormos et al. 2016). Protéger en amont ces écosystèmes encore préservés, plutôt qu'essayer de rétablir leur état naturel une fois dégradés, représente certainement une stratégie plus judicieuse, afin de ne pas reproduire les mêmes erreurs qu'en milieu terrestre (Mittermeier et al. 2003; Watson et al. 2016). Les récifs coralliens localisés à la fois dans des zones inhabitées et dans des pays permettant une stricte application de mesures de protection étant très peu nombreux à l'échelle mondiale (Graham and McClanahan 2013), il était donc important de profiter de l'opportunité rare que représentaient les récifs du Parc Naturel de la Mer de Corail.

II.1.4 Niveau de protection

Le coût économique d'une AMP associé à la réduction des activités humaines en une zone déterminée dépend du niveau de protection implémenté : protection spécifique ciblée (e.g. interdiction de prélèvement de toute espèce de requin dans la Zone Economique Exclusive calédonienne), interdiction généralisée de prélèvement ou interdiction de toute présence humaine. Le choix de ce niveau de protection doit donc être équilibré et éclairé par une identification des aspects des activités humaines qui sont les plus néfastes pour une espèce d'intérêt.

Dans le cas de l'impact d'une simple fréquentation, par exemple le bruit d'un moteur de bateau dérangeant l'animal pendant ses activités (Berthe and Lecchini 2016), la mise en place d'AMP interdisant toute présence humaine, dite *no-entry* ou intégrale, peut être nécessaire. Un tel niveau de protection peut également être privilégié pour des raisons de facilité de surveillance. De telles AMPs ont ainsi été implémentées l'année dernière au sein du Parc Naturel de la Mer de Corail sur les atolls de Guilbert, Pelotas et Chesterfield, sur des surfaces atteignant 6600 km² pour ce dernier.

La mise en place d'AMP *no-take* peut permettre de mitiger un impact indirect de l'homme sur la disponibilité en proies, un facteur potentiellement primordial pour les requins de récif (Goetze and Fullwood 2013). De telles AMPs peuvent également être utiles si les populations de requins de récif sont vulnérables à l'incidence de captures accessoires associées à une activité de pêche ciblée vers d'autres espèces. Dans une telle situation, des mesures alternatives telles que la limitation de certains matériels de pêche peut aussi représenter une solution efficace. Ainsi, Robbins et al. (2013) ont démontré la vulnérabilité du requin taureau, *Carcharias taurus*, aux techniques de pêche récréative utilisant certains types d'appât, à l'inverse d'autres techniques telles que la pêche au leurre à la traine. Cette étude a finalement aboutit à l'interdiction d'utiliser tout type d'appât au sein de toutes les régions de Nouvelle Galle du Sud (Australie) présentant des habitats critiques pour cette espèce. La pêche récréative ne constitue pas la seule source de prises accessoires, la pêche commerciale peut également être l'objet de restrictions de certaines techniques de pâche. Ainsi, l'emploi de certains types d'appâts, d'hameçons et de bas de ligne câblés a été associé à des taux de capture accessoire de requins plus élevés (Gilman et al. 2008). Dans le cas de mesures interdisant certains de ces équipements, le taux de capture de requin peut être réduit de façon significative (Gilman et al. 2007).

Une interdiction de prélèvement d'espèces particulières peut également être implémentée dans le cas d'une forte pression de pêche ciblée. Une telle interdiction, moins restrictive, peut ainsi être mise en place sur de plus grandes surfaces. C'est le cas en Nouvelle-Calédonie où la quasi-totalité des eaux lagonaires, récifales et pélagiques bénéficie d'une interdiction de prélèvement de toute espèce d'Elasmobranche.

Les travaux présentés au sein du chapitre 2 permettent d'apporter quelques informations sur la nature des activités humaines les plus néfastes pour le requin gris. La corrélation positive entre la proximité humaine et la taille du domaine vital pourrait suggérer un impact anthropique via d'autres mécanismes

qu'une mortalité liée à une pêche directe. En effet, comme indiqué précédemment (cf I.1.2), un tel mécanisme aurait plutôt résulté en une corrélation négative. Bien qu'un effet indirect de type *Allee*, en réponse à une diminution d'abondance de cette espèce, puisse être responsable d'une telle corrélation positive, un effet de l'Homme sur la disponibilité en proies pourrait également jouer un rôle important. En effet, les biomasses de poissons récifaux sont fortement réduites à proximité de l'Homme en Nouvelle-Calédonie (D'agata et al. 2016). Il est difficile d'établir des enseignements sur nos résultats mais si cette dernière hypothèse s'avère valide, la mise en place d'AMP *no-take*, de taille adéquate (cf II.1.1), pourrait représenter une solution efficace pour la protection de cette espèce, ainsi que des niveaux de mortalité induits par la pêche, est toutefois nécessaire avant d'avancer de telles conclusions.

II.1.5 Ancienneté

L'ancienneté d'une AMP est un autre facteur essentiel d'efficacité, il faut laisser du temps à de telles mesures pour espérer observer un retour vers un état préservé (MacNeil et al. 2015). Dans certains cas, un effet positif sur les abondances de requins de récifs peut être observé rapidement après la mise en place d'une AMP, comme le suggèrent Speed et al. (2018) qui ont observé un rebond d'abondances d'un facteur 4 à 5 après seulement 8 ans d'application stricte des restrictions de pêche. Un tel rebond représente toutefois vraisemblablement un cas exceptionnel et il serait peut-être trop optimiste d'espérer de tels résultats pour toute AMP correctement implémentée. De plus, la bonne santé des populations de requins de récifs ne se résume pas aux niveaux d'abondance, un retour vers un état préservé du comportement des individus est un processus nécessitant certainement bien plus de patience. Rhoades et al. (2019) ont en effet comparé les taux de prédation de différentes espèces de prédateurs marins entre AMPs variant par leur ancienneté et a seulement constaté des niveaux naturels pour des AMPs âgées de plus de 40 ans, malgré des niveaux d'abondance rétablis chez des AMPs bien plus jeunes. Les longs délais nécessaires au rétablissement de ces caractères comportementaux sont certainement liés au fait que ces changements ne reflètent pas une plasticité phénotypique des individus, mais bien un processus sélectif ayant résulté en une disparition ou raréfaction de phénotypes particuliers dans les populations. Ainsi, le rétablissement des fréquences naturelles de ces phénotypes dans une population ne peut se faire qu'au bout de plusieurs générations. Chez le requin gris par exemple, la durée d'une génération est supérieure à 10 ans (Robbins 2006), ce qui implique la nécessité d'au moins plusieurs dizaines d'années pour rétablir un comportement naturel. Le rétablissement de tels comportements de prédation est essentiel pour les populations de prédateurs, mais également pour le bon fonctionnement des écosystèmes étant donné le rôle de ces espèces dans la structuration des réseaux trophiques par le haut (cf Introduction-II.3).

En Nouvelle-Calédonie, l'exemple de la réserve coutumière de Beautemps-Beaupré illustre bien l'importance de l'ancienneté d'une mesure de protection. En effet, cette réserve ancestrale implémentée par les tribus de l'ile d'Ouvéa présente les abondances de requins de récif les plus importantes parmi toutes les AMPs de l'archipel néo-calédonien (Juhel 2016).

II.2 Perspectives

II.2.1 Compréhension des mécanismes par lesquels l'Homme impacte l'utilisation de l'espace

Les résultats issus du chapitre 2 ont permis de mettre en évidence un impact de la proximité humaine sur l'utilisation de l'espace par le requin gris, et notamment sur la taille de son domaine vital. Il reste cependant des questionnements sur les mécanismes à l'origine de cette corrélation. Il est en effet

difficile de conclure si cette corrélation est liée à un effet de type *Allee* sur la difficulté à trouver des partenaires sexuels, à une réduction de la disponibilité en proies amenant les individus à évoluer sur de plus grandes surfaces ou à un dérangement par la simple fréquentation plaisancière. Il existe aujourd'hui plusieurs pistes d'investigation pour chercher à mieux comprendre les mécanismes à l'origine de cette corrélation.

Le déploiement de réseaux d'hydrophones plus densément implantés sur les récifs de Nouméa et du Grand Lagon Nord, avec idéalement un site intermédiaire entre les deux, ainsi qu'un échantillonnage équilibré entre sexes et stades ontogéniques, pourrait permettre d'élucider quels aspects des déplacements des requins de récifs sont les plus affectés par la proximité humaine. Un site intermédiaire pourrait en effet apporter des informations précieuses car il complèterait la couverture du gradient humain pour mieux étudier l'impact de l'Homme sur les requins de récif. En effet, le Grand Lagon Nord, deuxième région en termes de proximité à l'Homme dans le dispositif actuel, pourrait déjà représenter un niveau de proximité suffisamment faible pour ne pas impacter cette espèce. La seule région de Nouméa comme témoin de l'impact anthropique pour l'analyse employée dans le cadre de cette thèse pourrait être une des principales limites aux conclusions apportées. Le déploiement de tels réseaux densément implantés permettrait d'étudier ces déplacements à plus fine échelle spatiale et d'identifier plus précisément la nature de ces déplacements : fuite, recherche de nourriture ou recherche de partenaire notamment. L'utilisation de marques « accéléromètres » pourrait également apporter des informations sur la nature des activités des individus (repos, chasse) et donc sur leurs budgets énergétiques, un aspect primordial pour l'étude de la fitness des individus et d'un éventuel impact de la proximité humaine sur celle-ci.

Une piste plus concrète ne nécessitant pas l'acquisition de nouvelles données serait également à explorer. Il serait intéressant d'incorporer des données de signature isotopique des tissus pour étudier les liens entre patrons de déplacements et comportement alimentaire, ainsi que l'impact de la proximité humaine sur ces derniers. En effet, les individus marqués au cours de cette thèse ont également subi lors de leur capture un prélèvement de sang, de chair et de peau pour de telles analyses. Ces échantillons ont depuis été traités par Germain Boussarie et les données de fractionnement isotopique seront bientôt disponibles. Ces fractionnements peuvent apporter des informations sur divers aspects du comportement alimentaire des individus. Ainsi, le niveau de fractionnement de l'isotope 13 du carbone peut apporter des informations sur l'habitat préférentiel d'alimentation d'un individu (pélagique vs récifal vs lagonaire ; McCauley et al. 2012; Curnick et al. 2019). Les niveaux de fractionnement du carbone 13 et de l'azote 15, et plus précisément le contraste de ces niveaux entre différents tissus caractérisés par des délais de renouvellement différents, peuvent apporter des informations sur le degré de spécialisation alimentaire d'un individu (Matich and Heithaus 2015). De tels comportements alimentaires pourraient être corrélés à certains patrons de déplacements, par exemple à une fréquentation de l'habitat récifal, ou à une variation de cette fréquentation dans le temps. L'apport conjoint de ces deux sources d'information à une étude comparative de zones impactées et isolées pourrait aider à mieux comprendre l'impact des activités humaines sur le requin gris. Par exemple, il serait intéressant d'évaluer si l'impact de l'Homme sur la taille du domaine vital des individus est lié à une modification de leur comportement alimentaire. Un impact de l'Homme via une diminution de la disponibilité en proies pourrait se traduire par une diminution du niveau trophique des requins, forcés de se nourrir sur des proies plus petites. Une diminution de la disponibilité en proies récifales pourrait également entrainer une alimentation plus importante en habitat pélagique. Une telle diminution de la dépendance à l'habitat récifal pourrait amener un individu à être moins inféodé à une portion récifale en particulier, et donc être responsable de la corrélation positive entre proximité humaine et taille de domaine vital.

La nature des activités humaines impactant le plus les requins de récif pourrait également être étudiée de manière plus approfondie en comparant divers niveaux de protection d'AMPs. Ainsi, comparer les réserves d'Aboré et de Merlet, toutes deux couvrant une surface similaire d'habitat (pente externe), mais présentant une interdiction de prélèvement pour la première et une interdiction totale de fréquentation pour la seconde, pourrait apporter des informations en ce sens. Une telle comparaison a été tentée au cours de cette thèse en déployant un réseau d'hydrophones au sein de la réserve Merlet. Malheureusement, l'étude de ce site a été abandonnée à la suite de 2 semaines de pêche infructueuse. Les raisons de cet échec nous sont aujourd'hui encore inconnues, considérant les abondances plus fortes et le comportement plus audacieux des individus face à un appât en comparaison avec les récifs de Nouméa (Juhel et al. 2017, 2019), où la pêche a pourtant été plus fructueuse.

Une alternative à cette étude pourrait être de comparer les patrons de déplacements des individus entre semaine et week-end, la fréquentation plaisancière des récifs aux alentours de Nouméa étant fortement dépendante de cette variable (Gonson et al. 2016). Les résultats préliminaires d'une telle étude n'indiquent cependant pas un impact du jour de la semaine sur la fréquentation des récifs (présence/absence horaire et journalière) par les requins marqués autour de Nouméa.

II.2.2 Le requin pointe blanche de récif, Carcharhinus albimarginatus

Les campagnes océanographiques entreprises ici ont également permis de marquer un nombre important de requins pointe-blanche de récif, *C. albimarginatus*. Le timing du marquage de ces 32 individus, marqués pour la plupart plus tardivement lors de la mission APEX 8 (Novembre 2016, cf Chapitre 1 – IV.4), n'a cependant pas permis d'intégrer l'analyse de leurs données au sein de ce travail de thèse. En effet, la démobilisation du réseau d'hydrophones entre Juillet et Octobre 2017 a conduit à disposer de moins de 2 ans de surveillance pour cette espèce lors de la récolte finale des données en Décembre 2018. De plus, cette démobilisation a représenté la perte d'une période potentiellement critique pour l'analyse de l'utilisation de l'espace des requins de récif (saison de migration chez le requin gris). Cependant, la récolte des dernières données issues du réseau lors de la campagne d'Août 2019 apportera des informations complètes et précieuses pour l'étude de cette espèce. En effet, l'écologie du requin pointe blanche de récif est bien moins connue que celle du requin gris de récif et l'effort d'échantillonnage employé ici est d'une taille remarquable comparée à celles employées dans les rares études existantes (Bond et al. 2015; Espinoza et al. 2015b; Carlisle et al. 2019). L'analyse de ces données et l'éventuelle comparaison avec celles du requin gris sera entreprise prochainement.

II.2.3 Développement d'un plan de protection des requins de récif à l'échelle de l'archipel

La conception d'un plan de protection, c'est-à-dire l'identification concrète des zones à inclure dans des AMPs, est une entreprise compliquée et doit tenir compte d'objectifs biologiques mais également de contraintes financières de gestion (mise en place, surveillance) et de contraintes économiques associées à la restriction des activités humaines. La maximisation des objectifs et la minimisation des contraintes sont généralement permises par des outils informatiques d'optimisation, dont l'exemple le plus connu est le logiciel *Marxan* (Ball et al. 2009).

Une telle planification spatiale est traditionnellement basée sur des objectifs biologiques de maximisation de diversité d'espèces (Margules and Pressey 2000; Sarkar et al. 2005) ou d'habitats (Allnutt et al. 2012; Deas et al. 2014) et de minimisation de la surface à protéger et/ou de son coût. Lorsque l'objectif est de protéger une ou plusieurs espèces d'intérêt, une telle planification repose généralement sur des données de distribution spatiale des densités de ces espèces (Kabbadj et al.

2018; Fuentes et al. 2019). De telles approches ne tiennent cependant pas compte des capacités dispersives des animaux et ne sont donc pas appropriées pour des espèces mobiles telles que les requins de récif. Il apparait aujourd'hui essentiel d'intégrer des données telles que la taille du domaine vital des espèces au sein des méthodes de planification spatiale (Engelhard et al. 2017; Weeks et al. 2017).

L'objectif est donc ici de développer un cadre technique permettant d'inclure les résultats issus de cette thèse concernant l'utilisation de l'espace par le requin gris pour planifier un réseau d'AMPs adapté. Ce travail représente également l'opportunité d'inclure d'autres sources d'informations disponibles sur cette espèce et potentiellement pertinentes pour une optimisation de sa protection. En effet, les travaux issus de la thèse de Germain Boussarie (Boussarie, 2019)et de Jean-Baptiste Juhel (Juhel, 2016) ont permis un approfondissement des connaissances sur différents aspects de l'écologie de cette espèce au sein de l'archipel, notamment sur la connectivité génétique des populations et sur leurs abondances.

Présentation du cadre technique envisagé

Trois sources d'informations sont donc considérées pour définir des objectifs de conservation :

- Le domaine vital des individus : la taille des AMPs sélectionnées par l'algorithme d'optimisation doit permettre de couvrir une proportion suffisante du domaine vital des individus y résidant.
- La diversité génétique des populations : Boussarie (2019) a mis en évidence, grâce à l'analyse de près de 5000 marqueurs génétiques (*Single Nucleotide Polymorphism*), l'existence de 3 pools génétiques dans l'archipel, un regroupant la Grande Terre, les atolls d'Entrecasteaux et les récifs de l'Astrolabe, un pour l'atoll de Chesterfield et un pour l'ile de Matthews. L'objectif est ici de protéger chacun de ces 3 pools.
- L'abondance en requins gris de récif : Juhel (2016) a réussi à modéliser ces abondances en fonction de facteurs environnementaux et anthropique. Des prédictions d'abondance à l'échelle de l'archipel sont donc disponibles et peuvent donc servir de support pour la détermination de zones d'intérêt.

Une optimisation de planification spatiale consiste généralement en un découpage de la région d'étude en *N* cellules (= unités de protection), puis une sélection d'un sous-échantillon de ces cellules à placer sous protection, appelé « solution ». Cette sélection est réalisée via la minimisation d'une « fonction objectif » associée au coût d'une solution *S*, tout en satisfaisant des fonctions contraintes liées à des objectifs biologiques.

Ainsi, une fonction objectif (FO) classique se présente sous la forme:

$$FO = T_{co\hat{u}t} + T_{compacit\hat{e}}$$

Avec $T_{coût}$ et $T_{compacité}$ des termes associés au coût de protéger chaque cellule et au coût associé à la longueur des frontières entre zones protégées et non protégées (nécessité d'une compacité des solutions).

$$FO = \sum_{i \in \Omega} x_i \cdot c_i + b \cdot \frac{\sum_{i \in \Omega} \sum_{j \in \Omega} x_i \cdot (1 - x_j) \cdot v_{ij}}{N}$$

Avec :

- Ω l'ensemble des N cellules
- $x_i = 1$ ou 0 selon le choix de la cellule *i* à protéger ou non

- v_{ij} la longueur de la frontière entre les cellules *i* et *j*
- c_i le coût de protéger la cellule i

Les contraintes seraient formulées pour intégrer les données d'abondance et de génétique. Boussarie (2019) a mis en évidence l'existence de 3 populations distinctes sur le plan génétique, l'objectif ici est de protéger ces 3 populations. Une des possibilités est de protéger une proportion minimale P_{min} des abondances de chacune de ces populations (à déterminer a priori). Cela se traduirait par 3 contraintes:

$$\frac{\sum_{i \in \Omega_{Chester}} x_i \cdot p_i}{N_{Chesterfield}} \leq P_{min}$$

$$\frac{\sum_{i \in \Omega_{Matthew}} x_i \cdot p_i}{N_{Matthew}} \leq P_{min}$$

$$\frac{\sum_{i \in \Omega_{GT}} x_i \cdot p_i}{N_{GT}} \leq P_{min}$$

Les abondances p_i dans chaque cellule sont obtenues à partir des prédictions des modèles d'abondance.

Un terme additionnel pourra être ajouté pour intégrer les données issues du chapitre 4. L'idée est de protéger des surfaces suffisamment grandes pour couvrir le domaine vital d'une proportion suffisante des individus y résidant. Pour chaque cellule, on considère une population dont le domaine vital est centré sur cette cellule et on évalue leur survie potentielle en fonction de la protection ou non des cellules adjacentes. On peut ainsi formuler cela de la manière suivante :

Survie moyenne d'une population centrée en une cellule *i* au sein d'une solution *S* :

$$\sum\nolimits_{j \, \in \, \Omega} \, p_{ij}. \, S_j$$

Avec :

- *p_{ij}* la proportion d'individus dont le domaine vital (centré en cellule *i*) recouvre la cellule *j*,
 d'après les distributions de taille de domaine vital estimées au sein du chapitre 4.
- S_i probabilité de survie en $j = S_P$ ou S_{NP} selon la protection de la cellule j.

La survie moyenne au sein de la solution S est ainsi formulée :

$$\frac{\sum_{i \in \Omega} \sum_{j \in \Omega} p_{ij}.S_j}{N}$$

, qu'il faut maximiser (intégrée comme terme additionnel au sein de la FO) ou garantir à un certain niveau (intégrée comme contrainte).

Plusieurs paramètres sont déterminés *a priori* et de façon un peu subjective (S_P , S_{NP} , P_{min}). Considérer un ensemble de scénarios variant par les valeurs de ces paramètres pourrait permettre d'en estimer l'influence, et d'identifier les zones sélectionnées dans la plupart de ces scénarios. Cette dernière notion, appelée *irreplaceability*, est souvent utilisée pour déterminer des zones essentielles de conservation (Leslie et al. 2003; Richardson et al. 2006; Drira et al. 2019). Plusieurs algorithmes de sélection des solutions optimales sont disponibles, tels que l'algorithme de recuit simulé ou *simulated annealing* utilisé par *Marxan* (Ball et al. 2009), ou des algorithmes « génétiques » s'inspirant de la sélection naturelle (Moilanen 2005). Ces algorithmes sont des méthodes dites heuristiques, explorant de façon itérative et stochastique l'espace des variables et permettant de trouver des solutions de bonne qualité. Ces solutions peuvent cependant représenter des minimas locaux et non globaux, et ne permettent donc pas nécessairement de trouver la solution optimale. La méthode d'optimisation linéaire en nombres entiers ou *Integer Linear Programming* (ILP) permet cependant de trouver cette solution optimale. De plus, elle se révèle particulièrement adaptée à la gestion de variables binaires telles que les variables de décision *x* présentées plus haut. Ainsi, cette méthode peut se révéler plus efficace que les anciennes méthodes heuristiques, aussi bien en terme de qualité de solution qu'en terme de temps de calcul (Beyer et al. 2016).

Potentiel de développement

Les résultats du chapitre 4 ayant permis d'estimer le domaine vital des requins gris sur l'habitat constitué par la pente externe récifale, un premier travail pourra porter sur la planification de la protection sur cet habitat uniquement. Une planification spatiale plus étendue pourra être entreprise dans un second temps en approximant des valeurs de domaine vital dans les autres habitats.

Estimation du potentiel de la méthode par comparaison avec des méthodes classiques

Afin d'estimer l'intérêt d'un plan de protection ciblé sur cette espèce, ainsi que l'intérêt d'inclure toutes ces données sur son écologie, les solutions apportées par 4 modèles alternatifs, dont le modèle présenté ci-dessus, pourraient être comparées :

- Modèle P₀ (modèle nul poissons): Un modèle classique basé sur l'optimisation de la diversité d'espèces de poissons à protéger. Des données de comptages sous-marins sur une grande partie de l'archipel sont disponibles (D'agata et al. 2016) et pourraient permettre d'établir un modèle d'accumulation d'espèces en fonction de la surface d'habitats protégée.
- Modèle R_0 (modèle nul requin) : un modèle basé sur de simples données de modélisation d'abondances de requin gris.
- Modèle R_1 : le modèle présenté ci-dessus incorporant les informations d'abondance, de diversité génétique et de déplacements des individus.
- « Modèle » P₁: les solutions du modèle R₁ appliquées à la diversité d'espèces de poissons protégées, afin d'estimer si ces résultats permettent de s'approcher des résultats du modèle P₀. Cette comparaison permettra d'estimer si la protection ciblée du requin gris peut servir de solution dite « parapluie », c'est-à-dire de solution capable de protéger un écosystème dans sa globalité.

III Conclusion

Les connaissances sur l'utilisation de l'espace par les requins de récif sont fondamentales pour informer la conservation de ces espèces. En s'appuyant sur le cas d'étude du requin gris de récif dans l'archipel de Nouvelle-Calédonie, les travaux issus de cette thèse ont à la fois permis d'éclairer un peu plus la façon dont les activités humaines impactent les requins de récif et permis d'informer des mesures adaptées à leur protection. L'orientation de futurs travaux de recherche vers le développement d'un plan de protection à l'échelle de l'archipel apparait aujourd'hui comme un objectif judicieux pour concrétiser l'apport de l'ensemble des connaissances acquises sur les requins de récif en Nouvelle-Calédonie.

Références

Ici ne sont pas inclues les références de l'article 2 du chapitre 3 publié dans le journal scientifique *Coral Reefs*. Ces références sont directement intégrées au format du journal au sein du manuscrit de l'article.

- Abecasis D, Afonso P, Erzini K (2014) Combining multispecies home range and distribution models aids assessment of MPA effectiveness. Marine Ecology Progress Series 513:155–169
- Allnutt TF, McClanahan TR, Andréfouët S, Baker M, Lagabrielle E, McClennen C, Rakotomanjaka AJM, Tianarisoa TF, Watson R, Kremen C (2012) Comparison of Marine Spatial Planning Methods in Madagascar Demonstrates Value of Alternative Approaches. PLOS ONE 7:e28969
- Alós J, Palmer M, Rosselló R, Arlinghaus R (2016) Fast and behavior-selective exploitation of a marine fish targeted by anglers. Scientific Reports 6:38093
- Andréfouët S, Torres-Pulliza D, Dosdane M, Kranenburg C, Murch B (2004) Atlas des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. IFRECOR Nouvelle-Calédonie, IRD, Nouméa 26:
- Ball IR, Possingham HP, Watts ME (2009) Marxan and relatives: Software for spatial conservation prioritization. Oxford University Press,
- Bansemer C, Bennett M (2009) Reproductive periodicity, localised movements and behavioural segregation of pregnant *Carcharias taurus* at Wolf Rock, southeast Queensland, Australia. Marine Ecology Progress Series 374:215–227
- Baras É, Canada, Department of Fisheries and Oceans (1991) A bibliography on underwater telemetry, 1956-1990. Department of Fisheries and Oceans, Communications Directorate, Ottawa
- Barley SC, Meekan MG, Meeuwig JJ (2017) Diet and condition of mesopredators on coral reefs in relation to shark abundance. PLOS ONE 12:e0165113
- Barnett A, Abrantes KG, Seymour J, Fitzpatrick R (2012) Residency and Spatial Use by Reef Sharks of an Isolated Seamount and Its Implications for Conservation. PLoS ONE 7:e36574
- Bascompte J, Melián CJ, Sala E (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102:5443–5447
- Baum JK, Myers RA (2004) Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. Ecology Letters 7:135–145
- Baum JK, Myers RA, Kehler DG, Worm B, Harley SJ, Doherty PA (2003) Collapse and Conservation of Shark Populations in the Northwest Atlantic. Science 299:389–392
- Bejder L, Samuels A, Whitehead H, Gales N, Mann J, Connor R, Heithaus M, Watson-Capps J, Flaherty C, Krützen M (2006) Decline in Relative Abundance of Bottlenose Dolphins Exposed to Long-Term Disturbance. Conservation Biology 20:1791–1798
- Benhamou S, Cornélis D (2010) Incorporating Movement Behavior and Barriers to Improve Kernel Home Range Space Use Estimates. The Journal of Wildlife Management 74:1353–1360
- Bergesth BJ, Williamson DH, Frisch AJ, Russ GR (2016) Protected areas preserve natural behaviour of a targeted fish species on coral reefs. Biological Conservation 198:202–209
- Berthe C, Lecchini D (2016) Influence of boat noises on escape behaviour of white-spotted eagle ray Aetobatus ocellatus at Moorea Island (French Polynesia). Comptes Rendus Biologies 339:99–103

- Bessa-Gomes C, Legendre, S., Clobert, J. (2004) Allee effects, mating systems and the extinction risk in populations with two sexes. Ecology Letters 802–812
- Beyer HL, Dujardin Y, Watts ME, Possingham HP (2016) Solving conservation planning problems with integer linear programming. Ecological Modelling 328:14–22
- Bodmer D (2010) Entre préservation et/ou mise en valeur de la ressource, quel avenir pour les Aires Marines Protégées en Province Nord de la Nouvelle-Calédonie ? Études caribéennes
- Boerder K, Miller NA, Worm B (2018) Global hot spots of transshipment of fish catch at sea. Science Advances 4:eaat7159
- Bond M, Valentin-Albanese J, Babcock E, Abercrombie D, Lamb N, Miranda A, Pikitch E, Chapman D (2017) Abundance and size structure of a reef shark population within a marine reserve has remained stable for more than a decade. Marine Ecology Progress Series 576:1–10
- Bond ME, Tolentino E, Mangubhai S, Howey LA (2015) Vertical and horizontal movements of a silvertip shark (*Carcharhinus albimarginatus*) in the Fijian archipelago. Animal Biotelemetry 3:
- Bonnin L, Robbins WD, Boussarie G, Kiszka JJ, Dagorn L, Mouillot D, Vigliola L (2019) Repeated long-range migrations of adult males in a common Indo-Pacific reef shark. Coral Reefs
- Boon AK, Réale D, Boutin S (2008) Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. Oikos 117:1321–1328
- Botsford LW, Micheli F, Hastings A (2003) Principles for the Design of Marine Reserves. Ecological Applications 13:25–31
- Boussarie G (2019) Apports de l'analyse de l'ADN environnemental et de la génomique du paysage pour la conservation des requins de récif. Université de Montpellier
- Boussarie G, Bakker J, Wangensteen OS, Mariani S, Bonnin L, Juhel J-B, Kiszka JJ, Kulbicki M, Manel S, Robbins WD, Vigliola L, Mouillot D (2018) Environmental DNA illuminates the dark diversity of sharks. Science Advances 4:eaap9661
- Bradley D, Conklin E, Papastamatiou YP, McCauley DJ, Pollock K, Kendall BE, Gaines SD, Caselle JE (2017a) Growth and life history variability of the grey reef shark (*Carcharhinus amblyrhynchos*) across its range. PLOS ONE 12:e0172370
- Bradley D, Conklin E, Papastamatiou YP, McCauley DJ, Pollock K, Pollock A, Kendall BE, Gaines SD, Caselle JE (2017b) Resetting predator baselines in coral reef ecosystems.
- Bradley D, Mayorga J, McCauley DJ, Cabral RB, Douglas P, Gaines SD (2019) Leveraging satellite technology to create true shark sanctuaries. Conservation Letters 12:e12610
- Brena P, Mourier J, Planes S, Clua E (2015) Shark and ray provisioning: functional insights into behavioral, ecological and physiological responses across multiple scales. Marine Ecology Progress Series 538:273– 283
- Brodie S, Lédée EJI, Heupel MR, Babcock RC, Campbell HA, Gledhill DC, Hoenner X, Huveneers C, Jaine FRA, Simpfendorfer CA, Taylor MD, Udyawer V, Harcourt RG (2018) Continental-scale animal tracking reveals functional movement classes across marine taxa. Scientific Reports 8:3717
- Byrnes JE, Reynolds PL, Stachowicz JJ (2007) Invasions and Extinctions Reshape Coastal Marine Food Webs. PLOS ONE 2:e295

- Cagua EF, Berumen ML, Tyler EHM (2013) Topography and biological noise determine acoustic detectability on. Coral Reefs 32:1123–1134
- Carlisle AB, Tickler D, Dale JJ, Ferretti F, Curnick DJ, Chapple TK, Schallert RJ, Castleton M, Block BA (2019) Estimating Space Use of Mobile Fishes in a Large Marine Protected Area With Methodological Considerations in Acoustic Array Design. Front Mar Sci 6:256
- Caro T (2007) Behavior and conservation: a bridge too far? Trends in Ecology & Evolution 22:394–400
- Casey JM, Baird AH, Brandl SJ, Hoogenboom MO, Rizzari JR, Frisch AJ, Mirbach CE, Connolly SR (2017) A test of trophic cascade theory: fish and benthic assemblages across a predator density gradient on coral reefs. Oecologia 183:161–175
- Castro-Sanguino C, Bozec Y-M, Dempsey A, Samaniego BR, Lubarsky K, Andrews S, Komyakova V, Ortiz JC, Robbins WD, Renaud PG, Mumby PJ (2017) Detecting conservation benefits of marine reserves on remote reefs of the northern GBR. PLOS ONE 12:e0186146
- CBD (2006) Decisions Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity at its Eighth Meeting (Decision VIII/15, Annex IV).
- Chapman BB, Hulthén K, Blomqvist DR, Hansson L-A, Nilsson J-Å, Brodersen J, Nilsson PA, Skov C, Brönmark C (2011) To boldly go: individual differences in boldness influence migratory tendency. Ecology Letters 14:871–876
- Chapman DD, Feldheim KA, Papastamatiou YP, Hueter RE (2015) There and Back Again: A Review of Residency and Return Migrations in Sharks, with Implications for Population Structure and Management. Annual Review of Marine Science 7:547–570
- Chapman DD, Frisk MG, Abercrombie DL, Safina C, Gruber SH, Babcock EA, Feldheim KA, Pikitch EK, Ward-Paige C, Davis B, Kessel S, Heithaus M, Worm B (2013) Give Shark Sanctuaries a Chance. Science 339:757–757
- Cheke RA, Tratalos JA (2007) Migration, Patchiness, and Population Processes Illustrated by Two Migrant Pests. BioScience 57:145–154
- Chin A, Tobin AJ, Heupel MR, Simpfendorfer CA (2013) Population structure and residency patterns of the blacktip reef shark *Carcharhinus melanopterus* in turbid coastal environments: *carcharhinus melanopterus* populations in coastal habitats. Journal of Fish Biology 82:1192–1210
- Cinner JE, Graham N a. J, Huchery C, Macneil MA (2013) Global Effects of Local Human Population Density and Distance to Markets on the Condition of Coral Reef Fisheries. Conservation Biology 27:453–458
- Cinner JE, Huchery C, MacNeil MA, Graham NAJ, McClanahan TR, Maina J, Maire E, Kittinger JN, Hicks CC, Mora C, Allison EH, D'Agata S, Hoey A, Feary DA, Crowder L, Williams ID, Kulbicki M, Vigliola L, Wantiez L, Edgar G, Stuart-Smith RD, Sandin SA, Green AL, Hardt MJ, Beger M, Friedlander A, Campbell SJ, Holmes KE, Wilson SK, Brokovich E, Brooks AJ, Cruz-Motta JJ, Booth DJ, Chabanet P, Gough C, Tupper M, Ferse SCA, Sumaila UR, Mouillot D (2016) Bright spots among the world's coral reefs. Nature 535:416–419
- Cinner JE, Maire E, Huchery C, MacNeil MA, Graham NAJ, Mora C, McClanahan TR, Barnes ML, Kittinger JN, Hicks CC, D'Agata S, Hoey AS, Gurney GG, Feary DA, Williams ID, Kulbicki M, Vigliola L, Wantiez L, Edgar GJ, Stuart-Smith RD, Sandin SA, Green A, Hardt MJ, Beger M, Friedlander AM, Wilson SK, Brokovich E, Brooks AJ, Cruz-Motta JJ, Booth DJ, Chabanet P, Gough C, Tupper M, Ferse SCA, Sumaila UR, Pardede S, Mouillot D (2018) Gravity of human impacts mediates coral reef conservation gains. Proceedings of the National Academy of Sciences 115:E6116–E6125

Clarke C, Lea J, Ormond R (2012) Comparative abundance of reef sharks in the Western Indian Ocean. 5

- Clarke SC, Harley SJ, Hoyle SD, Rice JS (2013) Population Trends in Pacific Oceanic Sharks and the Utility of Regulations on Shark Finning. Conservation Biology 27:197–209
- Compagno LJ (1984) FAO species catalogue Vol.4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. FAO
- Conrad JL, Weinersmith KL, Brodin T, Saltz JB, Sih A (2011) Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. Journal of Fish Biology 78:395–435
- Creel S, Christianson D (2008) Relationships between direct predation and risk effects. Trends in Ecology & Evolution 23:194–201
- Curnick DJ, Carlisle A, Gollock M, Schallert RJ, Hussey N (2019) Evidence for dynamic resource partitioning between two sympatric reef shark species within the British Indian Ocean Territory. Journal of Fish Biology 94:680–685
- D'agata S, Mouillot D, Kulbicki M, Andréfouët S, Bellwood DR, Cinner JE, Cowman PF, Kronen M, Pinca S, Vigliola L (2014) Human-Mediated Loss of Phylogenetic and Functional Diversity in Coral Reef Fishes. Current Biology 24:555–560
- D'agata S, Mouillot D, Wantiez L, Friedlander AM, Kulbicki M, Vigliola L (2016) Marine reserves lag behind wilderness in the conservation of key functional roles. Nature Communications 7:12000
- Davidson LNK, Dulvy NK (2017) Global marine protected areas to prevent extinctions. Nature Ecology & Evolution 1:0040
- Davidson LNK, Krawchuk MA, Dulvy NK (2016) Why have global shark and ray landings declined: improved management or overfishing? Fish and Fisheries 17:438–458
- Davis KLF, Russ GR, Williamson DH, Evans RD (2004) Surveillance and Poaching on Inshore Reefs of the Great Barrier Reef Marine Park. Coastal Management 32:373–387
- Deas M, Andréfouët S, Léopold M, Guillemot N (2014) Modulation of Habitat-Based Conservation Plans by Fishery Opportunity Costs: A New Caledonia Case Study Using Fine-Scale Catch Data. PLOS ONE 9:e97409
- DeMartini EE, Friedlander AM, Sandin SA, Sala E (2008) Differences in fish-assemblage structure between fished and unfished atolls in the northern Line Islands, central Pacific. Marine Ecology Progress Series 365:199– 215
- Dent F, Clarke S (2015) State of the global market for shark products. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper 590:37
- Devillers R, Pressey RL, Grech A, Kittinger JN, Edgar GJ, Ward T, Watson R (2015) Reinventing residual reserves in the sea: are we favouring ease of establishment over need for protection? Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 25:480–504
- Di Franco A, Plass-Johnson JG, Di Lorenzo M, Meola B, Claudet J, Gaines SD, García-Charton JA, Giakoumi S, Grorud-Colvert K, Hackradt CW, Micheli F, Guidetti P (2018) Linking home ranges to protected area size: The case study of the Mediterranean Sea. Biological Conservation 221:175–181
- Dinsdale EA, Pantos O, Smriga S, Edwards RA, Angly F, Wegley L, Hatay M, Hall D, Brown E, Haynes M, Krause L, Sala E, Sandin SA, Thurber RV, Willis BL, Azam F, Knowlton N, Rohwer F (2008) Microbial Ecology of Four Coral Atolls in the Northern Line Islands. PLOS ONE 3:e1584
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014) Defaunation in the Anthropocene. Science 345:401–406

- Donaldson MR, Hinch SG, Suski CD, Fisk AT, Heupel MR, Cooke SJ (2014) Making connections in aquatic ecosystems with acoustic telemetry monitoring. Frontiers in Ecology and the Environment 12:565–573
- Drira S, Ben Rais Lasram F, Ben Rejeb Jenhani A, Shin YJ, Guilhaumon F (2019) Species-area uncertainties impact the setting of habitat conservation targets and propagate across conservation solutions. Biological Conservation 235:279–289
- Dulvy NK, Fowler SL, Musick JA, Cavanagh RD, Kyne PM, Harrison LR, Carlson JK, Davidson LN, Fordham SV, Francis MP, Pollock CM, Simpfendorfer CA, Burgess GH, Carpenter KE, Compagno LJ, Ebert DA, Gibson C, Heupel MR, Livingstone SR, Sanciangco JC, Stevens JD, Valenti S, White WT (2014) Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. eLife 3:e00590
- Dwyer RG, Campbell HA, Irwin TR, Franklin CE (2015) Does the telemetry technology matter? Comparing estimates of aquatic animal space-use generated from GPS-based and passive acoustic tracking. Mar Freshwater Res 66:654–664
- Dwyer RG, Campbell HA, Pillans RD, Watts ME, Lyon BJ, Guru SM, Dinh MN, Possingham HP, Franklin CE (2019) Using individual-based movement information to identify spatial conservation priorities for mobile species. Conservation Biology 0:early online version
- Edgar GJ, Stuart-Smith RD, Willis TJ, Kininmonth S, Baker SC, Banks S, Barrett NS, Becerro MA, Bernard ATF, Berkhout J, Buxton CD, Campbell SJ, Cooper AT, Davey M, Edgar SC, Försterra G, Galván DE, Irigoyen AJ, Kushner DJ, Moura R, Parnell PE, Shears NT, Soler G, Strain EMA, Thomson RJ (2014) Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. Nature 506:216–220
- Engelhard SL, Huijbers CM, Stewart-Koster B, Olds AD, Schlacher TA, Connolly RM (2017) Prioritising seascape connectivity in conservation using network analysis. Journal of Applied Ecology 54:1130–1141
- Espinoza M, Farrugia TJ, Webber DM, Smith F, Lowe CG (2011) Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals. Fisheries Research 108:364–371
- Espinoza M, Heupel MichelleR, Tobin AJ, Simpfendorfer CA (2015a) Residency patterns and movements of grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) in semi-isolated coral reef habitats. Marine Biology 162:343–358
- Espinoza M, Heupel MR, Tobin AJ, Simpfendorfer CA (2015b) Movement patterns of silvertip sharks (*Carcharhinus albimarginatus*) on coral reefs. Coral Reefs 34:807–821
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen L, Oksanen T, Paine RT, Pikitch EK, Ripple WJ, Sandin SA, Scheffer M, Schoener TW, Shurin JB, Sinclair ARE, Soule ME, Virtanen R, Wardle DA (2011) Trophic Downgrading of Planet Earth. Science 333:301–306
- Ferrari S, Cribari-Neto F (2004) Beta Regression for Modelling Rates and Proportions. Journal of Applied Statistics 31:799–815
- Ferretti F, Curnick D, Liu K, Romanov EV, Block BA (2018) Shark baselines and the conservation role of remote coral reef ecosystems. Science Advances 4:eaaq0333
- Ferretti F, Myers RA, Serena F, Lotze HK (2008) Loss of Large Predatory Sharks from the Mediterranean Sea. Conservation Biology 22:952–964
- Ferretti F, Worm B, Britten GL, Heithaus MR, Lotze HK (2010) Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean: Ecosystem consequences of shark declines. Ecology Letters 13:1055–1071
- Fieberg J, Börger L (2012) Could you please phrase "home range" as a question? J Mammal 93:890–902

- Field IC, Meekan MG, Buckworth RC, Bradshaw CJA (2009) Chapter 4 Susceptibility of Sharks, Rays and Chimaeras to Global Extinction. Advances in Marine Biology. Elsevier, pp 275–363
- Field IC, Meekan MG, Speed CW, White W, Bradshaw CJA (2010) Quantifying movement patterns for shark conservation at remote coral atolls in the Indian Ocean. Coral Reefs 30:61–71
- Friedlander A, Sandin S, DeMartini E, Sala E (2010) Spatial patterns of the structure of reef fish assemblages at a pristine atoll in the central Pacific. Marine Ecology Progress Series 410:219–231
- Friedlander AM, DeMartini EE (2002) Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. Marine Ecology Progress Series 230:e264
- Frisch AJ, Ireland M, Rizzari JR, Lönnstedt OM, Magnenat KA, Mirbach CE, Hobbs J-PA (2016) Reassessing the trophic role of reef sharks as apex predators on coral reefs. Coral Reefs
- Fuentes MMPB, Gillis AJ, Ceriani SA, Guttridge TL, Van Zinnicq Bergmann MPM, Smukall M, Gruber SH, Wildermann N (2019) Informing marine protected areas in Bimini, Bahamas by considering hotspots for green turtles (*Chelonia mydas*). Biodivers Conserv 28:197–211
- Fulton CJ, Bellwood DR (2005) Wave-induced water motion and the functional implications for coral reef fish assemblages. Limnol Oceanogr 255–264
- Gaines SD, White C, Carr MH, Palumbi SR (2010) Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. PNAS 107:18286–18293
- Gardes L, Tessier E, Allain V, Alloncle N, Baudat-Franceschi J, Butaud J, Jourdan H (2014) Analyse stratégique de l'espace maritime de la Nouvelle-Calédonie.
- Garla RC, Chapman DD, Wetherbee BM, Shivji M (2005) Movement patterns of young Caribbean reef sharks, *Carcharhinus perezi*, at Fernando de Noronha Archipelago, Brazil: the potential of marine protected areas for conservation of a nursery ground. Marine Biology 149:189–199
- Gaynor KM, Hojnowski CE, Carter NH, Brashares JS (2018) The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. Science 360:1232–1235
- Gerber LR, Botsford LW, Hastings A, Possingham HP, Gaines SD, Palumbi SR, Andelman S (2003) Population Models for Marine Reserve Design: A Retrospective and Prospective Synthesis. Ecological Applications 13:47–64
- Giakoumi S, McGowan J, Mills M, Beger M, Bustamante RH, Charles A, Christie P, Fox M, Garcia-Borboroglu P, Gelcich S, Guidetti P, Mackelworth P, Maina JM, McCook L, Micheli F, Morgan LE, Mumby PJ, Reyes LM, White A, Grorud-Colvert K, Possingham HP (2018) Revisiting "Success" and "Failure" of Marine Protected Areas: A Conservation Scientist Perspective. Frontiers in Marine Science 5:
- Gill DA, Mascia MB, Ahmadia GN, Glew L, Lester SE, Barnes M, Craigie I, Darling ES, Free CM, Geldmann J, Holst S, Jensen OP, White AT, Basurto X, Coad L, Gates RD, Guannel G, Mumby PJ, Thomas H, Whitmee S, Woodley S, Fox HE (2017) Capacity shortfalls hinder the performance of marine protected areas globally. Nature 543:665–669
- Gilman E, Clarke S, Brothers N, Alfaro-Shigueto J, Mandelman J, Mangel J, Petersen S, Piovano S, Thomson N, Dalzell P, Donoso M, Goren M, Werner T (2008) Shark interactions in pelagic longline fisheries. Marine Policy 32:1–18
- Gilman E, Kobayashi D, Swenarton T, Brothers N, Dalzell P, Kinan-Kelly I (2007) Reducing sea turtle interactions in the Hawaii-based longline swordfish fishery. Biological Conservation 139:19–28

- Gjelland KØ, Hedger RD (2013) Environmental influence on transmitter detection probability in biotelemetry: developing a general model of acoustic transmission. Methods Ecol Evol 4:665–674
- Goetze JS, Fullwood LAF (2013) Fiji's largest marine reserve benefits reef sharks. Coral Reefs 32:121–125
- Gonson C, Pelletier D, Gamp E, Preuss B, Jollit I, Ferraris J (2016) Decadal increase in the number of recreational users is concentrated in no-take marine reserves. Marine Pollution Bulletin 107:144–154
- Gontard T, Gerhardinger LC (2013) Étude de veille économique: la filière pêche en Nouvelle-Calédonie. Lettre d'information sur les pêches de la CPS 141:29–36
- Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie (2013) Arreté relatif à l'exploitation des requins dans l'espace maritime de la Nouvelle-Calédonie. https://dam.gouv.nc/sites/default/files/atoms/files/22578175.pdf
- Graham NAJ, McClanahan TR (2013) The Last Call for Marine Wilderness? BioScience 63:397-402
- Graham NAJ, Spalding MD, Sheppard CRC (2010) Reef shark declines in remote atolls highlight the need for multifaceted conservation action. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 20:543–548
- Grant PBC, Lewis TR (2010) High speed boat traffic: a risk to Crocodilian populations. Herpetological Conservation and Biology 5:456–460
- Green AL, Maypa AP, Almany GR, Rhodes KL, Weeks R, Abesamis RA, Gleason MG, Mumby PJ, White AT (2015) Larval dispersal and movement patterns of coral reef fishes, and implications for marine reserve network design. Biological Reviews 90:1215–1247
- Grüss A, Kaplan DM, Guénette S, Roberts CM, Botsford LW (2011) Consequences of adult and juvenile movement for marine protected areas. Biological Conservation 144:692–702
- Hallier J, Gaertner D (2008) Drifting fish aggregation devices could act as an ecological trap for tropical tuna species. Marine Ecology Progress Series 353:255–264
- Hammerschlag N, Barley SC, Irschick DJ, Meeuwig JJ, Nelson ER, Meekan MG (2018) Predator declines and morphological changes in prey: evidence from coral reefs depleted of sharks. Marine Ecology Progress Series 586:127–139
- Hastings A, Botsford LW (2003) Comparing Designs of Marine Reserves for Fisheries and for Biodiversity. Ecological Applications 13:65–70
- Heithaus MR (2005) Habitat use and group size of pied cormorants (*Phalacrocorax varius*) in a seagrass ecosystem: possible effects of food abundance and predation risk. Marine Biology 147:27–35
- Heithaus MR, Dill LM (2002) Food Availability and Tiger Shark Predation Risk Influence Bottlenose Dolphin Habitat Use. Ecology 83:480–491
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. Trends in Ecology & Evolution 23:202–210
- Heupel M, Knip D, Simpfendorfer C, Dulvy N (2014) Sizing up the ecological role of sharks as predators. Marine Ecology Progress Series 495:291–298
- Heupel MR, Reiss KL, Yeiser BG, Simpfendorfer CA (2008) Effects of biofouling on performance of moored data logging acoustic receivers. Limnol Oceanogr Methods 6:327–335
- Heupel MR, Simpfendorfer CA (2005) Using Acoustic Monitoring to Evaluate MPAs for Shark Nursery Areas: The Importance of Long-term Data. Marine Technology Society Journal 39:10–18

- Heupel MR, Simpfendorfer CA (2014) Importance of environmental and biological drivers in the presence and space use of a reef-associated shark. Mar Ecol Prog Ser 496:47–57
- Heupel MR, Simpfendorfer CA (2015) Long-term movement patterns of a coral reef predator. Coral Reefs 34:679–691
- Heupel MR, Simpfendorfer CA, Fitzpatrick R (2010) Large–Scale Movement and Reef Fidelity of Grey Reef Sharks. PLoS ONE 5:e9650
- Heupel MR, Williams AJ, Welch DJ, Ballagh A, Mapstone BD, Carlos G, Davies C, Simpfendorfer CA (2009) Effects of fishing on tropical reef associated shark populations on the Great Barrier Reef. Fisheries Research 95:350–361
- Hodgson AJ, Marsh H (2007) Response of dugongs to boat traffic: The risk of disturbance and displacement. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 340:50–61
- Holland K, Meyer C, Dagorn L (2009) Inter-animal telemetry: results from first deployment of acoustic 'business card' tags. Endangered Species Research 10:287–293
- Hori T, Noda T, Wada T, Iwasaki T, Arai N, Mitamura H (2019) Effects of water temperature on white-spotted conger *Conger myriaster* activity levels determined by accelerometer transmitters. Fish Sci 85:295–302
- Houk P, Musburger C (2013) Trophic interactions and ecological stability across coral reefs in the Marshall Islands. Marine Ecology Progress Series 488:23–34
- How JR, de Lestang S (2012) Acoustic tracking: issues affecting design, analysis and interpretation of data from movement studies. Marine and Freshwater Research 63:312
- Hussey NE, Kessel ST, Aarestrup K, Cooke SJ, Cowley PD, Fisk AT, Harcourt RG, Holland KN, Iverson SJ, Kocik JF, Flemming JEM, Whoriskey FG (2015) Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. Science 348:1255642
- Hussey NE, McCarthy ID, Dudley SFJ, Mann BQ (2009) Nursery grounds, movement patterns and growth rates of dusky sharks, *Carcharhinus obscurus*: a long-term tag and release study in South African waters. Mar Freshwater Res 60:571–583
- Huveneers C, Simpfendorfer CA, Kim S, Semmens J, Hobday AJ, Pederson H, Stieglitz T, Vallee R, Webber D, Heupel MR, Peddemors V, Harcourt R (2015) The influence of environmental parameters on the performance and detection range of acoustic receivers. Methods in Ecology and Evolution 7:825–835
- Ihwagi FW, Thouless C, Wang T, Skidmore AK, Omondi P, Douglas-Hamilton I (2018) Night-day speed ratio of elephants as indicator of poaching levels. Ecological Indicators 84:38–44
- Jacoby DMP, Brooks EJ, Croft DP, Sims DW (2012) Developing a deeper understanding of animal movements and spatial dynamics through novel application of network analyses. Methods in Ecology and Evolution 3:574–583
- Jacoby DMP, Papastamatiou YP, Freeman R (2016) Inferring animal social networks and leadership: applications for passive monitoring arrays. Journal of The Royal Society Interface 13:20160676
- Jaiteh VF, Loneragan NR, Warren C (2017) The end of shark finning? Impacts of declining catches and fin demand on coastal community livelihoods. Marine Policy 82:224–233
- Januchowski-Hartley FA, Graham NAJ, Cinner JE, Russ GR (2015) Local fishing influences coral reef fish behavior inside protected areas of the Indo-Pacific. Biological Conservation 182:8–12

- Januchowski-Hartley FA, Graham NAJ, Feary DA, Morove T, Cinner JE (2011) Fear of Fishers: Human Predation Explains Behavioral Changes in Coral Reef Fishes. PLOS ONE 6:e22761
- Jiménez-Toribio R, Guillotreau P, Mongruel R (2010) Global integration of European tuna markets. Progress in Oceanography 86:166–175
- John ME, Varghese BC (2009) Decline in CPUE of Oceanic Sharks in the Indian EEZ : Urgent Need for Precautionary Approach. IOTC Working Party on Ecosystems and Bycatch
- Jones KR, Klein CJ, Halpern BS, Venter O, Grantham H, Kuempel CD, Shumway N, Friedlander AM, Possingham HP, Watson JEM (2018) The Location and Protection Status of Earth's Diminishing Marine Wilderness. Current Biology 28:2506-2512.e3
- Jones PJS, De Santo EM (2016) Viewpoint Is the race for remote, very large marine protected areas (VLMPAs) taking us down the wrong track? Marine Policy 73:231–234
- Jorge MSP, Peres CA (2005) Population Density and Home Range Size of Red-Rumped Agoutis (Dasyprocta leporina) Within and Outside a Natural Brazil Nut Stand in Southeastern Amazonia1. Biotropica 37:317–321
- Juhel J-B (2016) Base de référence, impacts anthropiques et mesure s de protection pour les requins récifaux de Nouvelle-Calédonie. Université de Nouvelle Calédonie
- Juhel J-B, Vigliola L, Mouillot D, Kulbicki M, Letessier TB, Meeuwig JJ, Wantiez L (2017) Reef accessibility impairs the protection of sharks. Journal of Applied Ecology 673–683
- Juhel J-B, Vigliola L, Wantiez L, Letessier TB, Meeuwig JJ, Mouillot D (2019) Isolation and no-entry marine reserves mitigate anthropogenic impacts on grey reef shark behavior. Scientific Reports 9:2897
- Jury SH, Langley T, Gutzler BC, Goldstein JS, Watson WH (2018) Monitoring the behavior of freely moving lobsters with accelerometers. Bulletin of Marine Science 94:533–553
- Kabbadj L, Van Wynsberge S, Andréfouët S (2018) Scaling tropical island conservation planning to the regional level can lead to unbalanced ecological representation and poor social equity among islands. Marine Policy 93:31–39
- Kadar J, Ladds M, Mourier J, Day J, Brown C (2018) Acoustic accelerometry reveals diel activity patterns in premigratory Port Jackson sharks. Ecology and Evolution 00:1–12
- Kellner JB, Tetreault I, Gaines SD, Nisbet RM (2007) Fishing the Line Near Marine Reserves in Single and Multispecies Fisheries. Ecological Applications 17:1039–1054
- Kernohan BJ, Gitzen RA, Millspaugh JJ (2001) Chapter 5 Analysis of Animal Space Use and Movements. In: Millspaugh J.J., Marzluff J.M. (eds) Radio Tracking and Animal Populations. Academic Press, San Diego, pp 125–166
- Kessel ST, Cooke SJ, Heupel MR, Hussey NE, Simpfendorfer CA, Vagle S, Fisk AT (2013) A review of detection range testing in aquatic passive acoustic telemetry studies. Rev Fish Biol Fisheries 24:199–218
- Knip DM, Heupel MR, Simpfendorfer CA (2012) Evaluating marine protected areas for the conservation of tropical coastal sharks. Biological Conservation 148:200–209
- Kormos CF, Bertzky B, Jaeger T, Shi Y, Badman T, Hilty JA, Mackey BG, Mittermeier RA, Locke H, Osipova E, Watson JEM (2016) A Wilderness Approach under the World Heritage Convention: World Heritage and wilderness. Conservation Letters 9:228–235

- Kramer DL, Chapman MR (1999) Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. Environmental Biology of Fishes 55:65–79
- Kroodsma DA, Mayorga J, Hochberg T, Miller NA, Boerder K, Ferretti F, Wilson A, Bergman B, White TD, Block BA, Woods P, Sullivan B, Costello C, Worm B (2018) Tracking the global footprint of fisheries. Science 359:904–908
- Krueck NC, Legrand C, Ahmadia GN, Estradivari, Green A, Jones GP, Riginos C, Treml EA, Mumby PJ (2018) Reserve Sizes Needed to Protect Coral Reef Fishes: Reserve sizes to protect coral reef fishes. Conservation Letters 11:e12415
- Lea JSE, Humphries NE, von Brandis RG, Clarke CR, Sims DW (2016) Acoustic telemetry and network analysis reveal the space use of multiple reef predators and enhance marine protected area design. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 283:20160717
- Leblic I (1989) Notes sur les fonctions symboliques et rituelles de quelques animaux marins pour certains clans de Nouvelle-Calédonie. Anthropozoologica 3:187–196
- Leslie H, Ruckelshaus M, Ball IR, Andelman S, Possingham HP (2003) Using Siting Algorithms in the Design of Marine Reserve Networks. Ecological Applications 13:185–198
- Lowe C (2001) Metabolic rates of juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*). Marine Biology 139:447–453
- MacKeracher T, Diedrich A, Simpfendorfer CA (2019) Sharks, rays and marine protected areas: A critical evaluation of current perspectives. Fish and Fisheries 20:255–267
- MacNeil MA, Graham NAJ, Cinner JE, Wilson SK, Williams ID, Maina J, Newman S, Friedlander AM, Jupiter S, Polunin NVC, McClanahan TR (2015) Recovery potential of the world's coral reef fishes. Nature 520:341– 344
- Madin EMP, Gaines SD, Madin JS, Link A-K, Lubchenco PJ, Selden RL, Warner RR (2012) Do Behavioral Foraging Responses of Prey to Predators Function Similarly in Restored and Pristine Foodwebs? PLOS ONE 7:e32390
- Madin EMP, Gaines SD, Madin JS, Warner RR (2010a) Fishing Indirectly Structures Macroalgal Assemblages by Altering Herbivore Behavior. The American Naturalist 176:785–801
- Madin EMP, Gaines SD, Warner RR (2010b) Field evidence for pervasive indirect effects of fishing on prey foraging behavior. Ecology 91:3563–3571
- Maire E, Cinner J, Velez L, Huchery C, Mora C, Dagata S, Vigliola L, Wantiez L, Kulbicki M, Mouillot D (2016) How accessible are coral reefs to people? A global assessment based on travel time. Ecology Letters 19:351–360
- Malarky L, Lowell B (2018) Global Case Studies of Possible AIS Avoidance. https://usa.oceana.org/publications/reports/avoiding-detection-global-case-studies-possible-aisavoidance
- Maresh J, Adachi T, Takahashi A, Naito Y, Crocker D, Horning M, Williams T, Costa D (2015) Summing the strokes: energy economy in northern elephant seals during large-scale foraging migrations. Movement Ecology 3:22

Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. Nature 405:243–253

- Marine Nationale (2017a) FANC : la lutte contre la pêche illicite en Nouvelle-Calédonie continue. https://www.defense.gouv.fr/espanol/actualites/international/fanc-la-lutte-contre-la-peche-illiciteen-nouvelle-caledonie-continue
- Marine Nationale (2017b) FANC: opération de police des pêches Uatio. https://www.defense.gouv.fr/operations/prepositionnees/forces-de-souverainete/nouvellecaledonie/actualite/fanc-operation-de-police-des-peches-uatio
- Marine Nationale (2017c) Opération de police des pêches en Nouvelle-Calédonie. https://www.defense.gouv.fr/english/marine/a-la-une/operation-de-police-des-peches-en-nouvellecaledonie
- Martin SM, Moir Clark J, Pearce J, Mees CC (2013) Catch and bycatch composition of illegal fishing in the British Indian Ocean Territory (BIOT).
- Matich P, Heithaus MR (2015) Individual variation in ontogenetic niche shifts in habitat use and movement patterns of a large estuarine predator (*Carcharhinus leucas*). Oecologia 178:347–359
- McCauley DJ, Pinsky ML, Palumbi SR, Estes JA, Joyce FH, Warner RR (2015) Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. Science 347:1255641–1255641
- McCauley DJ, Young HS, Dunbar RB, Estes JA, Semmens BX, Micheli F (2012) Assessing the effects of large mobile predators on ecosystem connectivity. Ecological Applications 22:1711–1717
- McKibben JN, Nelson DR (1986) Patterns of movement and grouping of gray reef sharks, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Enewetak, Marshall Islands. Bulletin of Marine Science 38:89–110
- Mittermeier RA, Mittermeier CG, Brooks TM, Pilgrim JD, Konstant WR, da Fonseca GAB, Kormos C (2003) Wilderness and biodiversity conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences 100:10309– 10313
- Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. Ecological Economics 29:215– 233
- Moffitt EA, Botsford LW, Kaplan DM, O'Farrell MR (2009) Marine reserve networks for species that move within a home range. Ecological Applications 19:1835–1847
- Moilanen A (2005) Reserve selection using nonlinear species distribution models. The American Naturalist 165:695–706
- Moilanen A, Hanski I (1998) Metapopulation Dynamics: Effects of Habitat Quality and Landscape Structure. Ecology 79:2503–2515
- Momigliano P, Harcourt R, Robbins WD, Jaiteh V, Mahardika GN, Sembiring A, Stow A (2017) Genetic structure and signatures of selection in grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*). Heredity 119(3):
- Momigliano P, Harcourt R, Robbins WD, Stow A (2015) Connectivity in grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) determined using empirical and simulated genetic data. Scientific Reports 5:13229
- Mourier J, Maynard J, Parravicini V, Ballesta L, Clua E, Domeier ML, Planes S (2016) Extreme Inverted Trophic Pyramid of Reef Sharks Supported by Spawning Groupers. Current Biology 26:
- Mourier J, Vercelloni J, Planes S (2012) Evidence of social communities in a spatially structured network of a freeranging shark species. Animal Behaviour 83:389–401
- Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH (2007) Cascading Effects of the Loss of Apex Predatory Sharks from a Coastal Ocean. Science 315:1846–1850

Myers RA, Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. Nature 423:280-283

- Myers RA, Worm B (2005) Extinction, survival or recovery of large predatory fishes. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 360:13–20
- Nadon MO, Baum JK, Williams ID, Mcpherson JM, Zgliczynski BJ, Richards BL, Schroeder RE, Brainard RE (2012) Re-Creating Missing Population Baselines for Pacific Reef Sharks. Conservation Biology 26:493–503
- New LF, Clark JS, Costa DP, Fleishman E, Hindell MA, Klanjšček T, Lusseau D, Kraus S, McMahon CR, Robinson PW, Schick RS, Schwarz LK, Simmons SE, Thomas L, Tyack P, Harwood J (2014) Using short-term measures of behaviour to estimate long-term fitness of southern elephant seals. Marine Ecology Progress Series 496:99–108
- Newman MJH, Paredes GA, Sala E, Jackson JBC (2006) Structure of Caribbean coral reef communities across a large gradient of fish biomass. Ecology Letters 9:1216–1227
- Nillos Kleiven PJ, Espeland SH, Olsen EM, Abesamis RA, Moland E, Kleiven AR (2019) Fishing pressure impacts the abundance gradient of European lobsters across the borders of a newly established marine protected area. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 286:20182455
- O'Leary BC, Winther-Janson M, Bainbridge JM, Aitken J, Hawkins JP, Roberts CM (2016) Effective Coverage Targets for Ocean Protection: Effective targets for ocean protection. Conservation Letters 9:398–404
- Palacios M del M, Warren DT, McCormick MI (2016) Sensory cues of a top-predator indirectly control a reef fish mesopredator. Oikos 125:201–209
- Palumbi SR (2003) Population Genetics, Demographic Connectivity, and the Design of Marine Reserves. Ecological Applications 13:146–158
- Papastamatiou Y, Wetherbee B, Lowe C, Crow G (2006) Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. Marine Ecology Progress Series 320:239–251
- Papastamatiou YP, Friedlander AM, Caselle JE, Lowe CG (2010a) Long-term movement patterns and trophic ecology of blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) at Palmyra Atoll. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 386:94–102
- Papastamatiou YP, Itano DG, Dale JJ, Meyer CG, Holland KN (2010b) Site fidelity and movements of sharks associated with ocean-farming cages in Hawaii. Marine and Freshwater Research 61:1366
- Parsons GR (1990) Metabolism and swimming efficiency of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*. Marine Biology 104:363–367
- Pauli BD, Sih A (2017) Behavioural responses to human-induced change: Why fishing should not be ignored. Evolutionary Applications 10:231–240
- Payne N, Gillanders B, Webber D, Semmens J (2010) Interpreting diel activity patterns from acoustic telemetry: the need for controls. Marine Ecology Progress Series 419:295–301
- Payri C, Moatti J-P (2018) Nouvelle-Calédonie : archipel de corail. IRD, Marseille
- Pesin E, Blaize S, Lacoste D (1995) Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie. http://www.meteofrance.fr/publications/nos-collections/climat-outre-mer/atlas-climatique-de-lanouvellecaledonie

Pittman SJ, Monaco ME, Friedlander AM, Legare B, Nemeth RS, Kendall MS, Poti M, Clark RD, Wedding LM, Caldow C (2014) Fish with Chips: Tracking Reef Fish Movements to Evaluate Size and Connectivity of Caribbean Marine Protected Areas. PLOS ONE 9:e96028

Powell RA, Mitchell MS (2012) What is a home range? J Mammal 93:948-958

- Pratt HL, Carrier JC (2001) A Review of Elasmobranch Reproductive Behavior with a Case Study on the Nurse Shark, Ginglymostoma Cirratum. Environmental Biology of Fishes 60:157–188
- Preisser EL, Bolnick DI, Benard MF (2005) Scared to Death? The Effects of Intimidation and Consumption in Predator–Prey Interactions. Ecology 86:501–509

Province Nord (2008) Code de l'Environnement.

Province Sud (2009) Code de l'Environnement.

R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Randall JE, Allen GR, Steene RC (1997) Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea. University of Hawaii Press

Rankin DJ, Kokko H (2007) Do males matter? The role of males in population dynamics. Oikos 116:335-348

- Rasher DB, Hoey AS, Hay ME (2017) Cascading predator effects in a Fijian coral reef ecosystem. Scientific Reports 7:
- Reyier EA, Franks BR, Chapman DD, Scheidt DM, Stolen ED, Gruber SH (2014) Regional-Scale Migrations and Habitat Use of Juvenile Lemon Sharks (*Negaprion brevirostris*) in the US South Atlantic. PLoS ONE 9:e88470
- Rhoades OK, Lonhart SI, Stachowicz JJ (2019) Human-induced reductions in fish predator boldness decrease their predation rates in kelp forests. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 286:20182745
- Richardson EA, Kaiser MJ, Edwards-Jones G, Possingham HP (2006) Sensitivity of Marine-Reserve Design to the Spatial Resolution of Socioeconomic Data. Conservation Biology 20:1191–1202
- Rife AN, Erisman B, Sanchez A, Aburto-Oropeza O (2013) When good intentions are not enough ... Insights on networks of "paper park" marine protected areas. Conservation Letters 6:200–212
- Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, Berger J, Elmhagen B, Letnic M, Nelson MP, Schmitz OJ, Smith DW, Wallach AD, Wirsing AJ (2014) Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. Science 343:1241484–1241484
- Ripple WJ, Wolf C, Newsome TM, Betts MG, Ceballos G, Courchamp F, Hayward MW, Valkenburgh B, Wallach AD, Worm B (2019) Are we eating the world's megafauna to extinction? Conservation Letters e12627
- Rizzari JR, Bergseth BJ, Frisch AJ (2015) Impact of conservation areas on trophic interactions between apex predators and herbivores on coral reefs: Impact of Conservation Areas on Trophic Interactions. Conservation Biology 29:418–429
- Rizzari JR, Frisch AJ, Hoey AS, McCormick MI (2014) Not worth the risk: apex predators suppress herbivory on coral reefs. Oikos 123:829–836
- Robbins W, Peddemors V, Broadhurst M, Gray C (2013) Hooked on fishing? Recreational angling interactions with the Critically Endangered grey nurse shark *Carcharias taurus* in eastern Australia. Endangered Species Research 21:161–170

- Robbins WD (2006) Abundance, demography and population structure of the grey reef shark (*Carcharhinus amblyrhynchos*) and the white tip reef shark (*Triaenodon obesus*) (Fam. Charcharhinidae). Ph.D. thesis, James Cook University
- Robbins WD, Hisano M, Connolly SR, Choat JH (2006) Ongoing Collapse of Coral-Reef Shark Populations. Current Biology 16:2314–2319
- Robbins WD, Renaud P (2015) Foraging mode of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, under two different scenarios. Coral Reefs 35:253–260
- Roff G, Brown CJ, Priest MA, Mumby PJ (2018) Decline of coastal apex shark populations over the past half century. Communications Biology 1:223
- Roff G, Doropoulos C, Rogers A, Bozec Y-M, Krueck NC, Aurellado E, Priest M, Birrell C, Mumby PJ (2016) The Ecological Role of Sharks on Coral Reefs. Trends in Ecology & Evolution 31:395–407
- Ruppert JLW, Travers MJ, Smith LL, Fortin M-J, Meekan MG (2013) Caught in the Middle: Combined Impacts of Shark Removal and Coral Loss on the Fish Communities of Coral Reefs. PLoS ONE 8:e74648
- Sala E, Lubchenco J, Grorud-Colvert K, Novelli C, Roberts C, Sumaila UR (2018a) Assessing real progress towards effective ocean protection. Marine Policy 91:11–13
- Sala E, Mayorga J, Costello C, Kroodsma D, Palomares MLD, Pauly D, Sumaila UR, Zeller D (2018b) The economics of fishing the high seas. Science Advances 4:eaat2504
- Sandin SA, Smith JE, DeMartini EE, Dinsdale EA, Donner SD, Friedlander AM, Konotchick T, Malay M, Maragos JE, Obura D, Pantos O, Paulay G, Richie M, Rohwer F, Schroeder RE, Walsh S, Jackson JBC, Knowlton N, Sala E (2008) Baselines and Degradation of Coral Reefs in the Northern Line Islands. PLoS ONE 3:e1548
- Sarkar S, Justus J, Fuller T, Kelley C, Garson J, Mayfield M (2005) Effectiveness of Environmental Surrogates for the Selection of Conservation Area Networks. Conservation Biology 19:815–825
- Schofield G, Scott R, Dimadi A, Fossette S, Katselidis K, Koutsoubas D, Lilley M, Pantis J, Karagouni AD, Hays G (2013) Evidence-based marine protected area planning for a highly mobile endangered marine vertebrate.
- Seuront L, Cribb N (2011) Fractal analysis reveals pernicious stress levels related to boat presence and type in the Indo–Pacific bottlenose dolphin, *Tursiops aduncus*. Physica A: Statistical Mechanics and its Applications 390:2333–2339
- Shiffman DS, Hammerschlag N (2016a) Preferred conservation policies of shark researchers. Conservation Biology 30:805–815
- Shiffman DS, Hammerschlag N (2016b) Shark conservation and management policy: a review and primer for nonspecialists. Animal Conservation 19:401–412
- Sih A, Bell A, Johnson JC (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends in Ecology & Evolution 19:372–378
- Sih A, Ferrari MCO, Harris DJ (2011) Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. Evolutionary Applications 4:367–387
- Simpfendorfer CA, Heupel MR, Collins AB (2008) Variation in the performance of acoustic receivers and its implication for positioning algorithms in a riverine setting. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 65:482–492
- Slatkin M (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. Science 236:787–792
- Speed C, Meekan M, Field I, McMahon C, Stevens J, McGregor F, Huveneers C, Berger Y, Bradshaw C (2011a) Spatial and temporal movement patterns of a multi-species coastal reef shark aggregation. Marine Ecology Progress Series 429:261–275
- Speed CW, Cappo M, Meekan MG (2018) Evidence for rapid recovery of shark populations within a coral reef marine protected area. Biological Conservation 220:308–319
- Speed CW, Field IC, Meekan MG, Bradshaw CJA (2010) Complexities of coastal shark movements and their implications for management. Marine Ecology Progress Series 408:275–293
- Speed CW, Meekan MG, Field IC, McMahon CR, Abrantes K, Bradshaw CJA (2011b) Trophic ecology of reef sharks determined using stable isotopes and telemetry. Coral Reefs 31:357–367
- Speed CW, Meekan MG, Field IC, McMahon CR, Harcourt RG, Stevens JD, Babcock RC, Pillans RD, Bradshaw CJA (2016) Reef shark movements relative to a coastal marine protected area. Regional Studies in Marine Science 3:58–66
- Spiegel O, Leu ST, Sih A, Godfrey SS, Bull CM (2015) When the going gets tough: behavioural type-dependent space use in the sleepy lizard changes as the season dries. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282:20151768
- Stallings CD (2009) Fishery-Independent Data Reveal Negative Effect of Human Population Density on Caribbean Predatory Fish Communities. PLoS ONE 4:e5333
- Stehfest KM, Lyle JM, Semmens JM (2015) The use of acoustic accelerometer tags to determine seasonal changes in activity and catchability of a recreationally caught marine teleost. ICES J Mar Sci 72:2512–2520
- Tarr J, Marshall W (2017) How satellite surveillance is hauling in illegal fishers. https://www.weforum.org/agenda/2017/10/satellites-illegal-fishing-digitalglobe-planet/
- Tucker MA, Böhning-Gaese K, Fagan WF, Fryxell JM, Moorter BV, Alberts SC, Ali AH, Allen AM, Attias N, Avgar T, Bartlam-Brooks H, Bayarbaatar B, Belant JL, Bertassoni A, Beyer D, Bidner L, Beest FM van, Blake S, Blaum N, Bracis C, Brown D, Bruyn PJN de, Cagnacci F, Calabrese JM, Camilo-Alves C, Chamaillé-Jammes S, Chiaradia A, Davidson SC, Dennis T, DeStefano S, Diefenbach D, Douglas-Hamilton I, Fennessy J, Fichtel C, Fiedler W, Fischer C, Fischhoff I, Fleming CH, Ford AT, Fritz SA, Gehr B, Goheen JR, Gurarie E, Hebblewhite M, Heurich M, Hewison AJM, Hof C, Hurme E, Isbell LA, Janssen R, Jeltsch F, Kaczensky P, Kane A, Kappeler PM, Kauffman M, Kays R, Kimuyu D, Koch F, Kranstauber B, LaPoint S, Leimgruber P, Linnell JDC, López-López P, Markham AC, Mattisson J, Medici EP, Mellone U, Merrill E, Mourão G de M, Morato RG, Morellet N, Morrison TA, Díaz-Muñoz SL, Mysterud A, Nandintsetseg D, Nathan R, Niamir A, Odden J, O'Hara RB, Oliveira-Santos LGR, Olson KA, Patterson BD, Paula RC de, Pedrotti L, Reineking B, Rimmler M, Rogers TL, Rolandsen CM, Rosenberry CS, Rubenstein DI, Safi K, Saïd S, Sapir N, Sawyer H, Schmidt NM, Selva N, Sergiel A, Shiilegdamba E, Silva JP, Singh N, Solberg EJ, Spiegel O, Strand O, Sundaresan S, Ullmann W, Voigt U, Wall J, Wattles D, Wikelski M, Wilmers CC, Wilson JW, Wittemyer G, Zięba F, Zwijacz-Kozica T, Mueller T (2018) Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. Science 359:466–469
- Tufto J, Andersen R, Linnell J (1996) Habitat Use and Ecological Correlates of Home Range Size in a Small Cervid: The Roe Deer. Journal of Animal Ecology 65:715–724
- Udyawer V, Dwyer RG, Hoenner X, Babcock RC, Brodie S, Campbell HA, Harcourt RG, Huveneers C, Jaine FRA, Simpfendorfer CA, Taylor MD, Heupel MR (2018) A standardised framework for analysing animal detections from automated tracking arrays. Animal Biotelemetry 6:17

UNEP-WCMC (2014) World Database on Protected Areas. Cambridge, UK

- UNEP-WCMC (2018) Global distribution of warm-water coral reefs, compiled from multiple sources including the Millennium Coral Reef Mapping Project. Version 4.0. WorldFish Centre, WRI, TNC, Cambridge (UK): UN Environment World Conservation Monitoring Centre
- Uusi-Heikkilä S, Wolter C, Klefoth T, Arlinghaus R (2008) A behavioral perspective on fishing-induced evolution. Trends in Ecology & Evolution 23:419–421
- Vianna GMS, Meekan MG, Meeuwig JJ, Speed CW (2013) Environmental Influences on Patterns of Vertical Movement and Site Fidelity of Grey Reef Sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) at Aggregation Sites. PLoS ONE 8:e60331
- Vianna GMS, Meekan MG, Ruppert JLW, Bornovski TH, Meeuwig JJ (2016) Indicators of fishing mortality on reefshark populations in the world's first shark sanctuary: the need for surveillance and enforcement. Coral Reefs 35:973–977
- Wang Y, Smith JA, Wilmers CC (2017) Residential development alters behavior, movement, and energetics in an apex predator, the puma. PLOS ONE 12:e0184687
- Ward-Paige CA (2017) A global overview of shark sanctuary regulations and their impact on shark fisheries. Marine Policy 82:87–97
- Ward-Paige CA, Mora C, Lotze HK, Pattengill-Semmens C, McClenachan L, Arias-Castro E, Myers RA (2010) Large-Scale Absence of Sharks on Reefs in the Greater-Caribbean: A Footprint of Human Pressures. PLoS ONE 5:e11968
- Ward-Paige CA, Worm B (2017) Global evaluation of shark sanctuaries. Global Environmental Change 47:174– 189
- Watson BM, Biagi CA, Northrup SL, Ohata MLA, Charles C, Blanchfield PJ, Johnston SV, Askey PJ, van Poorten BT, Devlin RH (2019) Distinct diel and seasonal behaviours in rainbow trout detected by fine-scale acoustic telemetry in a lake environment. Can J Fish Aquat Sci 76:1432–1445
- Watson JEM, Shanahan DF, Di Marco M, Allan J, Laurance WF, Sanderson EW, Mackey B, Venter O (2016) Catastrophic Declines in Wilderness Areas Undermine Global Environment Targets. Current Biology 26:2929–2934
- Watson RA, Nowara GB, Hartmann K, Green BS, Tracey SR, Carter CG (2015) Marine foods sourced from farther as their use of global ocean primary production increases. Nature Communications 6:7365
- Weeks R, Green AL, Joseph E, Peterson N, Terk E (2017) Using reef fish movement to inform marine reserve design. Journal of Applied Ecology 54:145–152
- Welsh JQ, Fox RJ, Webber DM, Bellwood DR (2012) Performance of remote acoustic receivers within a coral reef habitat: implications for array design. Coral Reefs 31:693–702
- Wetherbee BM, Crow GL, Lowe CG (1997) Distribution, reproduction and diet of the gray reef shark *Carcharhinus amblyrhynchos* in Hawaii. Oceanographic Literature Review 10:1144–1145
- White ER, Myers MC, Flemming JM, Baum JK (2015) Shifting elasmobranch community assemblage at Cocos Island—an isolated marine protected area. Conservation Biology 29:1186–1197
- White TD, Carlisle AB, Kroodsma DA, Block BA, Casagrandi R, De Leo GA, Gatto M, Micheli F, McCauley DJ (2017) Assessing the effectiveness of a large marine protected area for reef shark conservation. Biological Conservation 207:64–71

- Whitney NM, Lear KO, Gaskins LC, Gleiss AC (2016) The effects of temperature and swimming speed on the metabolic rate of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*, Bonaterre). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 477:40–46
- Williams JJ, Papastamatiou YP, Caselle JE, Bradley D, Jacoby DMP (2018a) Mobile marine predators: an understudied source of nutrients to coral reefs in an unfished atoll. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 285:20172456
- Williams JJ, Papastamatiou YP, Caselle JE, Bradley D, Jacoby DMP (2018b) Mobile marine predators: an understudied source of nutrients to coral reefs in an unfished atoll. Proc R Soc B 285:20172456
- Williams R, Lusseau D, Hammond PS (2006) Estimating relative energetic costs of human disturbance to killer whales (Orcinus orca). Biological Conservation 133:301–311
- Wong BBM, Candolin U (2015) Behavioral responses to changing environments. Behavioral Ecology 26:665–673
- Woodroffe R, Ginsberg JR (1998) Edge Effects and the Extinction of Populations Inside Protected Areas. Science 280:2126–2128
- Yates PM, Tobin AJ, Heupel MR, Simpfendorfer CA (2015) Benefits of marine protected areas for tropical coastal sharks: Benefits of marine protected areas for tropical coastal sharks. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 26:1063–1080
- Young HS, McCauley DJ, Galetti M, Dirzo R (2016) Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 47:333–358

Annexes

Metrique perf. hydr.	Mesure		Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	
Efficacité détec.	Detection range	(Intercept)	160	12	13	3.4e-13	***
		coef.cde	73	40	1.8	0.078	
	Résidence	(Intercept)	0.27	0.077	3.4	0.00082	***
		coef.cde	0.43	0.25	1.7	0.089	
	Fidélité	(Intercept)	0.56	0.1	5.4	3.3e-07	***
		coef.cde	0.43	0.33	1.3	0.19	
	Diurne_noct.	(Intercept)	-0.3	0.18	-1.7	0.099	
		coef.cde	0.78	0.56	1.4	0.17	
	Matin_soir	(Intercept)	-0.27	0.25	-1.1	0.29	
		coef.cde	0.42	0.8	0.52	0.6	
Quotient bruit	Detection range	(Intercept)	170	6.1	28	8.8e-24	***
		coef.nq	-0.00057	0.00081	-0.71	0.48	
	Résidence	(Intercept)	0.39	0.033	12	1.1e-21	***
		coef.nq	-9.1e-06	8.6e-06	-1.1	0.29	
	Fidélité	(Intercept)	0.68	0.043	16	2.8e-30	***
		coef.nq	-2.3e-07	1.1e-05	-0.02	0.98	
	Diurne_noct. (I	(Intercept)	-0.076	0.079	-0.96	0.34	
		coef.nq	1.2e-05	2.1e-05	0.6	0.55	
	Matin_soir (Interce	(Intercept)	-0.14	0.1	-1.4	0.18	
		coef.nq	-6e-05	2.7e-05	-2.3	0.028	*

Annexe 1. Influence de la performance des hydrophones sur les mesures effectuées sur les requins.

Annexe 2. Résultats du modèle non linéaires à effets mixtes pour l'estimation de la portée de détection des hydrophones.

Effets fixes	Coefficient	Err. Std.	Valeur t	P(> t)	
D ₅₀	170	8	22	7.8e-55	***
S	43	3.6	12	5.6e-25	***
Effets aléatoires	ets aléatoires Dev. Std.				
D ₅₀		39.418	271453		
S		0.0031	69577		
Résidus		0.2026	32211		



Annexe 3. Plot des coefficients des modèles de densité de détection pour chacun des 3 tests « sentinelle » à courte distance.

Annexe 4. Liens entre détectabilité, heure de la journée et saison des alizés. Le nombre horaire de détections de signaux émis par les émetteurs « sentinelles » a été modélisé via un modèle linéaire (modèle (1), cf p57) en fonction de l'heure de la journée et de la saison des vents dominants (alizés). Le tableau suivant reporte les résultats d'ANOVA de type III calculées sur chacun des 3 modèles, correspondant aux 3 sites de déploiement d'émetteurs « sentinelle ».

Test		Somme carrés	Ddl	Valeur F	Pr(>F)	
Entrecasteaux (exposé)	(Ord. à l'orig.)	1.5e+07	1	110000	0	***
107 m de l'hydrophone	Saison alizés	110000	1	720	6.3e-155	***
	cos(2 * pi * h/24)	230000	1	1600	0	***
	sin(2 * pi * h/24)	2100	1	14	0.00016	***
	Saison alizés:cos(2 * pi * h/24)	79000	1	540	4e-117	***
	Saison alizés:sin(2 * pi * h/24)	880	1	6	0.014	*
	Résidus	2100000	14000			
Entrecasteaux (abrité)	(Ord. à l'orig.)	6700000	1	310000	0	***
100 m de l'hydrophone	Saison alizés	400	1	18	2.2e-05	***
	cos(2 * pi * h/24)	2900	1	130	3.3e-30	***
	sin(2 * pi * h/24)	400	1	18	2.1e-05	***
	Saison alizés:cos(2 * pi * h/24)	630	1	29	9e-08	***
	Saison alizés:sin(2 * pi * h/24)	40	1	1.8	0.18	
	Résidus	140000	6300			
Nouméa	(Ord. à l'orig.)	8e+06	1	360000	0	***
118 m de l'hydrophone	Saison alizés	1800	1	83	1.1e-19	***
	cos(2 * pi * h/24)	10000	1	450	1.9e-95	***
	sin(2 * pi * h/24)	380	1	17	3.5e-05	***
	Saison alizés:cos(2 * pi * h/24)	640	1	29	8.2e-08	***
	Saison alizés:sin(2 * pi * h/24)	17	1	0.77	0.38	
	Résidus	92000	4200			



Annexe 5. Schéma explicatif pour le calcul de l'angle d'incidence du vent sur le récif au niveau du site.

Annexe 6. Liens entre détectabilité et vent observé. Le nombre horaire de détections de signaux émis par les émetteurs « sentinelles » a été modélisé via un modèle linéaire (modèle (2), cf p58) en fonction de la vitesse du vent et de son angle d'incidence sur le récif. Le tableau suivant reporte les résultats d'ANOVA de type III calculées sur chacun des 3 modèles, correspondant aux 3 sites de déploiement d'émetteurs « sentinelle ».

Test		Somme carrés	Ddl	Valeur F	Pr(>F)	
Entrecasteaux (exposé) 107 m de l'hydrophone	(Ord. à l'orig.)	1e+06	1	12000	0	***
	Vitesse vent	2500	1	28	1e-07	***
	cos(angle _{incidence})	400	1	4.5	0.034	*
	Vitesse vent:cos(angle _{incidence})	120	1	1.4	0.24	
	Résidus	410000	4600			
Entrecasteaux (abrité) 100 m de l'hydrophone	(Ord. à l'orig.)	1900000	1	74000	0	***
	Vitesse vent	950	1	37	1.4e-09	***
	cos(angle _{incidence})	230	1	8.8	0.003	**
	Vitesse vent:cos(angle _{incidence})	220	1	8.7	0.0033	**
	Résidus	140000	5600			
Nouméa 118 m de l'hydrophone	(Ord. à l'orig.)	1900000	1	76000	0	***
	Vitesse vent	4.4	1	0.17	0.68	
	cos(angle _{incidence})	0.21	1	0.0081	0.93	
	Vitesse vent:cos(angle _{incidence})	0.11	1	0.0044	0.95	
	Résidus	110000	4200			

Annexe 7. Liens entre détectabilité et phase de la marée. Le nombre horaire de détections de signaux émis par les émetteurs « sentinelles » a été modélisé via un modèle linéaire (cf p59) en fonction de la phase de la marée. Le tableau suivant reporte les résultats d'ANOVA de type III calculées sur chacun des 3 modèles, correspondant aux 3 sites de déploiement d'émetteurs « sentinelle ».

Test		Somme carrés	Ddl	Valeur F	Pr(>F)	
Entrecasteaux (exposé) 107 m de l'hydrophone	(Ord. à l'orig.)	1.4e+07	1	61000	0	***
	Phase _{marée}	14000	1	58	2.6e-14	***
	Résidus	3300000	14000			
Entrecasteaux (abrité) 100 m de l'hydrophone	(Ord. à l'orig.)	9600000	1	390000	0	***
	Phase _{marée}	57	1	2.3	0.13	
	Résidus	160000	6300			
Noumea 118 m de l'hydrophone	(Ord. à l'orig.)	6200000	1	250000	0	***
	Phase _{marée}	510	1	20	7.1e-06	***
	Résidus	110000	4200			

Annexe 8. Raisonnement pour l'estimation du paramètre de lissage h.

Soit un requin ayant visité :

- L'hydrophone H₁ pendant j₁ jours
- L'hydrophone H₂ pendant j₂ jours
- L'hydrophone H₃ pendant j₃ jours

Avec les points médians M1 et M2



Si on avait des observations pouvant prendre toutes les valeurs de x, par exemple les observations $\{x_1, ..., x_n\}$, on aurait :

$$UD_h(x) = \frac{1}{n.h} \cdot \sum_{i=1}^n K(\frac{x-x_i}{h})$$

Avec K une fonction kernel (par exemple une distribution normale $K(x) = \frac{1}{2\pi} e^{-\frac{x^2}{2}}$)

Mais ici, on est dans un cas discret, avec des observations pouvant seulement prendre les valeurs x_1 , x_2 et x_3 . On a donc :

$$UD_h(x) = \frac{j_1 \cdot K\left(\frac{x - x_1}{h}\right) + j_2 \cdot K\left(\frac{x - x_2}{h}\right) + j_3 \cdot K\left(\frac{x - x_3}{h}\right)}{(j_1 + j_2 + j_3) \cdot h}$$

Pour estimer h, on utilise les points médians M_1 et M_2 et on consiède qu'ils devraient avoir une valeur d'UD moyenne entre les valeurs d'UD des deux hydrophones encadrants.

On cherche donc *h* pour minimiser l'erreur :

$$Erreur = \left[UD_h(m_1) - \frac{UD_h(x_1) - UD_h(x_2)}{2}\right]^2 + \left[UD_h(m_2) - \frac{UD_h(x_2) - UD_h(x_3)}{2}\right]^2$$

Objectif : Appliquer un modife apple Grownien Bridge Normat Tradel Est
(BBTT) à men bijectoire, de sequin - se denité de probabilité de présence Boun
le Bay d'un récif livréaire.
Données : bajectoire à trous i.e. des pointions commus réparées par des
temp:
Brincipe de modife : pour 2 pointons decerrires i et int, réparées par un
délai T:, la denité de probabilité f(x) est calculée ainsi

$$f(x) = \frac{1}{T_i} \int_0^T \Psi(x, t) \cdot dt$$

anoc $\Psi(x, t) \subset_{\mathcal{S}} \mathcal{N}(\mu(t), T(t))$
 $\mu(t)$ détominé à public de la pointions aci et ains
 $J'une poiler commune, plus de la des pointions aci et ains
 $\int_{-T}^{T} (t) construit de table faijon à ce que plus on a élevique
 $J'une poiler commune, plus de si des pointions a élevique des
 $\int_{-T}^{T} (t) = \frac{t(T-t)}{T} T_m$
 $T'(t) = point de tour lie à la préclie de pointions i et int sit
 $\int_{-T}^{T} (t) = \frac{t(T-t)}{T} T_m = \frac{t}{T} Sien$
 $\Psi(x, p) = t(T-t) T_m + T-t Sien $\frac{t}{T} Sien$$$$$$

Extimation de
$$\frac{1}{2m}$$

Pour chaque requir S, on estime $\frac{1}{2m}$ à pontrade se trajectoire
position vielle pontradis pontra Révoire
position vielle pontradis pontra Révoire
Li tradicité à pontra des pontradis 1 et 3, de tratte?

2 3
-> On a ainsi une liste d'esseur² (de longueur = $\frac{longueur totele}{2}$)
Li on peut estimer $\frac{1}{2m\sigma'(t)}$ or maximum de vrainembrance
 $\chi' = \prod_{i,j=1}^{2m} \frac{1}{2m\sigma'(t)}$, $e^{-\frac{esseur^{2}}{2\sigma'(t)}}$

Coeur du problème : J'ai obtenu des sotiating de J'in this disparates entre las requins De nombreux requins ont des trajectoires triep courtes pour correctement estimer J'im

La idéa : itiliser le jeu de données total pour estimen tous les Join, et ainsi de s'appuyer nur les trajectours de qualité pour estimer les Join des trajectours moins bonnes

Annexe 10 : Vidéo témoignant de l'acte copulatoire chez le requin gris de récif.



https://www.youtube.com/watch?v=8T59

Résumé

Les requins de récif sont particulièrement impactés par les activités humaines et ont observé un fort déclin de leurs populations au niveau mondial. Un tel déclin présente le risque d'entrainer une perturbation profonde des écosystèmes de récifs coralliens, où les requins de récifs jouent un important rôle fonctionnel. Il est donc urgent de prendre des mesures efficaces et appropriées pour la conservation des requins de récif. Les Aires Marines Protégées (AMPs) représentent un des outils les plus employés pour la protection des écosystèmes marins. Malheureusement, les AMPs actuelles sont souvent inefficaces pour la protection des espèces mobiles telles que les requins de récif. Ce travail de thèse vise à étudier les déplacements et l'utilisation de l'espace d'une espèce commune de reguin de récif en Nouvelle-Calédonie afin d'améliorer la protection de cette espèce. Dans ce but, 147 requins gris, Carcharhinus amblyrhynchos, ont été marqués et leurs déplacements ont été suivis sur trois années au sein d'un réseau de 73 récepteurs acoustiques déployés au travers de l'archipel. Le requin gris représente un bon modèle pour évaluer l'apport de l'étude de l'utilisation de l'espace pour la conservation des requins de récif. En effet, c'est une des espèces de requin de récif les plus communes dans la région Indo-Pacifique et de forts déclins de ses populations ont été documentés au travers de son aire de répartition. En Nouvelle-Calédonie, des déclins d'abondance de plus de 90% ont notamment été observés chez cette espèce dans les régions les plus anthropisées de l'archipel. De plus, les AMPs locales ne sont pas capables de protéger cette espèce. La présence d'un fort gradient de proximité à l'Homme au sein de ce réseau a permis dans un premier temps d'évaluer l'impact anthropique sur l'utilisation de l'espace par le requin gris. Les données de télémétrie acoustique ont notamment permis de mettre en évidence une augmentation du domaine vital des individus à proximité des implantations humaines. Les liens de causalité entre déclin des populations et altération de l'utilisation de l'espace sont cependant difficiles à établir. En effet, cette augmentation du domaine vital à proximité de l'Homme peut à la fois être un facteur du déclin des populations et en être une conséquence. Une plus faible densité des populations peut en effet pousser les individus à accroitre leur surface d'évolution pour la recherche de partenaires sexuels. Les données de taille de domaine vital ont ensuite été utilisées pour renseigner sur la capacité des AMPs à protéger le requin gris. Les résultats concordent avec le constat de l'inefficacité des AMPs locales pour protéger cette espèce, en soulignant leur taille trop limitée pour couvrir le domaine vital des individus et en particulier des mâles adultes. Ces résultats valident cependant les récents efforts du Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie à mettre en place des AMPs géantes au sein de la Zone Economique Exclusive du territoire. La comparaison des résultats avec la taille des AMPs à l'échelle de l'Indo-Pacifique confirme également les récents efforts entrepris à cette échelle. Ces travaux permettent de fournir des informations concrètes sur la taille minimale d'une AMP nécessaire à la protection du requin gris. L'étude des déplacements à grande échelle a également permis de documenter pour la première fois chez le requin gris l'existence de migrations saisonnières. Sept mâles adultes ont ainsi été observés à entreprendre une migration aller-retour le long de la côte ouest de l'île principale, jusqu'à plus de 300 km de leur région de marquage, et ce sur plusieurs années consécutives. Le fait que seuls des mâles adultes aient été observés à migrer et le timing de ces migrations suggèrent que ce comportement est lié à la reproduction. Ces résultats ont d'importantes implications pour la gestion de la protection de cette espèce, notamment localement pour l'identification de zones privilégiées de reproduction.

Mots clés : requins de récifs, télémétrie acoustique, impacts anthropiques, conservation.

Abstract

Reef sharks, like most shark species and other marine predators, are strongly impacted by human activities and are experiencing sharp population decline worldwide. Such decline poses great risk of causing a profound disruption of coral reef ecosystems where reef sharks play a key functional role. Effective and appropriate reef shark conservation measures are therefore urgently needed. Marine Protected Areas (MPAs) are one of the most widely used tools for the protection of marine ecosystems. Unfortunately, current MPAs are often ineffective for the protection of mobile species such as reef sharks. This PhD aims at studying the movements and space use of a common reef shark species in New Caledonia in order to improve the protection of this species. To achieve this goal, 147 grey reef sharks, Carcharhinus amblyrhynchos, were tagged with acoustic transmitters and their movements were monitored over three years within a network of 73 acoustic receivers deployed throughout the archipelago. The grey reef shark is a good model to evaluate how information on movement and space use may improve shark conservation. Indeed, it is one of the most common reef shark species in the Indo-Pacific and drastic population declines have been documented throughout their geographical range. In New Caledonia, grey reef shark abundance has dropped by over 90% in the most anthropized regions of the archipelago. In addition, local MPAs are not able to protect this species. The presence of a strong gradient of human proximity in New Caledonia, including highly impacted reefs near the capital Nouméa and wilderness reefs in the remote parts of the archipelago, made it possible to assess the impact of human activities on various aspects of grey reef sharks' space use. Acoustic telemetry data revealed an increase in grey shark home range in the vicinity of human settlements. However, the causal links between population decline and changes in space use are difficult to establish. This increase in shark space use at human proximity can constitute a driver of population decline, via a reduction in fitness, as well as a consequence of it. A lower population density may indeed drive individuals to expand their movements in the pursuit of mates. The shark home range dataset was then used to inform MPAs' ability to protect the species. Results are consistent with the reported inability of local MPAs to protect this species, emphasising MPA size are too small to cover shark home ranges, especially for adult males. However, these results validate the recent efforts of the Government of New Caledonia to establish very large MPAs within its Economic Exclusive Zone. Comparison of these results with the size of MPAs in the Indo-Pacific also confirms the recent efforts undertaken at this scale. This work provides concrete information on the minimum size of an MPA necessary for the protection of the grey reef shark. The analysis of large-scale movements also made it possible to document for the first time the existence of seasonal migrations in the grey reef shark. Seven adult males were observed to undertake a round-trip migration along the west coast of the main island, up to more than 300 km from their tagging area, and over several consecutive years. The fact that only adult males have been observed to migrate and the timing of these migrations suggest that this behaviour is related to reproduction. These results have important implications for the management of this species, particularly at the local scale for the identification of preferential breeding areas.

Keywords: reef sharks, acoustic telemetry, anthropogenic impacts, conservation.