RAPPORT DES EXPEDITIONS GOMBESSA

FAKARAVA

LAURENT BALLESTA

GOMBESSA

EXPEDITIONS

CONTEXTE

Description du site d'étude

La Réserve de biosphère de la commune de Fakarava est située en Polynésie française, dans l'archipel des Tuamotu, à 360 kilomètres au nord-est de l'île de Tahiti. Elle est formée par 7 îles basses d'origine corallienne ou atolls : Aratika, Fakarava, Kauehi, Niau, Raraka, Taiaro, et Toau. Ces atolls sont très différents les uns des autres par leur taille, leur forme, leur ouverture sur l'océan, leur population et les activités qui y sont exercées. Son caractère est unique : on y trouve des petits lagons fermés comme ceux de Taiaro et Niau, le premier étant sursalé alors que le second est saumâtre. Et de grands lagons ouverts sur l'océan comme celui de Fakarava, qui possède la plus grande passe de Polynésie française large de 1 600 mètres. Des formations coralliennes, des herbiers de phanérogames marines, des mares à "kopara ", des forêts primaires à "puatea" (*Pisonia grandis*), des cocoteraies, et d'autres formations végétales caractéristiques des atolls de Polynésie française, offrent une grande diversité de paysages. La faune et la flore sont remarquables, comptant des espèces rares, protégées et endémiques. Le patrimoine culturel est également riche, rassemblant de nombreux vestiges archéologiques tels que des marae, des anciennes fosses de culture, des légendes, etc.

En intégrant un réseau international reconnu, la municipalité et les habitants de la commune de Fakarava souhaitent faire reconnaître l'importance qu'ils attachent à la préservation et la valorisation de leur patrimoine naturel et culturel riche, hérité de leurs ancêtres. Ils s'engagent aussi à promouvoir un développement durable des îles, et notamment du tourisme et de l'exploitation des ressources naturelles dont ils dépendent.

La gestion de la réserve de biosphère de la commune de Fakarava s'articule autour d'un comité de gestion présidé par le Maire de la commune, d'un conseil scientifique, et de 5 associations basées dans les différents atolls habités en permanence. Le comité de gestion décide des actions prioritaires à mener au niveau de chaque atoll et prend en compte certaines propositions émanant des populations. Les différentes associations de la Réserve de biosphère y présentent le bilan de leurs actions ainsi que leurs projets. Le comité de gestion se réunit 2 à 3 fois par an, dans des atolls différents, afin notamment de permettre à chacun de ses membres de découvrir la Réserve de biosphère dans son ensemble.

Cette réserve de biosphère qui s'étend sur 19 867 km^2 a été créée en 1977 et renouvelée en 2006 puis 2017.

Les expéditions GOMBESSA se sont déroulé principalement sur l'atoll de Fakarava et sa passe sud (Figure 1). Cependant en 2017, d'autres atoll de la réserve ont été visités dont Toau, Kauehi et Tahanea.

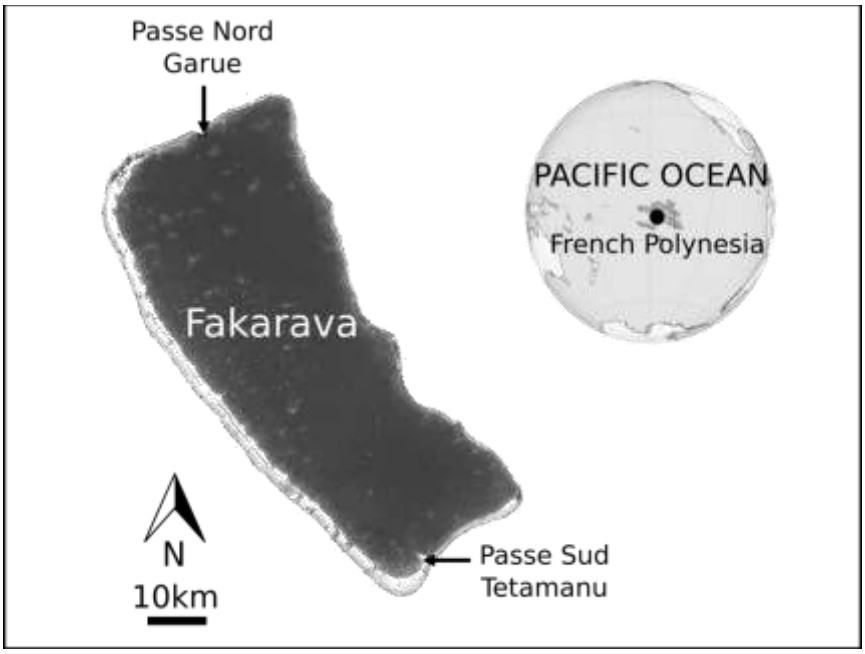


Figure 1 : Localisation du site d'étude de l'atoll de Fakarava

Équipe investie dans ces expéditions

Directeur des expéditions : Laurent Ballesta (Andromède Océanologie)

Directeur scientifique : Dr. Johann Mourier (CRIOBE)

Partenaires scientifiques : Dr. Yannis Paspatamatiou (Florida International University), Dr. Charlie Huveneers (Flinders University), Dr. Serge Planes (CRIOBE), Prof. Eric Parmentier (Université de Liège), Dr. Frédéric Bertucci (Université de Liège), Dr. Loïc Kever (Université de Liège), Dr. Orphal Colleye (Université de Liège), Damien Sony (Profish)

Équipe de technique (terrestre et sous-marin): Yannick Gentil, Cédric Gentil, Yann Hubert, Manuel Lefèvre, Anthonin Guilbert, Thibault Rauby, Jean-Charles Granjon, Roberto Rinaldi, Kevin Peyrusse, Jérémie Eloy, Florian Holon, Tuhiva Lambert, Serge Dumont, Jean-Marc Belin, Fréderic Blanchard, Silvain Girardot, Nicolas Pruvot, Emmanuel Blanche .

Coordination expéditions : Caroline Schoenfelder, Tareparepa Teinauri

Réalisation des films : Luc Maresco, Gil Kebaïli

Questions scientifiques des expéditions

Ce projet, qui a commencé en 2014, a de nombreux objectifs et questions scientifiques à résoudre afin de mieux comprendre le fonctionnement de la passe sud de Fakarava.

- **Structure de la chaîne alimentaire de la passe et rôle des requins** : Un premier objectif est de décrire la structure, le fonctionnement et la dynamique de l'écosystème de la passe. L'objectif est dans un premier temps de quantifier le nombre et la biomasse des différents niveaux trophiques de l'écosystème présent dans la passe. Il s'agit aussi de déterminer sa dynamique et son fonctionnement global. Ce premier objectif permettra de mieux connaître la passe et son fonctionnement et d'apporter des éléments pour comprendre si les mesures de gestion en place sont efficaces et donner des éléments pour les améliorer si nécessaire.

- **Régime alimentaire des requins et leur rôle trophique** : une autre problématique est de mieux comprendre ce que mangent les requins et quel est leur rôle dans la chaîne alimentaire de la passe. Les images nocturnes de prédation permettront de répondre à cette question en identifiant les proies et ce travail sera complétés par des analyses isotopiques des requins et de leurs proies.

- **Socialité des requins et chasse collective** : Cet objectif est l'un des principaux de ce projet. Il consiste à tenter de mieux comprendre les regroupements de requins et déterminer si les groupes observes représentent de vraies interactions sociales et de vraies formations collectives organisées. Cet objectif sera rempli par l'utilisation de différents moyens complémentaires, incluant des observations sous-marines, l'utilisation de la télémétrie acoustique, de caméras embarquées et d'une arche de « bullet time shot ». Il est question ici d'étudier le comportement collectif des requins à plusieurs échelles : (1) à l'échelle de la population en essayant de comprendre la dynamique de formation de groupe en fonction des périodes de repos et de chasse et d'en déterminer les facteurs qui l'influencent, (2) à l'échelle d'un groupe de chasse en cherchant à déterminer les mécanismes impliqués dans le transfert d'information menant à la coordination dans une action collective, et permettent d'optimiser la chasse sociale.

- **Stratégies sous-jacentes aux relations prédateur-proie** : il s'agira d'étudier les interactions prédateur-proie en étudiant les tactiques de chasse des requins mais aussi les stratégies mises en œuvre par les proies pour esquiver les attaques des requins.

- **Écologie acoustique de la passe et écologie des pontes des poissons** : il s'agit de déterminer les périodes de ponte des mérous qui est un phénomène pas toujours facile à observer. Les observations et comptages lors des agrégations de ponte permettront aussi de décrire et comprendre le phénomène des pontes massives des poissons dans la passe. Il s'agira aussi de déterminer les périodes d'activité de la passe par une méthode passive d'enregistrement des sons produits par les poissons de la passe.

METHODES

Dans cette partie seront présentées l'ensemble des méthodes qui ont été employées afin de pouvoir répondre aux principales questions scientifiques posées.

Les expéditions GOMBESSA ont débuté en 2014 dans le cadre du film « le mystère mérou » sur les mois de juin et juillet pour étudier principalement les phénomènes d'agrégation de ponte massive des loches marbrées. C'est aussi au cours de cette première expédition que l'étude de la population de requins a débuté. En 2015 et 2016, de petites expéditions intermédiaires ont eu lieu dans la continuité pour continuer à recueillir des images de chasse nocturne des requins. En juin et juillet 2017, une nouvelle expédition de grande ampleur autour d'un nouveau projet de film « 700 requins dans la nuit » a été menée avec l'objectif de creuser un peu plus le secret des chasses collective des requins. Enfin de mai à juillet 2018, une nouvelle petite expédition s'est conduite pour récupérer du matériel et documenter un peu plus les pontes de mérous et les chasses de requins.

Estimation de la taille de l'agrégation par comptage

La passe formant un chenal étroit dont la largeur varie entre 80 et 200 mètres, il est relativement simple de pouvoir observer l'ensemble des requins présents. Trois ou quatre groupes de requins ont été observés (Figure 2). Le premier groupe se situe à l'entrée de passe ou les requins effectuent des aller-retours le long du tombant. Les deux autres groupes se forment au milieu de passe lorsque le chenal se resserre et le courant s'accélère. On peut ainsi compter jusqu'à trois groupes de requins sur cette région centrale de la passe, avec un premier mur localisé juste après le banc de sable, un second au niveau du coude de la passe une centaine de mètres en contre-bas et un dernier mur situé en fond de passe devant la pension Tetamanu Village.

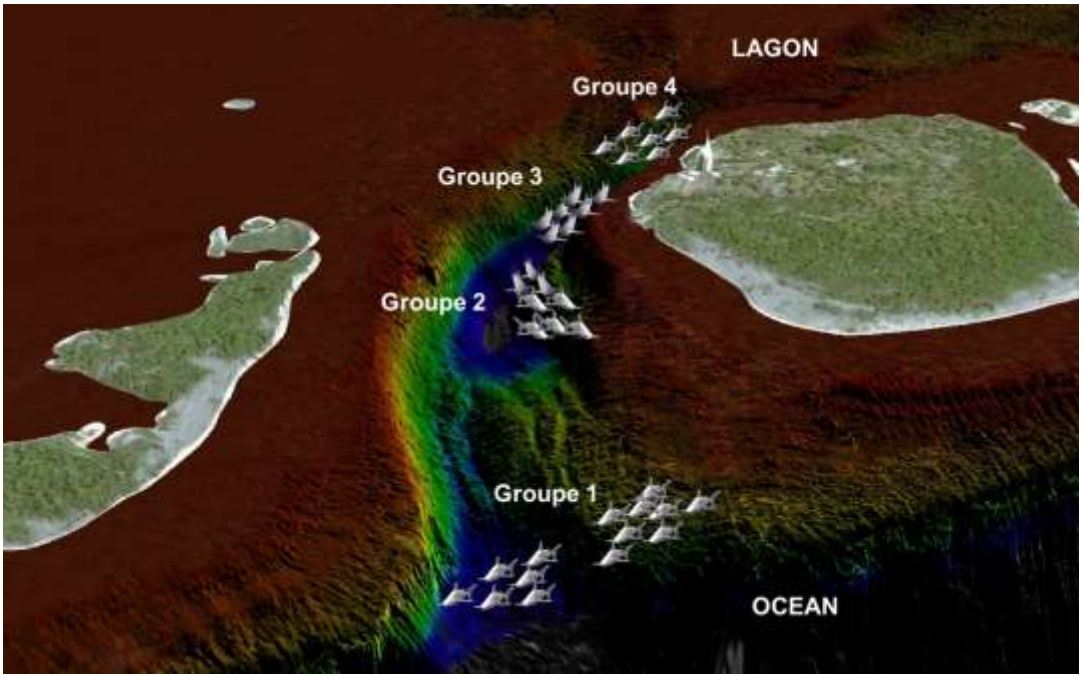


Figure 2: Positionnement des bancs de requins gris observables dans la passe.

Une méthode de comptage inédite et adaptée au site a été mise en place afin de pouvoir déterminer le nombre de requins présents dans la passe à une période donnée. La configuration de la passe fait que les courants vont concentrer les requins le long d'un des tombants ce qui permet de pouvoir les avoir tous dans le champ de vision d'un observateur ou d'une caméra en mode grand angle. Ainsi, le protocole a consisté à effectuer des plongées dérivantes en courant rentrant à l'aide d'un scooter sous-marin ayant une caméra (GoPro Hero 5 Black Edition) fixée sur le carénage en commençant par longer le long du tombant en entrée de passe en un passage rapide afin d'éviter que les requins entrent plusieurs fois dans le champ de la caméra, puis en dérivant à l'intérieur de la passe une fois que les requins du groupe 1 aient été filmés. Les requins isolés en début de passe sont filmés au fur et à mesure que le plongeur progresse dans sa dérive au sein de la passe. En arrivant sur la fin du banc de sable en milieu de passe, lorsque celle-ci se rétrécie, le plongeur se place au centre du chenal en orientant sa caméra vers la droite où le groupe 2 de requin se trouve, tout en continuant à dériver. L'ensemble des individus sont concentrés le long du tombant permettant ainsi à la caméra de filmer le groupe 2 en intégralité au fur et à mesure de la dérive. Une vitesse rapide est maintenue afin d'empêcher les requins de faire demi-tour et d'entrer à nouveau dans le champ de la caméra et ainsi d'être comptés plusieurs fois. Le plongeur continue sa plongée dérivante et effectue la même opération sur les deux autres bancs avant d'atteindre la fin de la passe.

Après la plongée, le fichier vidéo de la caméra est extrait et les comptages sont effectués sur un ordinateur lors du visionnage de la vidéo. Le plongeur dérivant au sein du groupe de requins, chaque requin qui sort du champ de la vidéo est compté au fur et à mesure que le plongeur avance. Comme expliqué ci-dessus, le fait d'évoluer rapidement au sein du banc de requins empêche ceux-ci de revenir dans le champ et donc de compter plusieurs fois un même individu. La grande concentration d'individus à certains moments peut engendrer un taux d'erreur lors du comptage, particulièrement lorsque des agglomérats sortent du champ de la caméra au même moment. Ainsi, les comptages ont été effectués à trois reprises afin d'estimer un taux d'erreur issus du comptage. Ainsi des comptages ont eu lieu lors de la mission de juin et juillet 2014, en octobre 2014 puis en juin et juillet 2017 et mai 2018.

Observations nocturnes

De nombreuses plongées ont été effectuées après la tombée de la nuit à différentes heures de la nuit afin de filmer les scènes de prédation de requins à l'aide d'un ensemble de caméras dont une caméra Phantom permettant de filmer à 2000 images par seconde et donc d'effectuer des ralentis des actions de prédation en haute définition. Un système d'éclairage puissant mais diffus permet aussi de pouvoir illuminer les scènes de prédation. Ces plongées, qui ont duré en moyenne deux heures chacune, ont généralement commencées sur le tombant puis les plongeurs ont dérivé au gré du courant rentrant jusqu'à la pension.

Marquage et télémétrie acoustique des requins

Afin de pouvoir suivre l'activité des requins de manière continue dans le temps et l'espace, il est nécessaire de les marquer. Les ondes GPS généralement utilisées pour suivre les animaux

terrestres ne se transmettent pas sous l'eau et il est donc nécessaire d'utiliser une technologie adaptée au milieu aquatique. Ainsi la télémétrie acoustique a été employée. Cette technique consiste à équiper les animaux d'émetteurs acoustiques qui transmettent des ondes sonores codées à une fréquence de 69 kHz. Ainsi, chaque émetteur renvoie un identifiant unique. Ces ondes sont ensuite enregistrées par des stations d'écoute ou hydrophones fixés au fond de la passe.

Afin d'équiper les requins d'émetteurs acoustiques, il a fallu les capturer afin de pouvoir leur insérer l'émetteur dans la cavité péritonéale de l'animal. Placer l'émetteur sur le requin n'est pas une procédure idéale car elle a pour inconvénient de faciliter à moyen terme le développement de biofouling sur la marque ce qui peut engendrer une gêne pour l'animal en augmentant le frottement avec l'eau mais peut aussi d'engendrer une perte prématurée de l'émetteur si le requin venait par exemple à le retirer en se frottant sur le corail. Dans ce dernier cas, en absence de détections il est difficile de savoir si l'animal a quitté la zone ou s'il a perdu son émetteur. L'émetteur est un corps inerte dans l'abdomen du requin et l'avantage de l'insérer à l'intérieur est que l'animal ne pourra donc pas le perdre. Nous avons donc opté pour un marquage avec un émetteur inséré dans le requin. Cependant, cette opération nécessite une chirurgie et donc de capturer l'animal. La passe sud de Fakarava étant classée Réserve de Biosphère de l'UNESCO, la Direction Régionale de l'Environnement interdit la capture des requins par pêche avec hameçon. Nous avons donc convenu avec la DIREN d'une méthode permettant de capturer le requin sans utilisation d'hameçon, avec la volonté de réduire au maximum les perturbations liées à la capture de l'animal. Lors des plongées de nuit, nous nous sommes aperçus que les requins nous frôlaient lorsqu'ils chassaient et qu'il était possible de les toucher et de leur attraper la nageoire caudale. En retournant rapidement le requin et en le plaçant sur le dos, l'animal se place dans un état de « transe » que l'on appelle « immobilité tonique » ou « catalepsie ». Le requin est alors comme endormi momentanément tant qu'il reste dans cette position (Figure 3). A l'origine, l'idée était donc de pouvoir effectuer l'opération chirurgicale sous l'eau. Cependant, il s'est avéré difficile de maintenir les plus gros spécimens dans cet état assez longtemps afin de pouvoir effectuer la chirurgie, et que le plongeur pouvait courir le risque d'être mordu. Il a donc été décidé de trouver un compromis entre cette méthode et les méthodes classiques de capture par pêche. Le requin est ainsi dans un premier temps capturé sous l'eau comme décrit ci-dessus, mais le plongeur lui passe rapidement un lasso autour du pédoncule caudal au bout d'une longue corde reliée en surface à un bateau. Une fois attaché à la corde par la nageoire caudale, le requin est ensuite relâché par le plongeur qui fait signe à l'équipe de surface qu'un requin est capturé en tirant par à-coups sur la corde. L'équipe de surface fait ensuite remonter délicatement et lentement le requin jusqu'au bateau; le requin reste encore sous un état hypnotique et ne se débat pratiquement pas. Arrivé à la surface, le requin est alors hissé dans un brancard installé dans l'eau le long de la coque du bateau (Figure 4). Le brancard se referme sur lui et le requin est maintenu en catalepsie sur le dos et est sécurisé de chaque côté en attachant la corde reliée à la caudale à l'une des extrémités du bateau alors qu'un membre de l'équipe maintient le requin par les deux pectorales afin de l'empêcher de se débattre pendant la procédure (Figure 4). Le requin est maintenu dans l'eau face au courant lui permettant de s'oxygéner pendant toute la procédure. Une fois le requin tranquillisé et immobilisé, un membre de l'équipe effectue délicatement une petite incision d'environ 2 centimètres de long dans l'abdomen en progressant lentement afin de ne pas endommager un organe lorsque le scalpel atteint la cavité. Un émetteur est alors introduit par l'incision qui est ensuite refermée par des agrafes chirurgicales. La procédure est ainsi très rapide et ne dure pas plus de 5 à 10 minutes. En plus du marquage, le requin est mesuré selon la taille totale (TL : du museau au bout de l'appendice caudal), la longueur à la fourche (FL : du museau à la fourche caudale), et la longueur standard

(PCL : du museau à la base de la nageoire caudale). Une biopsie est réalisée en prélevant un morceau de muscle sur le flanc du requin qui servira ultérieurement pour des analyses isotopiques (voir plus bas) et un petit morceau d'aileron (moins d'un centimètre) est prélevé pour de futures analyses génétiques. Une fois l'opération terminée, le requin est retourné et relâché dans son milieu naturel. Cette procédure est très peu invasive puisqu'elle est très rapide, que le requin reste dans l'eau pendant toute la procédure lui permettant de respirer convenablement et que les requins sont habitués à recevoir de sévères morsures lors des périodes d'accouplements. De plus, les requins se sont montrés très peu perturbés puisqu'à plusieurs reprises, à peine relâchés certains spécimens ont été recapturés moins de cinq minutes après alors qu'ils étaient retournés directement chasser.

Figure 3: Un requin gris de récif est placé en immobilité tonique par un plongeur en le retournant sous l'eau lors d'une chasse nocturne.

Figure 4 : Un émetteur acoustique est implanté dans l'abdomen d'un requin gris de récif immobilisé et sécurisé dans un brancard.

Les émetteurs de type Vemco V13AP-1x-069k-1-0204m qui ont été insérés dans l'abdomen des requins ont une durée de vie estimée à 352 jours; pendant les 120 premiers jours ils émettent aléatoirement dans un délai compris entre 100 et 160 secondes afin d'éviter les collisions entre signaux, puis entre 50 et 110 secondes pour les 232 jours restant. En plus du code de l'animal, ils transmettent aussi quatre valeurs successives d'accélération (en $m.sec^{-2}$) moyennées entre deux transmissions puis une valeur de profondeur (en mètres) lors de la cinquième transmission. Ainsi, 38 requins ont été équipés d'émetteurs incluant 4 males et 34 femelles (Tableau 1). Ce nombre a été préalablement établi comme étant le meilleur compromis permettant d'avoir le plus grand nombre d'individus marqués et d'éviter les collisions entre signaux lorsque de nombreux requins sont présents au même moment sur un récepteur ce qui entraine une perte de signal et donc de données récoltées.

Tableau 1: Caractéristiques des requins équipés d'un émetteur acoustique. Sexe: M = male, F = femelle; les mesures sont données en centimètre, PCL = longueur standard; FL = taille à la fourche; TL = taille totale; Numéro de série = identifiant de l'émetteur; ID = code sonore de l'émetteur; Date = date de capture.

N° requin	Sexe	PCL	FL	TL	Numéro de série	ID	Date
1	F	104	116	140	1269038	795	18/6/17
2	F		113	137	1269034	787	18/6/17
3	F	100	108	129	1269030	779	18/6/17
4	F			161	1269026	771	18/6/17
5	F	103	110	136	1269022	763	18/6/17
6	F	115	125	147	1269018	755	18/6/17
7	F	116	126	145	1269014	747	18/6/17
8	F	104	114	138	1269015	749	19/6/17
9	F	111	122	150	1269019	757	19/6/17
10	M	166	115	137	1269023	765	19/6/17

11	F	102	111	137	1269027	773	19/6/17
12	F	108	114	143	1269031	781	20/6/17
13	F	90	98	115	1269035	789	20/6/17
14	F	102	110	136	1269034	797	20/6/17
15	F	108	116	140	1269016	751	20/6/17
16	F	115	125	152	1269020	759	20/6/17
17	F	103	113	140	1269024	767	26/6/17
18	F	101	112	142	1269028	775	26/6/17
19	F	103	112	139	1269032	783	26/6/17
20	F	92	100	125	1269036	791	26/6/17
21	F	94	104	128	1269040	799	26/6/17
22	F	98	107	133	1269017	753	26/6/17
23	F	111	122	148	1269021	761	26/6/17
24	F	121	134	165	1269025	769	26/6/17
25	F	102	110	140	1269029	777	26/6/17
26	F	111	120	147	1269033	785	27/6/17
27	F	103	115	140	1269037	793	27/6/17
28	F	113	125	150	1269041	801	27/6/17
29	F	108	117	143	1269042	803	27/6/17
30	F	116	128	154	1269043	805	27/6/17
31	F	101	110	132	1269189	821	28/6/17
32	M			143	1269188	819	29/6/17
33	F	104	116	145	1269187	817	4/7/17
34	M	98	108	132	1269185	813	4/7/17
35	F	102	113	135	1269184	811	4/7/17
36	M	108	116	143	1269045	809	4/7/17
37	F	114	128	161	1269044	807	4/7/17
38	F	100	109	133	1269186	815	4/7/17

Des stations d'écoutes ont été alors installées. Ces hydrophones de type Vemco VR2W sont fixés au font de la passe à l'aide de piquets (Figure 5) afin d'avoir le moins d'impact possible sur les structures coralliennes et permettent d'enregistrer le passage d'un émetteur lorsque celui-ci passe dans son rayon de détection. Ce champ de détection est très variable et peut être affecté par différents facteurs tels que le courant, la turbidité de l'eau, la configuration de l'habitat et sa complexité, et le bruit sonore ambiant qui peut parasiter les signaux. Ainsi il est nécessaire de tester l'efficacité de détection des récepteurs dans la passe étudiée afin de décider de l'espacement de ceux-ci lors de leur installation qui dépendra donc de la distance à laquelle ils sont capable d'enregistrer un signal émis par un émetteur.

Figure 5: un groupe de requins gris de récif C. amblyrhynchos évolue à proximité d'une station d'écoute.

Des tests ont ainsi été effectués en début de mission en mai 2017. Deux hydrophones ont été installés à 300 mètres l'un de l'autre le long du chenal. Entre ces deux récepteurs, six émetteurs V13-1x avec une fréquence d'émission aléatoire entre 100 et 160 secondes ont été placés par lots de deux dans un sac filet à deux mètres au-dessus du fond tous les 50 mètres. Le dispositif est resté pendant deux jours dans l'eau. Les émetteurs produisent un signal aléatoirement dans un intervalle compris entre 100 et 160 secondes, soit en moyenne toutes les 130 secondes, ce qui correspond à une moyenne de 27 signaux émis par heure. Ainsi pour chaque distance aux hydrophones, les probabilités de détections ont été déduites et sont définies comme le nombre de détections pour chaque heure divisé par le nombre de transmissions (27 signaux par heure). Les probabilités de détections peuvent excéder 1 (soit 100%) dans certains cas ce qui est dû au fait que les signaux sont émis aléatoirement entre 100 et 160 secondes alors que nos calculs prennent en compte un intervalle moyen de 130 secondes. Cependant, ces tests montrent clairement que la probabilité de détecter le signal d'un émetteur chute de 50% lorsque celui-ci se trouve à 125 mètres de l'hydrophone le jour et à 75 mètres seulement la nuit (Figure 6). La nuit, les hydrophones ne détectent aucun signal à partir d'une distance de 100 mètres. Cette faible détectabilité est due à la présence d'un fort courant, à la configuration de l'habitat en canyon qui amplifie les échos potentiels troublant les signaux et la nuit, cette forte chute est due au bruit ambiant issus d'une activité nocturne accrue des crustacés qui parasite le signal.

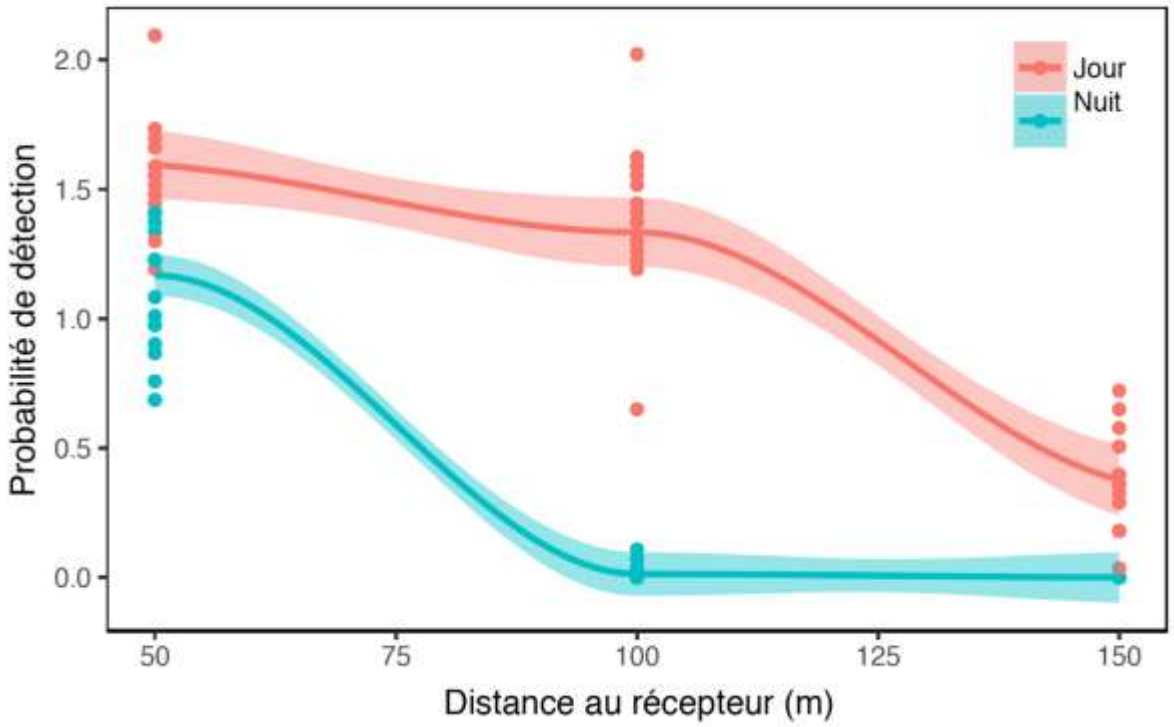


Figure 6: Efficacité de détection du signal transmis par les émetteurs par les stations d'écoutes selon la distance au récepteur et la période de la journée. Les récepteurs ne captent que la moitié des signaux lorsque le requin se trouve à 125 mètres le jour et 75 mètres la nuit.

Ainsi, il a été décidé d'espacer les hydrophones de 100 mètres afin de maximiser la couverture spatiale de détection permettant de pouvoir suivre le déplacement des requins sur l'ensemble de la passe. Ainsi, un total de 24 hydrophones a été placés dans le chenal et un vingt-cinquième hydrophone a été disposé dans le lagon à proximité de la passe afin de détecter des mouvements en direction du lagon (Figure 7).

Figure 7: Localisation des 25 stations d'écoute (récepteurs) dans la passe de Tetamanu.

Caméra embarquée

Les émetteurs acoustiques dotés d'accéléromètres permettent d'obtenir des données d'accélération et donc de variation d'activité des requins à une échelle relativement large. En effet, ils transmettent une valeur de l'accélération moyennée sur les trois axes entre deux transmissions. La fréquence d'acquisition des données a donc lieu environ toutes les 130 secondes (100-160 secondes). Cependant, cette méthode permet l'acquisition de données sur une année complète.

Afin d'obtenir des données d'activité des requins beaucoup plus précises et à très fine échelle, une autre méthode de marquage a été employée. Il s'agit ici de déployer sur les requins une caméra embarquée munie de différents capteurs (accéléromètre, capteur de pression, thermographe, gyroscope, magnétomètre) qui est fixée au requin et programmée pour se détacher afin de pouvoir récupérer le matériel et les données. Le principe est simple : la caméra HD est incorporée à un flotteur avec différents capteurs et l'ensemble est fixé à la nageoire dorsale par une pince fermée par un lien galvanique qui a pour propriété de se dissoudre dans l'eau et de permettre le relâchement du système après deux ou trois jours de déploiement sur l'animal (Figure 8). Une fois que l'appareil se détache de l'animal, il va remonter en surface et flotter. Le système est équipé d'une antenne satellite qui va envoyer un positionnement de la balise au satellite ARGOS dès que

celle-ci va faire surface et une antenne VHF va permettre de retrouver l'équipement en dérive à la surface. Cet appareillage permet d'enregistrer différents paramètres en continu jusqu'à quatre fois par seconde permettant d'analyser le comportement du requin à très fine échelle en mesurant son activité mais aussi en le comparant à la vidéo enregistrée par le requin. Ainsi, l'accéléromètre permet d'enregistrer l'accélération du requin selon les trois axes (contrairement aux marques acoustiques qui renvoient une valeur moyennée selon un axe) ce qui peut par exemple permettre d'estimer la fréquence des battements de la nageoire caudale lors de la nage, le gyroscope permet quant à lui de mesurer l'orientation de l'animal permettant de reconstituer la trajectoire de l'animal en trois dimensions grâce aussi à la profondeur mesurée par les capteurs de pression, et le thermographe permet de mesurer la température de l'eau dans laquelle le requin évolue.

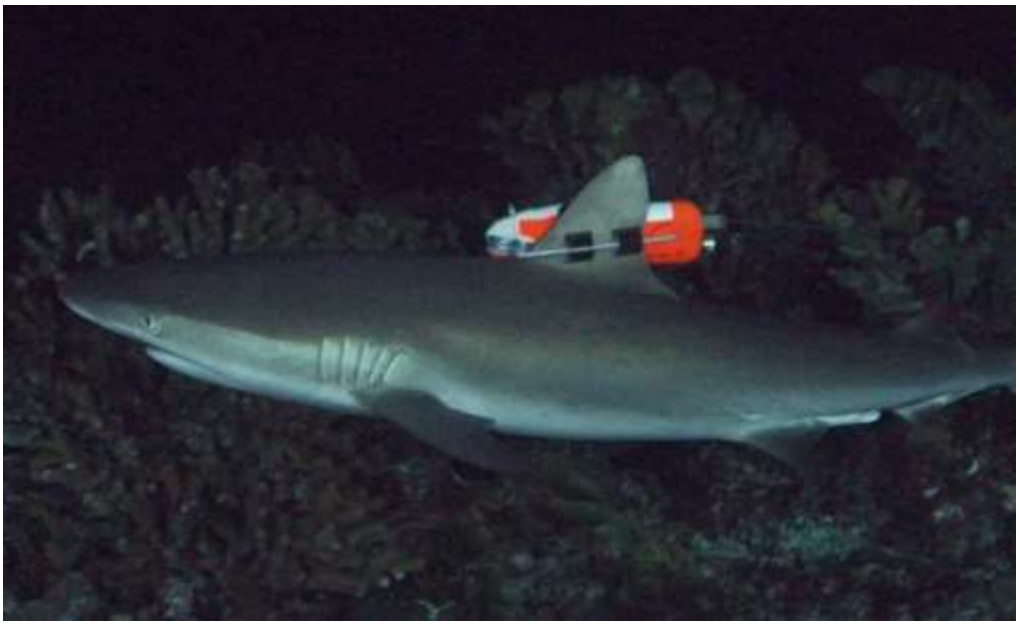


Figure 8: Caméra embarquée (CATs) équipée de capteurs (accéléromètre, gyroscope, et capteur de température et de pression) fixée sur la nageoire dorsale d'un requin.

Caméra acoustique

Une caméra acoustique ou sondeur à très haute résolution (BlueView) a été utilisée afin de suivre le comportement des requins de jour comme de nuit. Ce système permet d'obtenir une sorte d'échographie de la passe permettant de suivre les objets qui se déplacent dans son faisceau. Il permet notamment de différencier les requins des poissons (Figure 9). Cet outil a aussi été utilisé pour déterminer si le comportement des requins était modifié par la présence des plongeurs durant les plongées de nuit.

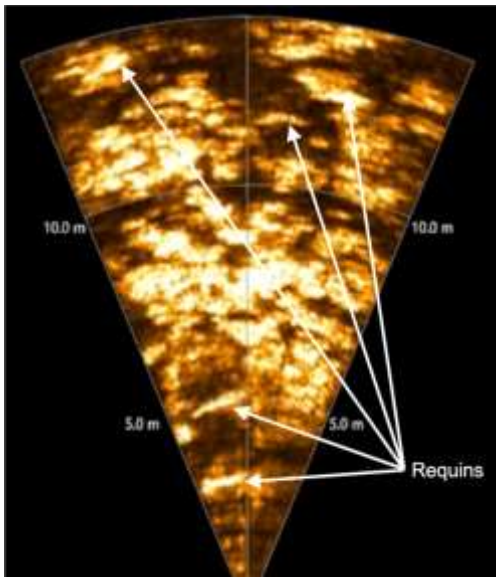


Figure 9: Échographie d'une portion de la passe grâce à la camera acoustique BlueView permettant d'identifier la présence des requins.

Écologie acoustique de la passe

Durant l'expédition GOMBESSA IV en juin et juillet 2017, une équipe menée par Éric Parmentier a conduit une étude parallèle sur l'écologie acoustique de la passe et des sons émis par les poissons. L'un des objectifs principaux était d'identifier les sons produits par les mérous durant la période d'agrégation de ponte. Deux systèmes d'enregistrement sonore à long-terme (Loggerhead Instruments; www.loggerhead.com) ont été déployés sur deux localités différentes respectivement à 30 et 40 mètres sur l'agrégation de ponte de mérous. Les enregistreurs ont été disposés à environ un mètre du fond fixés sur des piquets. Les enregistreurs ont été connectés à des hydrophones HTI96-min (sensibilité: −170 dB re: 1V pour une pression sonore de 1µPa; High Tech Inc, Long Beach, MS, USA). Les instruments ont été programmés pour enregistrer pendant 5 minutes toutes les 20 minutes à une fréquence de 48 kHz (résolution de 16-bit) du 4 juin au 18 juin et pendant 10 minutes toutes les 30 minutes du 3 juillet au 12 juillet, des périodes couvrant chacune les pleines lunes du 9 juin et du 9 juillet 2017. Les données ont été analysées du 4 au 12 juin (c'est à dire 5 jours avant et 3 jours après la pleine lune) et du 6 au 12 juillet (3 jours avant et 2 jours après la pleine lune).

Afin de se concentrer sur l'activité vocale des poisons, les échantillons sonores ont été sous échantillonnés à une fréquence de 6 kHz et un filtre de bande passante 20–3000 Hz a été appliqué. A cause d'un bruit de fond plus important dans les faibles fréquences en juillet, un filtre de bande passante 50-3000 Hz a été appliqué. Un échantillon de 5 minutes a été considéré toutes les 2 heures. Cet effort a été augmenté en analysant un échantillon toutes les heures en approchant de la ponte. Les sons ont été détectés en inspectant es spectrogrammes (Fast Fourier Transform, FFT512 points, Hamming window) puis chaque son biologique qui apu être attribué à une espèce de poisson a été assigné. Une fois les différents types de sons identifiés, la variation temporelle de chaque type a été inspecté afin d'identifier des patrons dans leur production.

RESULTATS PRELIMINAIRES

Cartographie haute-résolution de la passe

A l'aide d'un sondeur multifaisceaux (MBSS) GeoSwath fixé sous une embarcation, la passe a été quadrillée afin de réaliser une carte bathymétrique 3D haute résolution (Figure 10). Cette carte servira de base géoréférencée de la zone d'étude et peut servir comme outils pour la gestion de la zone.

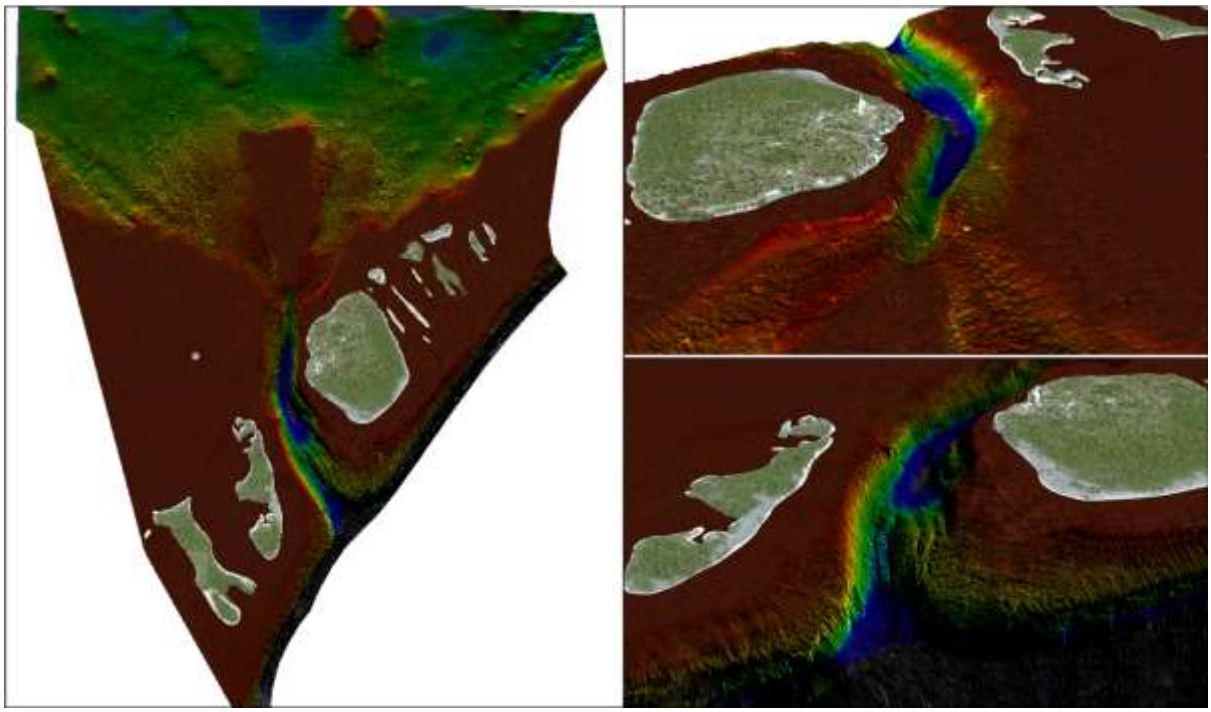


Figure 10: Cartographie bathymétrique 3D de la passe sud de Fakarava réalisée au sondeur multifaisceaux.

Écologie trophique de la passe et sa dynamique globale

Les récifs retirés et isolés, souvent peu impactés par l'homme permettent de rendre compte des niveaux de biomasse attendus dans un écosystème sain et suggère que les prédateurs peuvent dominer en nombre, ce qui a pour effet de créer une pyramide de biomasse inversée. Afin de mieux comprendre comment une forte population de requins peut se maintenir sur un espace aussi

restreint il a fallu dans un premier temps estimer le nombre de requins qui utilisaient la passe sud de Fakarava. Pour cela, il a été nécessaire dans un premier temps de construire une carte bathymétrique haute résolution en utilisant un sonar multifaisceaux afin de caractériser le site et de mieux identifier les zones importantes de la passe et de géoréférencer les zones d'agrégation des requins dans la passe par une méthode de plongeur tracté. Grâce à la configuration de la passe en canyon étroit, ne dépassant notamment pas une centaine de mètres de large au niveau des agrégations de requins (Figure 2, Figure 10), une méthode innovante et efficace a été mise en place afin de dénombrer le plus précisément possible le nombre de requins présents sur l'agrégation. Ainsi différents comptages effectués en 2014, 2017 et 2018 ont permis de montrer que l'agrégation de requins gris pouvaient atteindre jusqu'à 705 individus, ce qui correspond à une densité de près de 40 requins par hectare et une biomasse d'environ 115 $g.m^{-2}$ (Mourier *et al.* 2016). Cette densité correspond à la plus forte jamais répertoriée pour cette espèce qui ne dépassait pas les 11 requins par hectare. De plus, en considérant l'ensemble des espèces de requins présentes dans la passe, on atteint un total d'environ 900 individus représentant jusqu'à 130 $g.m^{-2}$ (Mourier *et al.* 2016). Pour comprendre comment une telle biomasse de requin peut se maintenir, il a été nécessaire d'examiner l'énergie locale disponible en proie. Afin d'évaluer si la passe fournit assez de nourriture aux requins, il a été nécessaire dans un premier temps de décrire la structure trophique des assemblages ichtyologiques à l'aide du spectre de biomasse. En effet, la distribution de la biomasse en fonction de la masse corporelle dans un écosystème est représentative de la forme de la pyramide trophique. Une pente positive correspondant à une augmentation de biomasse pour les individus de grande taille, indique une pyramide trophique inversée ; contrairement à une pyramide trophique classique pour laquelle la pente est négative et correspond à une diminution de la biomasse au fur et à mesure que les organismes ont une masse importante (Figure 11). En d'autres termes, une pente positive du spectre de biomasse correspond à une augmentation de la biomasse en prédateurs par rapport à leurs proies.

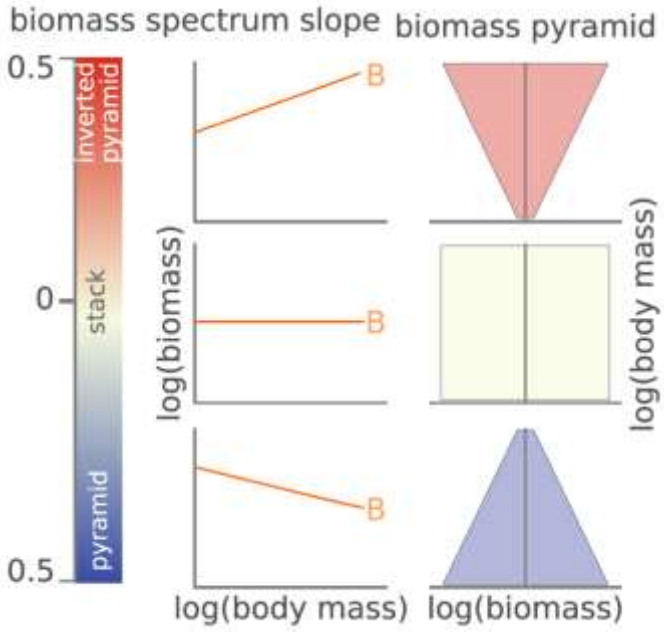


Figure 11: Pentes du spectre de biomasse (ligne orange, B) indiquant la forme de la pyramide de biomasse. Une pente positive indique une pyramide inversée alors qu'une pente négative correspond à une pyramide a base forte. D'après Trebilco 2014.

Grâce à des comptages, le spectre de biomasse a révélé que la biomasse a tendance à augmenter avec une augmentation de la masse corporelle avec une pente de 0,51 (Figure 12A), montrant la présence d'une pyramide trophique inversée dans laquelle la biomasse en proie (132,33 g/m^2) dans la passe équivaut à peu près à celle des prédateurs (130,5 g/m2) (Figure 12 B). En incluant des paramètres spécifiques à chaque espèce de poisson dans un modèle bioénergétique, il s'est avéré que la communauté de requins avait besoin de consommer entre 147 et 350 kg de poisson par jour en moyenne (Figure 13) pour satisfaire leurs besoins énergétiques de base. A partir de la théorie du métabolisme, la production de biomasse en poisson de la passe est estimée à 17 tonnes par an, bien loin des 91 tonnes nécessaires aux besoins basiques des requins. Durant la période d'étude, la moyenne de production journalière de 46 kg de poisson par jour n'a jamais atteint les besoins des requins (Figure 13). Des recherches antérieures ont montré que la pente du spectre de biomasse ne pouvait être supérieure à 0,25 sauf si la chaine alimentaire était alimentée par des sources d'énergie extérieures. Cependant la pente du système de Fakarava est de 0,51. Ceci a donc posé la question de la provenance de cette énergie manquante, ce qui a donc poussé à observer les requins se nourrir et à se demander si les requins résidents échappaient à ces contraintes de manque de nourriture en allant rechercher des ressources à l'extérieur du site d'agrégation comme ceci a été documenté dans d'autres atolls.

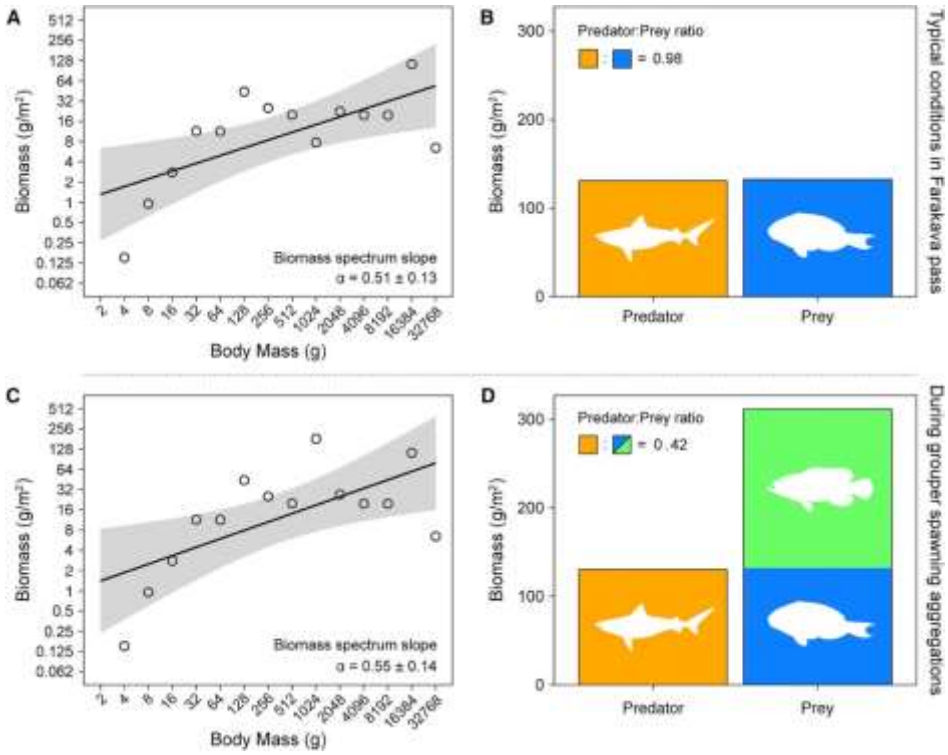


Figure 12: Structure trophique et dynamique du ratio prédateur-proie dans la passe de Fakarava. (A) Spectre de biomasse de la structure trophique observée dans la passe avec une pente positive de 0,51 indiquant une pyramide trophique inversée dans laquelle la biomasse des prédateurs est supérieure à celle de leurs proies. (B) La biomasse totale de requin est de même ordre que celle

de leur proies potentielles (pour des poissons dont la taille est supérieure à 12,5cm). (C) Pendant l'agrégation de ponte des mérous, de nombreux poissons de grande taille entrent dans le système ce qui a pour effet d'augmenter la pente du spectre de biomasse pour atteindre 0,55. (D) L'agrégation de ponte des mérous diminue le ratio prédateur-proie en doublant la quantité de proies disponible pour les requins. Figure tirée de (Mourier et al. 2016).

Alors que les émetteurs ont montré que les requins restaient généralement dans la passe et effectuaient peu d'excursions à l'extérieur. Les observations en plongée nocturnes ont montré que les requins, en grand nombre, chassaient et se nourrissaient dans la passe la nuit. Pendant la période de ponte des loches marbrées (ou mérous camouflage) en juin et juillet, les requins se nourrissent en particuliers de cette espèce qui forment de larges agrégations. Des comptages ont permis d'estimer à près de 17 000 mérous soit une densité de 971 poissons par hectare, ce qui correspond environ à 31 tonnes de proies potentielles disponibles par jour (Figure 13A). De part leur haut niveau trophique, l'apport massif de mérous ne change pas la forme de la pyramide de biomasse et provoque même une augmentation de la pente du spectre biomasse (Figure 12C); la pyramide devient donc encore plus inversée. Cependant, l'agrégation de ponte des mérous diminue drastiquement le ratio prédateur-proie (Figure 12D) puisque la biomasse des proies (311 g/m^2) dépasse de loin celle des prédateurs (130 g/m^2). Par des simulations, il a été possible de montrer que sans l'apport des mérous, le stock de proie diminuait considérablement au bout de 75 jours puisque la quantité de proie n'est pas suffisante pour combler les besoins des requins. En revanche, l'apport de biomasse des mérous pendant les mois de juin et juillet permet de retarder cette disparition en proies de plus de 30 jours (Figure 13B).

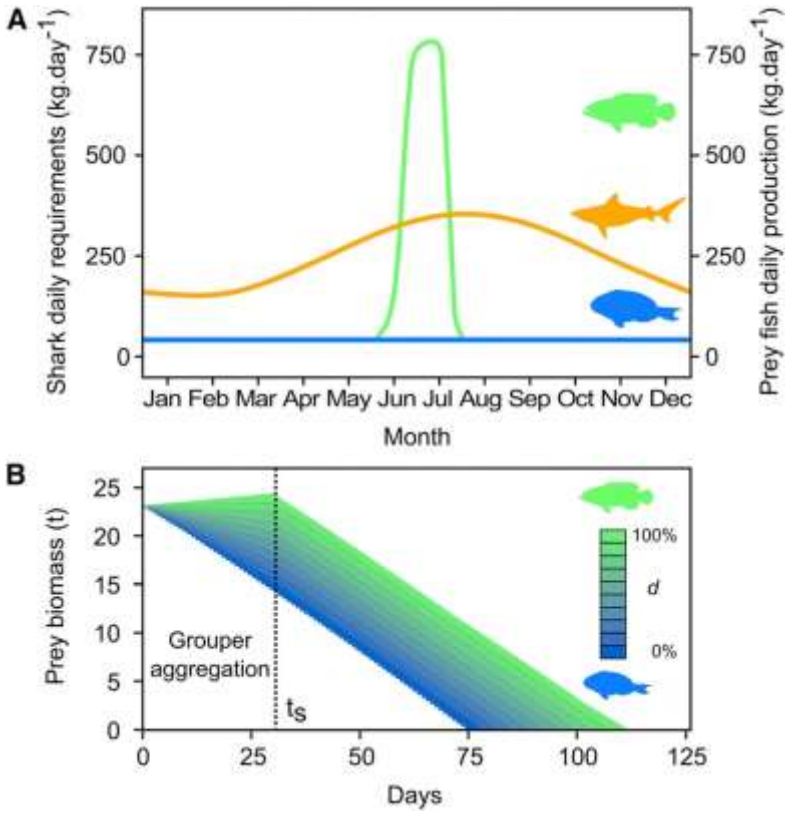


Figure 13: Dynamique temporelle de la biomasse des proies en fonction des besoins énergétiques journaliers des requins. (A) Les besoins journaliers des requins (courbe orange) fluctuent dans l'année sur la base de l'abondance des requins et sont supérieurs aux prédictions de production

de la communauté de poissons dans la passe (courbe bleue). En juin et juillet, l'agrégation de ponte des mérous apporte un supplément de 775 kg de poisson par jour (courbe verte) comblant ainsi les manques des requins. (B) La biomasse des proies diminue rapidement en fonction de la proportion de mérous dans le menu des requins (d). Si le régime alimentaire ne comprend pas de mérou (bleu : d=0), alors plus de proie n'est disponible après 77 jours. Cette disparition est retardée à 114 jours si le menu est constitué de 100% à mérous (vert : d=1).

Ce délai permet aux requins de survivre jusqu'à l'arrivée de nouveaux apports en proies tels que d'autres agrégations de ponte comme celle des chirurgiens qui a lieu deux fois par mois aux pleines lunes et nouvelles lunes (Figure 14).

Figure 14: Requins gris chassant dans une agrégation de ponte de chirurgiens bagnards.

Le coût énergétique de la chasse à l'extérieur de la passe est élevé et le succès de prédation est faible. Les requins dans la passe utilisent les agrégations de ponte des poissons comme des sources extérieures d'énergie pour réduire la nécessité d'entreprendre des excursions de recherche de nourriture coûteuses en dehors de la passe, leur permettant d'allouer l'énergie économisée à d'autres activités. C'est un nouveau mécanisme par lequel les plus grandes classes de tailles peuvent échapper à la « tyrannie du manque d'énergie disponible ». Trebilco et al. ont présentés deux mécanismes par lesquels les requins peuvent échapper au manque d'énergie : les plus grands prédateurs (1) se nourrissent sur des échelles spatiales suffisamment grandes pour cibler le haut des multiples chaines alimentaires situés sur des pyramides locales discrètes (c'est à dire en se nourrissant à l'extérieur de la passe, ce qui est rarement le cas à Fakarava) ou (2) de se nourrir à la base de pyramides dispersées et variables saisonnièrement (comme c'est le cas du requin baleine mais pas du requin gris). Le comportement des requins de la passe sud de Fakarava indique que la

base et le milieu de la pyramide de biomasse locale vient directement aux requins en concentrant de l'énergie venant de diverses pyramides trophiques reparties sur l'atoll. Plutôt que de dépenser de l'énergie inutilement à rechercher de la nourriture, les requins de Fakarava ont développé une nouvelle stratégie en optant pour la livraison à domicile (Figure 15).

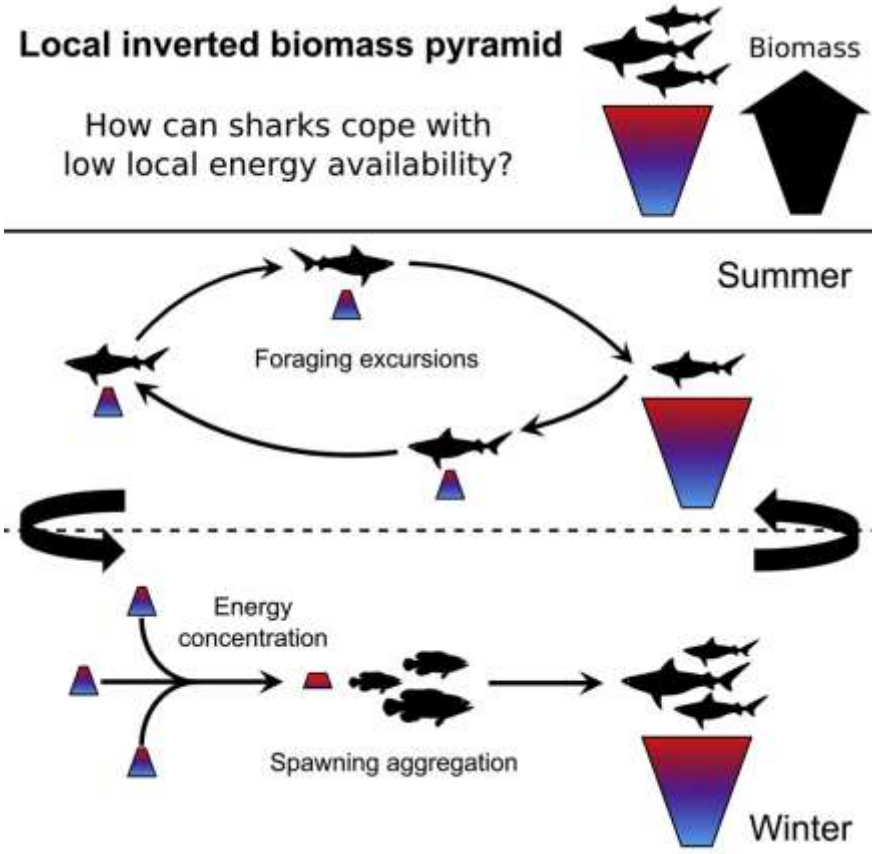


Figure 15: Schéma récapitulatif expliquant le rôle des agrégations de ponte de mérous dans le maintien des populations de requins en agrégeant de l'énergie venant de l'extérieur et en la livrant aux requin lors des périodes de ponte (Mourier et al. 2016).

Les agrégations de ponte de poisson sont reconnues comme étant la cible occasionnelle des requins. Cependant les travaux menés à Fakarava démontrent l'importance primordiale des agrégations de pontes dans le maintien de grandes populations de requins et des pyramides trophiques inversées en comblant le manque de nourriture locale. De plus, alors que les agrégations de pontes ont largement été surexploitées dans de nombreux récifs menant même parfois à leur disparition, ces résultats démontrent que la surexploitation de ces agrégations de ponte peut fondamentalement altérer l'équilibre naturel prédateur-proie, limitant les options d'acquisition de nourriture des requins de récif. La conséquence est que les requins peuvent ainsi être forcés d'effectuer des excursions coûteuses en énergie pour subvenir à leurs besoins. La protection des agrégations de ponte de poissons peut non seulement contribuer à conserver une meilleure ressource pour l'exploitation humaine mais aussi d'assurer un maintien d'agrégations de requins. Une protection des requins ne sera ainsi efficace que si elle se fait conjointement avec la préservation des agréations de ponte de poisson.

Régime alimentaire et rôle trophique des requins

Les analyses des vidéos enregistrées lors des plongées nocturnes ont permis d'étudier le régime alimentaire des requins gris. Ces observations de prédations naturelles ont permis d'identifier et répertorier les proies entrant dans le régime alimentaire des requins gris. La plupart des études antérieures se sont basées sur des échantillons de contenus stomacaux. Cependant, la plupart des contenus stomacaux sont vides dans 70% des cas. Le peu de contenus stomacaux exploitable a révélé la présence de poissons herbivores tels que des poissons perroquets ou des chirurgiens, de petits poissons pélagiques planctonivores tels que des fusiliers et de petits mesoprédateurs tels que des labres. Cependant ces études ont révélé l'absences de poissons piscivores de grande taille.

Les analyses issues des observations de prédation naturelles des requins gris de Fakarava ont permis de considérablement revoir l'étendue du régime alimentaire des requins gris et leur rôle trophique. Ainsi, l'analyse de plus de 300 séquences de prédation a non seulement révélé que les requins gris se nourrissait de plus d'une trentaine d'espèces proies et ont ciblé près d'une cinquantaine d'espèces (Figure 16, Tableau 2). Il faut noter que les courbes n'atteignent pas une saturation ce qui signifie qu'en augmentant le nombre d'observations il est fort probable que le nombre de d'espèces soit encore plus important.

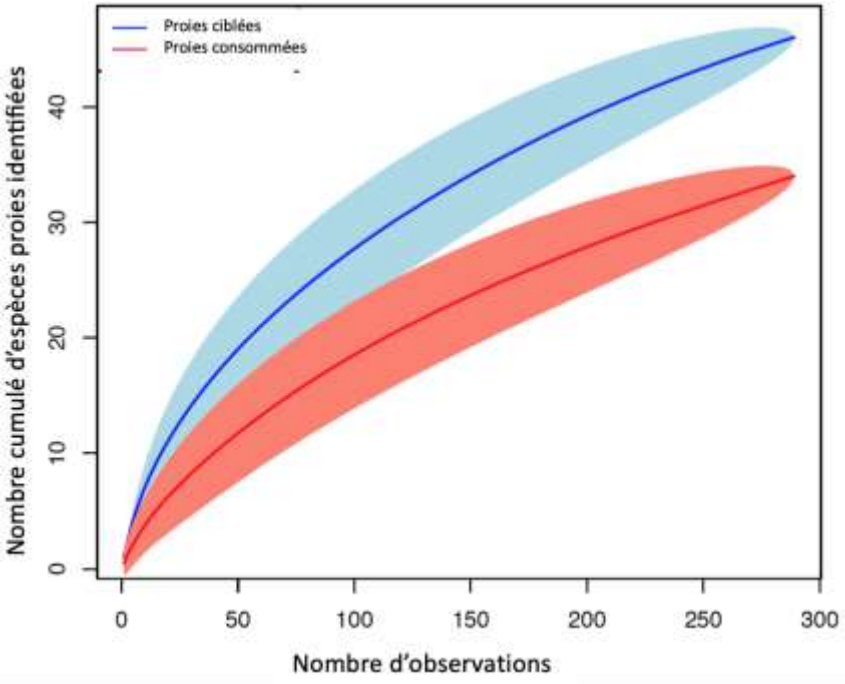


Figure 16: Nombre cumulé d'espèces de proies identifiées comme étant consommées (courbe rouge) ou ciblées (courbe bleue) après observation des scènes de prédations filmées pendant les expéditions.

Contrairement aux études antérieures, les travaux menés à Fakarava ont permis de montrer que l'alimentation des requins gris était très diverse (Tableau 2), constituée à la fois de poissons de petite taille et de bas niveau trophique, mais aussi de poissons de grande taille de niveau trophique élevé, voir même considéré jusqu'à présent comme égal à celui des requins gris (Figure 17). En

effet, les requins gris sont capables de s'attaquer à des proies de près d'un tiers de leur taille tels que les mérous (~50 cm) mais aussi des proies même plus grandes telles que de grosses murènes (>150 cm).

Tableau 2: Liste des proies ciblées par les requins gris

Proie		Ciblé	Consommé	Niveau trophique (Fishbase)
Acanthurus achilles	Chirurgien d'Achille	x	x	2
Acanthurus nigricans	Chirurgien à joues blanches	x	x	2
Acanthurus triostegus	Chirurgien bagnard		x	2
Acanthurus xanthopterus	Chirurgien à nageoires jaunes		x	2.9
Arothron stellatus	Poisson ballon étoilé		x	3.7
Aulostomus chinensis	Poisson trompette		x	4.2
Bothus mancus	Turbot tropical		x	4.4
Chaetodon auriga	Poisson-papillon cocher	x		
Chaetodon bennetti	Poisson-papillon de Bennett	x	x	
Chaetodon lunula	Poisson-papillon raton laveur		x	3.4
Chaetodon reticulatus	Poisson-papillon réticulé	x	x	2.6
Chaetodon trifascialis	Poisson-papillon à chevrons	x		
Chaetodon ulietensis	Poisson-papillon d'Ulietéa	x	x	2.7
Chlorurus microrhinos	Perroquet à bosse	x	x	
Epibulus insidiator	Labre à long museau		x	4
Epinephelus polyphekadion	Loche marbrée		x	4
Euthynnus affinis	Bonite à dos rayé	x		4.5
Fistularia commersonii	Poisson-flûte	x		
Gnathodentex aureolineatus	Empereur strié		x	3.3
Gymnothorax javanicus	Murène javanaise		x	3.9
Hemiramphus depauperatus	Demi-bec polynésien		x	3.4
Heniochus acuminatus	Poisson-cocher commun		x	3.5
Heniochus chrysostomus	Poisson-cocher du Pacifique		x	3.8
Heniochus monoceros	Poisson-cocher masqué	x		3.5
Heteropriacanthus cruentatus	Priacanthe		x	
Kyphosus vaigiensis	Saupe cuivrée		x	2
Lethrinus atkinsoni	Bec de canne / Tamure		x	3.8
Lutjanus gibbus	Perche pagaye		x	4.1
Lutjanus kasmira	Perche à raies bleues	x		4
Lutjanus monostigma	Perche à tache noire		x	4.3
Monotaxis grandoculis	Daurade tropicale	x	x	3.2
Mulloidichthys vanicolensis	Surmulet à nageoires jaunes	x		
Myripristis amaena	Myripristis aux gros yeux	x		
Myripristis berndti	Myripristis de Berndt's	x	x	3.7
Myripristis violacea	Myripristis violacé	x		3.5
Naso annulatus	Nason à rostre long		x	2
Naso brevirostris	Nason à rostre court		x	2.2
Naso lituratus	Nason à éperons orange		x	2.3
Neoniphon argenteus	Poisson-écureuil argenté	x		
Neoniphon opercularis	Poisson-écureuil à nageoire noire		x	
Platybelone argalus platyura	Aiguillette		x	
Plectropomus laevis	Loche saumonée		x	4.1
Pomacanthus imperator	Poisson-ange empereur		x	2.7
Priacanthus hamrur	Priacanthe hamrur		x	3.6
Pterocaesio tile	Fusilier tricolore		x	3.3

Sargocentron caudimaculatum	Poisson écureuil à queue blanche	x	x	
Sargocentron spiniferum	Soldat armé		x	3.2
Sargocentron diadema	Soldat rayé		x	3.4
Sargocentron tiere	Poisson-écureuil tahitien		x	
Variola louti	Loche caméléon		x	4.3
Zanclus cornutus	Zancle		x	2.9

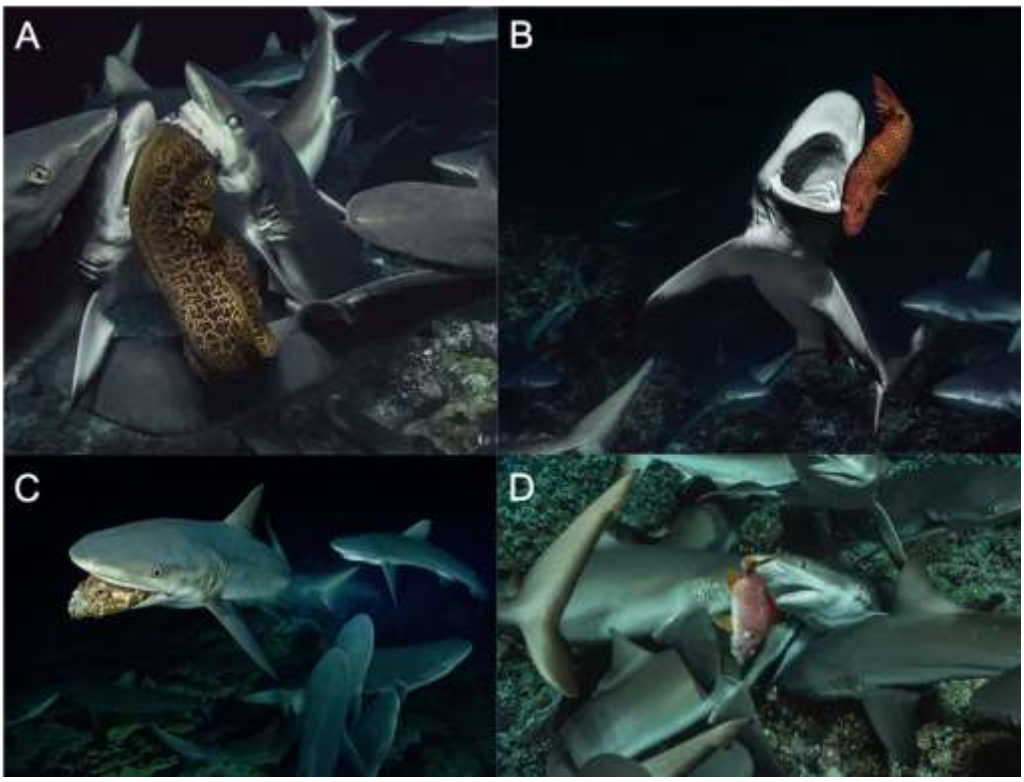


Figure 17: Proies de grande taille ciblées par les requins gris avec (A) une grande murène javanaise estimée à plus de 120 cm, (B) une loche saumonée d'environ 50 cm, (C) une loche marbrée loche d'environ 50 cm, et (D) un soldat armé d'environ 50 cm.

L'analyse des séquences vidéo de chasse ont permis aussi de déterminer le succès de prédation des chasses des requins gris, ce qui n'a jamais été fait auparavant. Toutes espèces confondues, le succès de prédation a été estime à 34%, ce qui signifie qu'en moyenne, les requins arrivent à capturer 1 proie en 3 tentatives. En revanche, certaines espèces sont plus vulnérables à la prédation que d'autres. Les nasons sont particulièrement vulnérables ou plus ciblés puisqu'ils représentent 34% des proies consommées, les mérous représentant 20% alors que d'autres espèces comme les fusiliers ne représentent que 2% des espèces (Tableau 3). Les mérous sont les plus ciblés avec 25% des tentatives suivis des nasons avec 20%. Cependant lorsque l'on regarde la probabilité de capture, les Myripristis, nasons et demi-bec polynésiens ont plus de 50% de chance de se faire capturer alors que les mérous et chirurgiens ont moins de 25% de chance d'être consommes et les fusiliers que 2% (Tableau 3). Ainsi certaines espèces ont des stratégies d'évitement plus efficaces que d'autres face aux attaques des requins.

Les observations issues de la caméra acoustique BlueView permettent de montrer que la présence des plongeurs et notamment de leur éclairage pourrait influencer le comportement des requins. En effet, le passage des plongeurs dans le champ de la caméra augmente la densité de requins qui les suivent et provoque la disparition des proies qui étaient visible à l'image et qui se réfugient sous les coraux lorsque les requins arrivent. Cependant, les émetteurs acoustiques montrent qu'une fois les expéditions terminées, les requins ne montrent pas une perte d'activité et que leur activité est accrue en période de pleine lune, suggérant que la présence des plongeurs n'influence pas l'intensité de la chasse mais peuvent favoriser localement la densité de requins en chasse par leurs éclairages en recréant des conditions de pleine lune.

Tableau 3: Statistiques de prédation sur certaines espèces de proies

Espèces	Proportion des proies (Nombre d'individus de l'espèce consommée / ensemble des proies)	Proportion de tentatives (Nombre de tentatives/Nombre de chasses)	Probabilité de capture (Nombre de captures/Nombre de tentatives)
Naso brevirostris	34%	20%	54%
Epinephelus polyphekadion	20%	25%	25%
Acanthurus xanthopterus	6%	11%	17%
Myripristis berndti	5%	8%	66%
Hemiramphus deparperatus	6%	5%	56%
Pterocaesio tile	2%	5%	6%

Alors que les requins gris ne sont pas des prédateurs au sommet de la chaine alimentaire puisqu'ils restent la proie potentiels d'autres grands prédateurs tels que le requin marteau ou requin tigre (Figure 18) qui sont en mouvements et exercent des pressions de prédation plutôt courte dans le temps, les requins gris semblent exercer des pressions de prédations diffuses mais durables sur les écosystèmes coralliens en chassant d'autres prédateurs qui étaient considérés comme de niveau trophique similaires. Le rôle dans les récifs coralliens est certainement donc sous-estimé.

Figure 18: Grand requin marteau (Sphyrna mokarran) ayant prédaté un requin gris de récif sur l'atoll de Fakarava (Photo : Ludovic Jego ; Mourier *et al.* 2013*).*

Dynamique socio-spatiale des requins

Les émetteurs acoustiques déployés au sein des 38 requins gris ont permis de recueillir près de 2 millions de détections (de positions) par les 25 stations d'écoutes déployées dans la passe sur une durée d'un an de juin 2017 à juin 2018.

La première information importante qui ressort de cette année de suivi est que 90% des requins sont restés de manière résidente sur la passe durant toute l'année, n'effectuant que de courtes excursions marquées par des absences de courte durée (Figure 19). En effet, seuls 4 requins sur 38 ont à un moment donné quitte la passe de manière définitive, n'étant pas revenu avant la fin de la période d'étude. Au total, 87% des requins marqués ont été présent sur la passe plus de 80% des jours de la période d'étude, 76% ont été captés sur plus de 95% des jours et seulement 7% ont été captés moins de 15% du temps. Ces résultats montrent une extrême résidence des requins gris et un fort attachement à cette passe. Cette information est donc très importante car la passe est donc un habitat primordial pour leur survie sachant que les requins passent une grande partie de leur temps sur cet espace restreint de 17 hectares. Ces résultats confirment aussi qu'une telle densité de requins peut se maintenir sur un espace restreint (Mourier *et al.* 2016). La passe servant à la fois de zone de repos et de zone de nourrissage pour cette population de requins, elle est une zone d'intérêt majeur en termes de conservation.

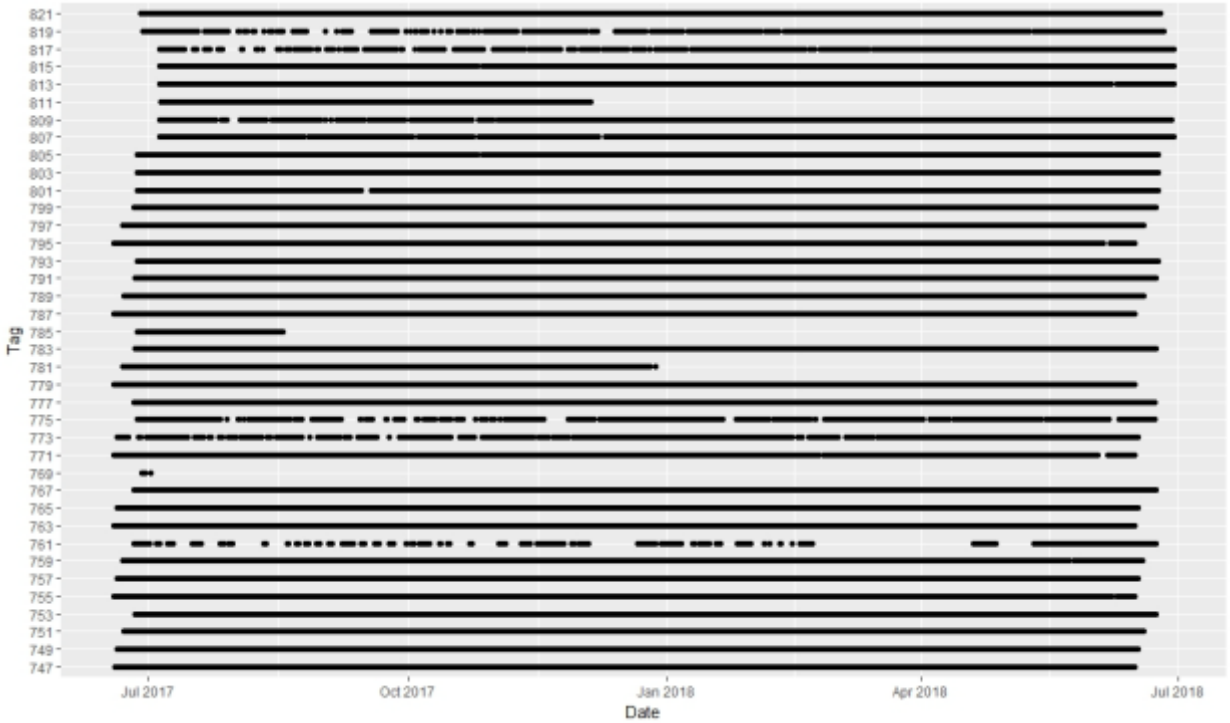


Figure 19: Présence dans la passe (détectés sur au moins un des récepteurs de la passe) des requins marqués. Chaque point représente une présence journalière.

Cependant, certains requins s'autorisent des excursions en pleine mer en dehors de la passe. C'est le cas notamment de deux individus équipés de caméras embarquées et leurs capteurs qui se sont détachés en pleine mer à près de 25 kilomètres de la passe (Figure 20). Au-delà de la distance parcourus, ces informations nous montrent aussi que cette espèce est capable de plonger à des profondeurs atteignant 150 mètres.

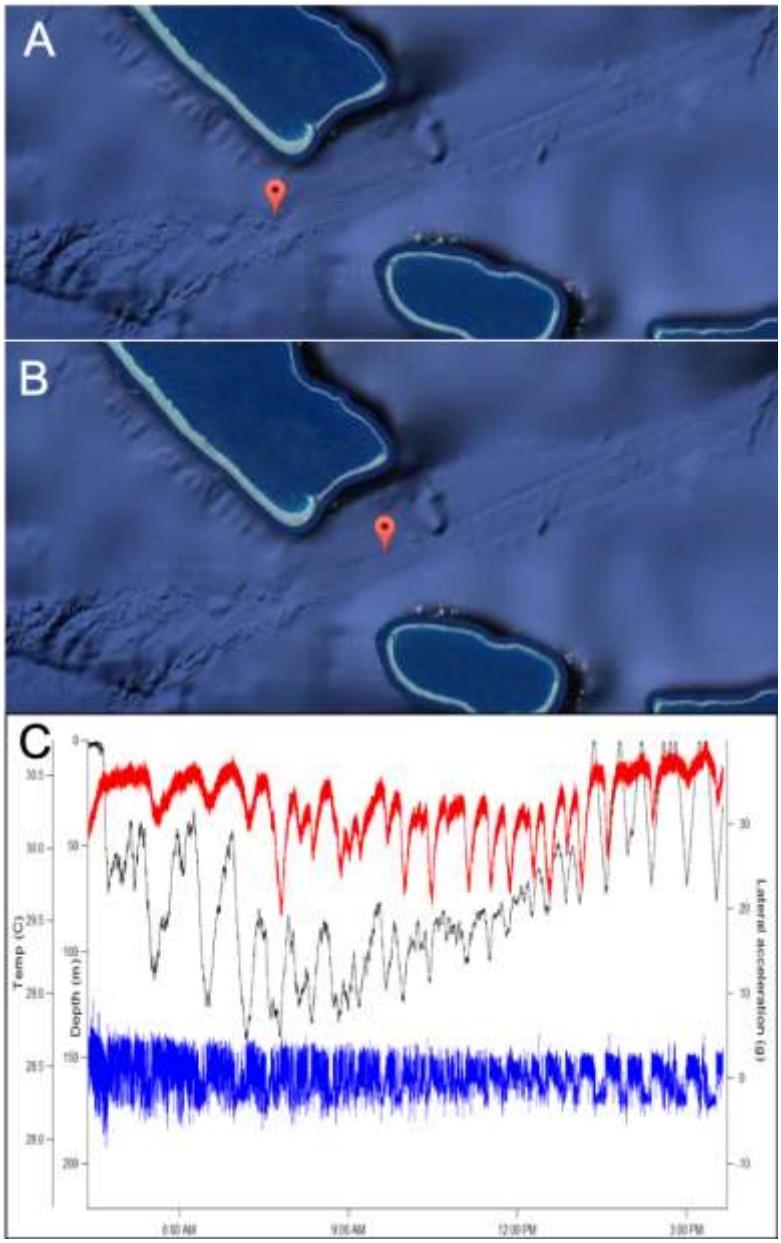


Figure 20: Deux requins équipés de caméras embarquées ont quitté la passe et effectués des excursions ou migrations en pleine mer (A et B), la caméra ayant fait surface dans les deux cas à environ 25km de la passe. Le profil de plongée (C) du deuxième requin (B) montre que celui-ci a effectué un comportement de « yoyo », plongeant jusqu'à 150 m de profondeur (courbe noire). Il semble que lorsqu'il plonge il se laisse planer en coulant comme indiqué par une faible accélération (courbe bleue) et lorsqu'il remonte vers la surface cette phase est dynamique puisque les fréquences de battement de queue s'accélèrent.

Si des analyses détaillées sont en court pour identifier et comprendre les patrons de préférence individuelle dans leur utilisation spatiale de la passe, il apparaît que tous les individus n'utilisent pas la passe de la même manière (Figure 21). Certains ont tendance à ne se déplacer que sur une

zone restreinte spécifique de la passe (par exemple : entrée, centre ou canyon) alors que d'autres individus préfèrent utiliser presque la totalité de l'espace offert par la passe.

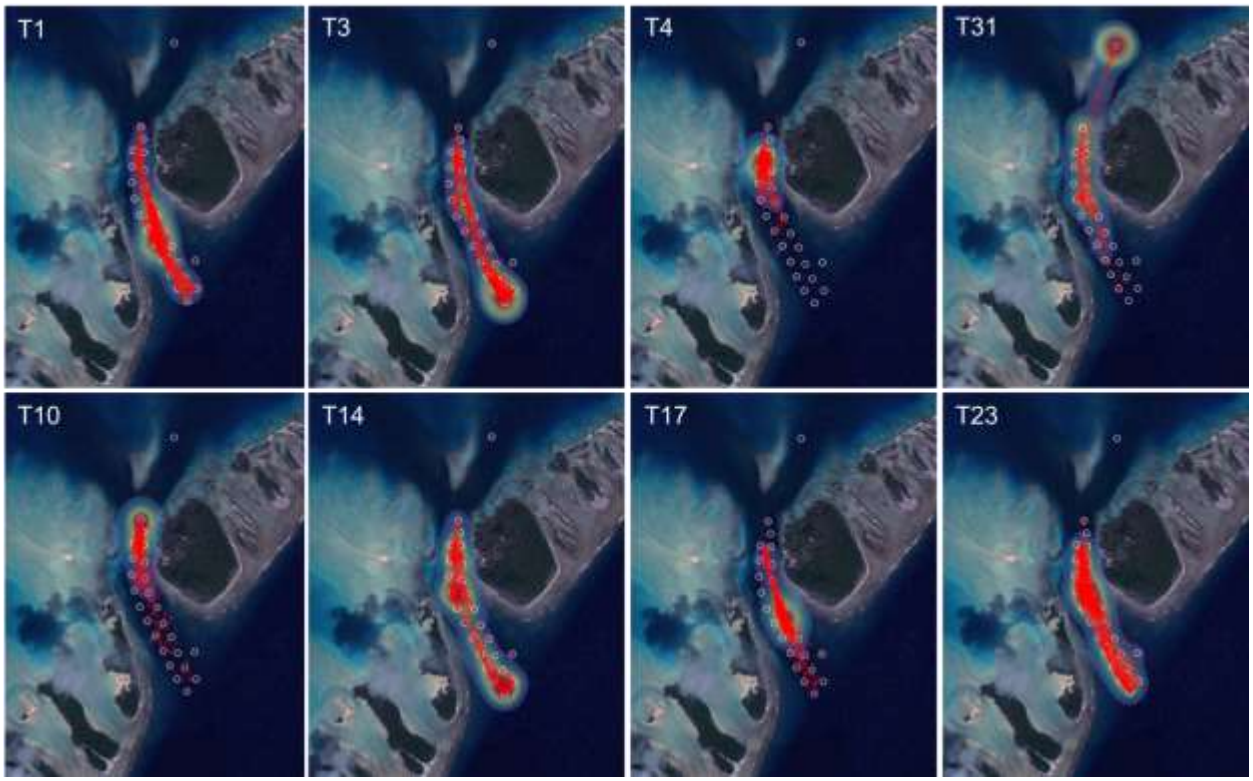


Figure 21: Patron d'utilisation spatiale (KUD : kernel utilization density) de huit requins équipés d'émetteurs dans la passe illustrant la variabilité interindividuelle des comportements et préférences spatiales au sein de la population. Les points rouges représentent les positions des émissions et les halos de couleurs virent vers le rouge lorsque l'utilisation de cette zone est importante.

Les émetteurs insérés dans l'abdomen des requins permettent non seulement de renseigner sur le déplacement des requins mais ils révèlent aussi leur activité en mesurant l'accélération moyenne de ceux-ci lors qu'ils se déplacent. L'utilisation de l'accélération moyenne a permis de montrer que l'activité des requins augmentait considérablement la nuit (Figure 22) confirmant le fait que la journée correspond à une phase de repos chez le requin gris et que la nuit correspond à une phase active de chasse. De plus il semble que lors de la phase nocturne active, l'activité de chasse se concentre sur certaines zones de la passe, notamment à l'entrée de passe, sur la zone proche du lagon et dans le canyon au centre de la passe (Figure 22). De plus, l'analyse de l'accélération a aussi révélé que le niveau d'activité des requins était corrélé aux phases lunaires, avec une hausse d'activité lors des phases de pleine lune (Figure 23), suggérant que les requins peuvent se servir de l'accroissement de l'intensité lumineuse liée à la pleine lune pour augmenter leur efficacité de chasse et leur succès de prédation. Enfin, les profils individuels d'activité des requins ont montré que les individus montraient des pics d'activités et qu'un fort niveau d'activité n'était pas forcement maintenu chaque nuit (Figure 24). Ceci suggére qu'ils ne chassent pas systématiquement chaque nuit et qu'ils peuvent observer des pauses dans leur chasse afin de gérer

leurs dépenses énergétiques liées à des chasses couteuses en énergie. Ces pauses peuvent notamment avoir lieu lorsque ceux-ci ont consommé une proie la nuit précédente qui les a rassasiés.

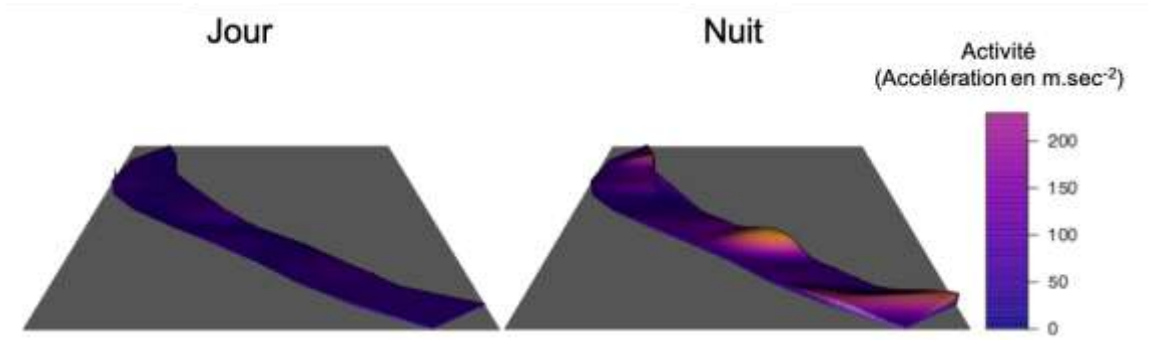


Figure 22: Spatialisation du niveau d'activité des requins dans la passe mesurée par l'accélération moyenne enregistrée par les émetteurs lors des phases diurne et nocturne. Sur cette représentation en 3 dimensions, le lagon est situé vers le haut et l'océan vers le bas.

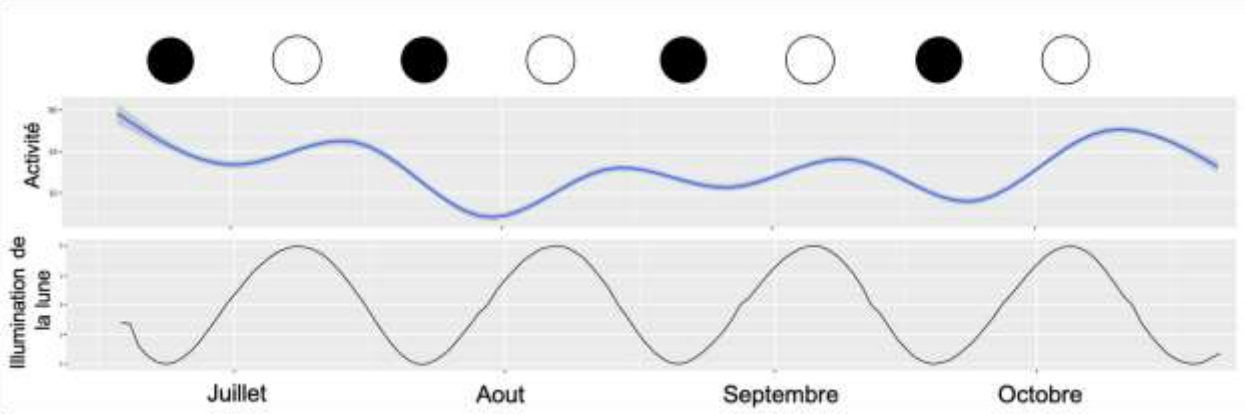


Figure 23: Variation du niveau d'activité en fonction de la phase lunaire et de l'intensité lumineuse de la lune (cercle noire=nouvelle lune, cercle blanc=pleine lune).

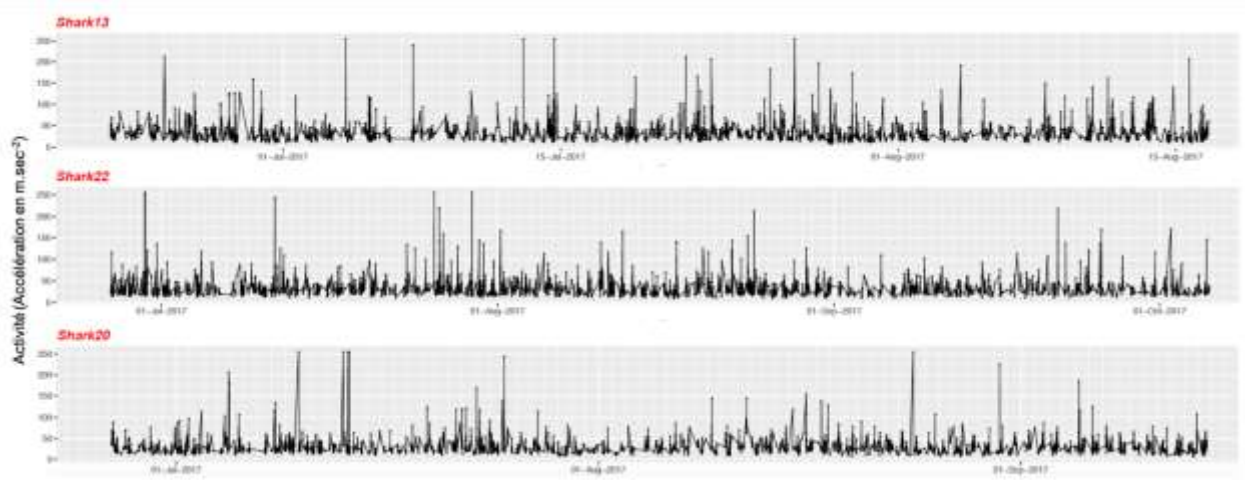


Figure 24: Profils individuels d'activité de trois requins au cours du temps.

Ces préférences spatiales peuvent aussi masquer l'émergence d'associations préférentielles entre requins et la formation de groupes sociaux qui peuvent s'avérer peu difficiles à mettre en évidence dans une agrégation constituée de plusieurs centaines d'individus. Les requins n'ont pas le même comportement entre les périodes diurnes et nocturnes. Il semble que les requins se rassemblent en grands bancs polarisés dans les veines de courant de la passe pour se reposer durant la journée. En revanche, ils se mettent à chasser de manière collective la nuit (Figure 25). Alors que ces groupes nocturnes semblent plus désordonnés, il pourrait cependant cacher des sous-groupes de chasse plus stables. Ainsi, les données de suivi des requins par télémétrie acoustique vont permettre de suivre les individus et donc les associations potentielles pouvant se former entre eux.

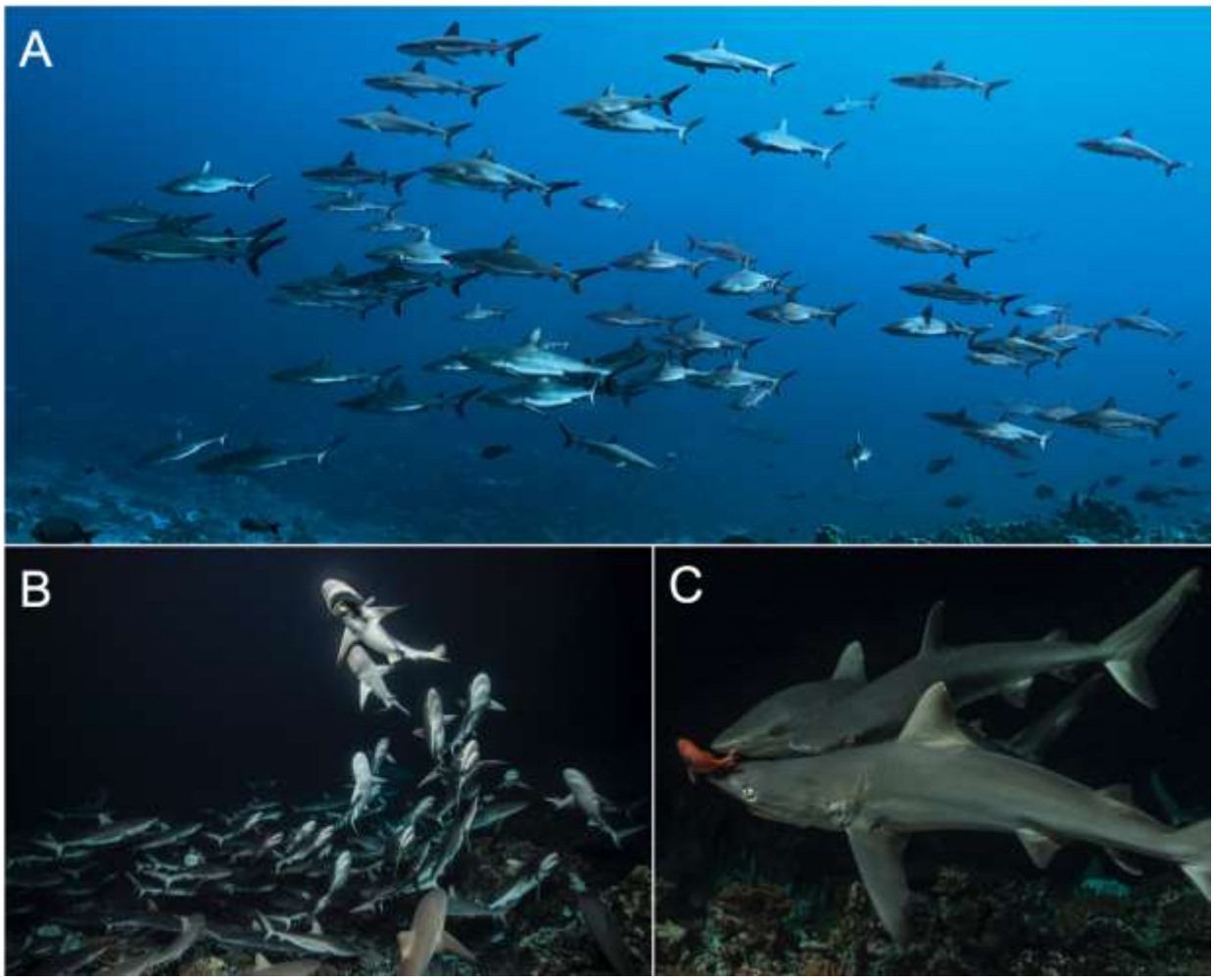


Figure 25: (A) La journée, les requins gris forment des bancs polarisés en phase de repos dans le courant. (B) La nuit, ils chassent en grands groupes qui semblent moins structurés mais (C) qui peuvent cacher des sous-groupes plus organisés.

Des analyses préliminaires des données sur six jours ont permis de montrer que le jour, la majorité des individus semblent former des associations avec la plupart des individus présents dans les rassemblements de repos, mais certainement de manière aléatoire (Figure 26). En revanche, de nuit le nombre d'associations diminuent drastiquement mais celles-ci semblent fortes (Figure 26) ce qui suggère que de petits groupes de chasse se forment et perdurent dans la durée de la nuit. On observe cependant que ces associations ne sont pas les mêmes d'une nuit sur l'autre.

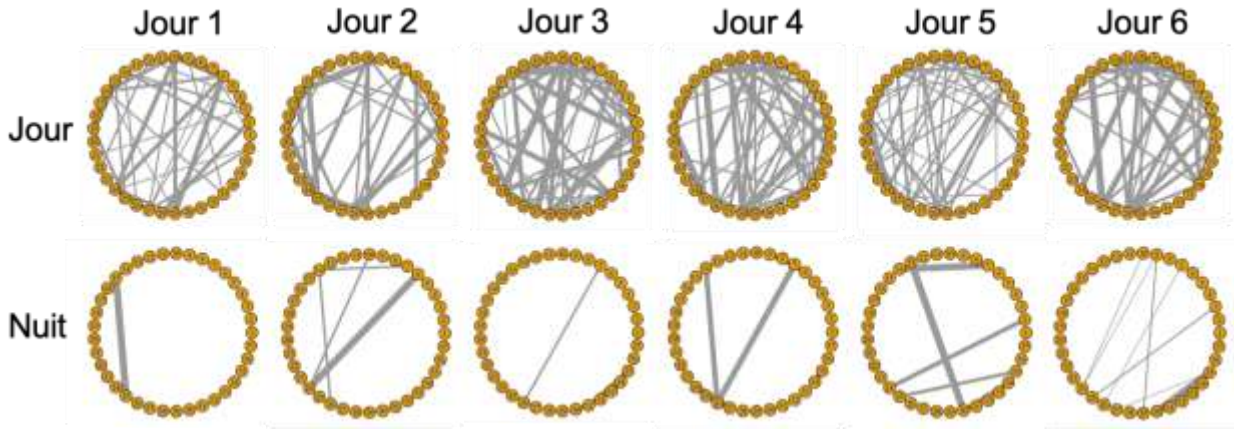


Figure 26: Associations entre les 38 requins marqués durant six jours en fonction des périodes de repos le jour et des phases de chasse la nuit. Chaque cercle représente un requin, les liens représentent une association et leur épaisseur correspond à la proportion de temps passé ensemble.

Il semble ainsi que les requins se rassemblent de jour pour optimiser leur dépenses énergétiques (voir plus bas) certainement de manière un peu aléatoire, s'associant avec de nombreux congénères. La nuit, ces grands rassemblements se scindent en sous-groupes dont les associations vont perdurer la majorité de la nuit pour chasser. La nuit terminée, les requins rejoignent leur rassemblement de repos et la nuit suivante de nouveaux sous-groupes se forment n'étant pas nécessairement les mêmes que la nuit précédente. L'analyse complète du jeu de données sur un an complet et la succession des phases diurnes et nocturnes permettront de mieux comprendre les mécanismes qui expliquent ces formations de groupes (voir les *Perspectives* plus bas).

Origine des « murs » de requins dans les veines de courant

L'observation de formations de grands bancs évoluant de manière polarisée (Figure 27), les uns derrières les autres face au courant, appelées aussi « mur de requins », s'observe pendant la journée dans la plupart des grandes passes de Polynésie, dont celle de Fakarava. Ces formations semblent ressembler aux formations en « V » des vols d'oiseaux lors de leurs migrations, avec des individus qui changent régulièrement de position, passant de l'avant à l'arrière du banc. Comme pour les oiseaux, il est fortement possible que ces formations leur procurent un avantage hydrodynamique leur permettant, lors de ces phases de repos la journée, de minimiser leurs dépenses d'énergie.

L’équipe a donc chercher à tester cette hypothèse afin de déterminer et comprendre la formation de ces grands rassemblements.

Figure 27: Le « mur de requins », formation de plusieurs dizaines de requins qui se placent face au courant lorsque celui-ci est assez fort.

L’analyse de vidéos de ces formations, prises de manière statique, a permis dans un premier temps de mettre en évidence le fait que les requins positionnés à l’avant du banc avaient des fréquences de mouvements de nageoire caudale plus élevés que ceux qui se trouvaient à l’arrière du banc. Ce résultat semble confirmer l’hypothèse selon laquelle les requins formeraient ces rassemblements polarisés dans le but de se reposer en utilisant les propriétés hydrodynamiques de ces formations afin de minimiser leurs dépenses énergétiques.

Pour confirmer ce résultat, les données des caméras embarquées sur les requins ont été analysées afin de rendre compte des données d’accélération et notamment de fréquence d’ondulation du corps et de la nageoire caudale. Ces données ont pu non seulement confirmer que les requins à l’avant du banc dépensaient plus d’énergie que ceux positionnés en queue de peloton, mais aussi que l’énergie dépensée semblait plus importante en courant sortant qui est plus fort et plus turbulent que le courant rentrant. De plus il semblerait que les requins seraient moins profonds lors du courant sortant.

Afin de confirmer ces différences entre les deux régimes de courants, les données de télémétrie acoustiques ont été analysées pendant 3 mois correspondant au déploiement des caméras embarquées et de l’enregistrement des images, afin de ne pas faire intervenir de biais lié à la saison. Ainsi, l’étude de l’ensemble des requins équipés de marque acoustique a permis de confirmer cette

tendance avec des requins qui utilisent la partie interne et la plus étroite du chenal pendant le courant rentrant, cherchant certainement l'endroit où le courant s'accélère, mais semblent reculer en milieu de passe où le chenal s'élargit et donc où le courant devrait ralentir en courant sortant afin d'éviter une dépense d'énergie trop forte due à la force de ce courant (Figure 28).

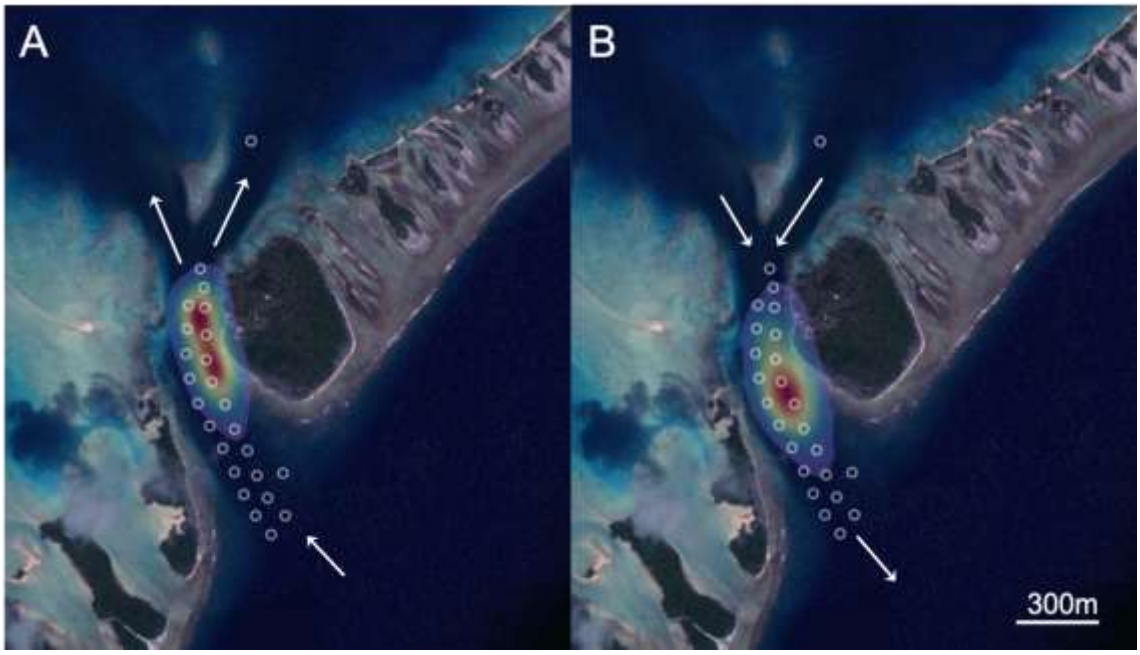


Figure 28: Différences d'utilisations spatiales préférentielles des requins selon le courant : (A) courant rentrant et (B) courant sortant. Les cercles représentent les récepteurs et les halos de couleur représentent les aires utilisées par les requins, le rouge correspondant à 95% des positions enregistrées. Cet exemple illustre le positionnement des requins durant les mois d'avril à juin 2018.

Les capteurs de pression et d'accélération des émetteurs ont permis aussi de démontrer que les requins dépensaient globalement plus d'énergie en courant sortant et semblent rechercher des zones moins profondes sur les bordures de la passe, là où le courant devrait ralentir (Figure 29).

Figure 29: Distribution de l'activité mesurée par l'accélération (A) et de la profondeur (B) des requins en fonction de la direction du courant dans la passe. A noter que ces données sont restreintes à la journée afin de ne pas confondre ces données de phase de repos avec les données de périodes de chasse.

Écologie acoustique des poissons de la passe

Un total de 11 524 sons de poissons a été enregistré en juin et regroupé en 29 types de sons (Figure 30). Chaque type peut représenter soit une espèce soit un groupe d'espèces comme une famille. Deux familles ont été identifiées : les Holocentridés et les Pomacentridés.

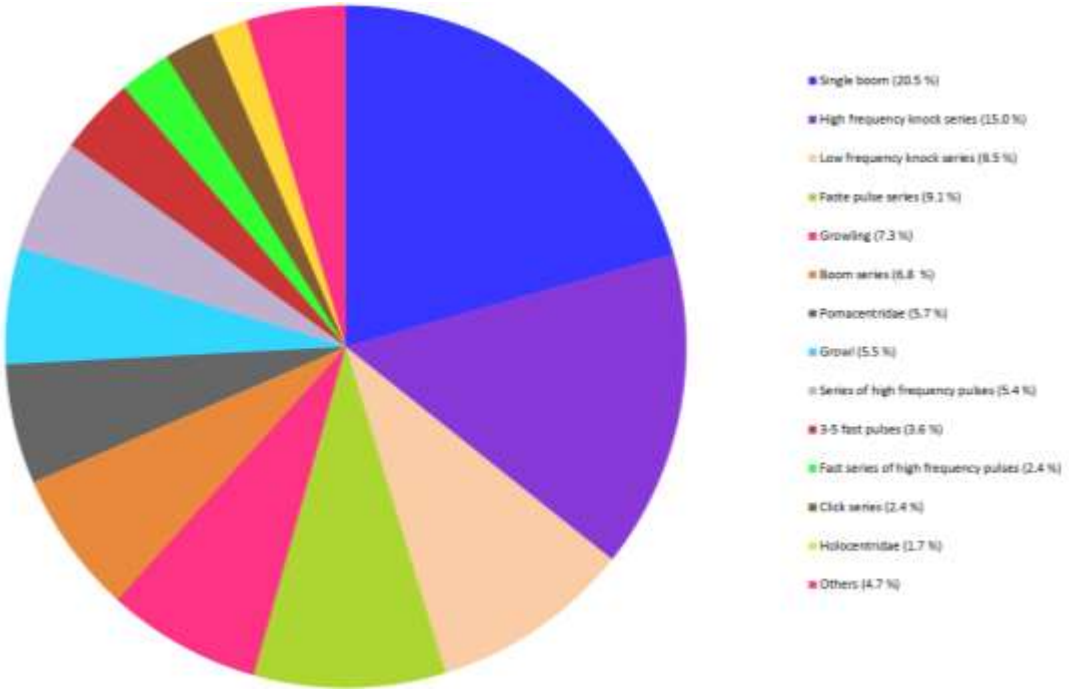


Figure 30: Répartition de la proportion de types de sons de poissons enregistrés en juin 2017.

Les Pomacentridés et les séries de « clicks » ont révélé une tendance diurne claire dans la production de son (Figure 31A,B) alors que les séries de "knocks" de haute fréquence et les séries de hautes fréquences rapides ont montré une tendance nocturne (Figure 31C,D). Il semble aussi que les séries de "clicks" (Figure 31B) et les séquences rapides de hautes fréquences (Figure 31D) suivent un cycle en relation avec celui de la lune, avec une augmentation de son après la pleine lune pour les « clicks » et une diminution pour les hautes fréquences.

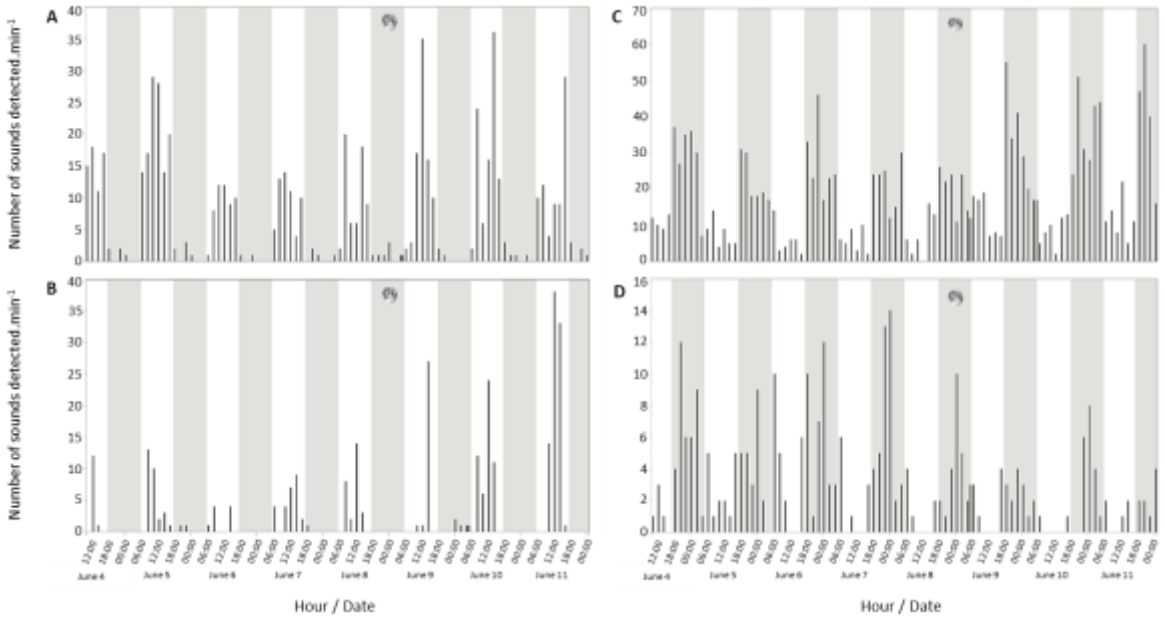


Figure 31: Types de sons qui suivent un cycle journalier. (A) Pomacentrides, (B) séries de « clicks », (C) séries de « knocks » haute fréquence et (D) séquences rapides haute fréquence.

Des sons de type « boom » montrent une production liée à la lune en juin (Figure 32A) et juillet (Figure 32B). Ces sons ont été enregistrés à partir du 4 juin mais sans aucune tendance particulière jusqu'à la nuit de la pleine lune le 9 juin où un premier pic de production de son a été observé à 5h du matin. Après une accalmie, ce même pic a repris vers midi. La même chose s'est produite le jour suivant. Puis aucun son de type « boom » n'a été enregistré juste après la deuxième ponte (Figure 32A). Ces pics correspondent aux observations effectuées par les plongeurs avec une première petite ponte le 9 juin et une ponte plus importante le 10 juin vers 5h30 du matin. Un pic similaire mais moins intense a eu lieu pendant la ponte du 9 juillet à 5h30 (Figure 34B). Un second pic plus faible suggère la présence potentielle d'une petite reproduction le 10 juillet. Les séries de « boom » ont été produites juste avant la montée des mérous dans la colonne d'eau pour lâcher leurs gamètes comme le montrent les vidéos tournées simultanément.

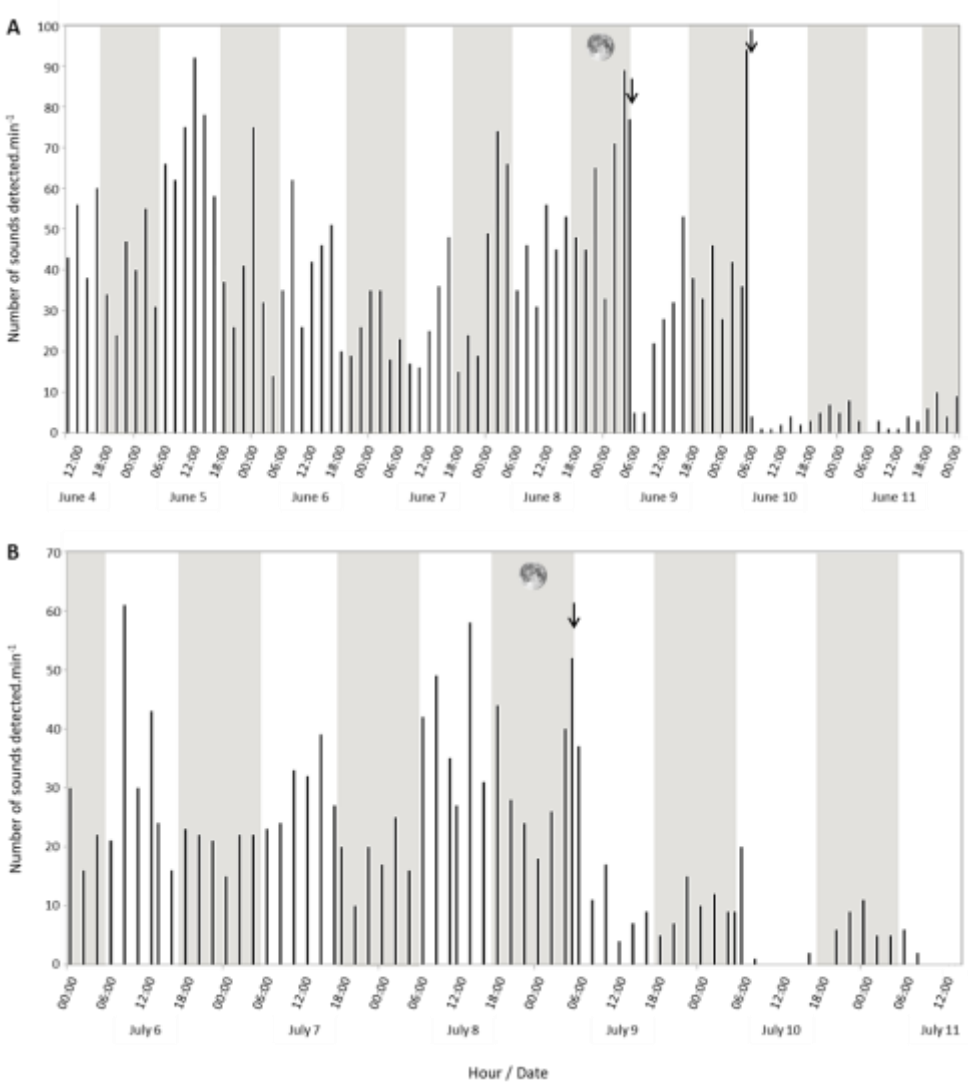


Figure 32: Occurrence des sons de type « boom » produits par les mérous pendant la période autour de la pleine lune de juin (A) et juillet (B).

PERSPECTIVES

Comprendre les mécanismes de la dynamique de formation de groupe et l'émergence du collectif

Les résultats préliminaires semblent indiquer que la formation de groupe de chasse est dynamique et que les groupes se réarrangent chaque nuit. Cependant il est possible que la répétition de certaines associations au fil des nuits puisse faire émerger des associations préférentielles chez certains individus. Il est aussi possible que ces associations se forment selon d'autres facteurs : les requins peuvent choisir leurs associés de la chasse d'un soir en fonction des associations qu'ils ont formé lors du rassemblement de repos le jour précédant la chasse ou lors d'un groupe de chasse formé la nuit précédente. Les requins peuvent aussi choisir de s'associer avec des partenaires avec lesquels les chasses précédentes ont été fructueuses ou simplement suivre des individus qui semblent très actifs et propice à augmenter leur chance de capturer une proie. Toutes ces hypothèses seront donc testées avec l'ensemble des données recueillies pendant un an.

En éthologie, une société de fission-fusion est une société dans laquelle la taille et la composition du groupe social changent à mesure que le temps passe et que les animaux se déplacent dans leur environnement; les groupes fusionnent (fusion) (pour se reposer dans un endroit pendant la journée) ou se divisent (fission) (pour se nourrir en petits groupes pendant la nuit) (Figure 33). Pour les espèces qui vivent dans des sociétés de fission-fusion, la composition de groupe est une propriété dynamique. De nombreuses espèces animales telles que les éléphants, primates, chauve-souris ou dauphins ont adopté cette dynamique et maintiennent des liens sociaux malgré la dynamique fréquente de séparation et de recombinaison de leurs groupes. Obtenir et exploiter des informations sur la dynamique des liens sociaux qui résultent du comportement de fission-fusion, et plus généralement la nature et la qualité des interactions entre les individus, est d'une grande importance pour comprendre l'évolution de la société animale.

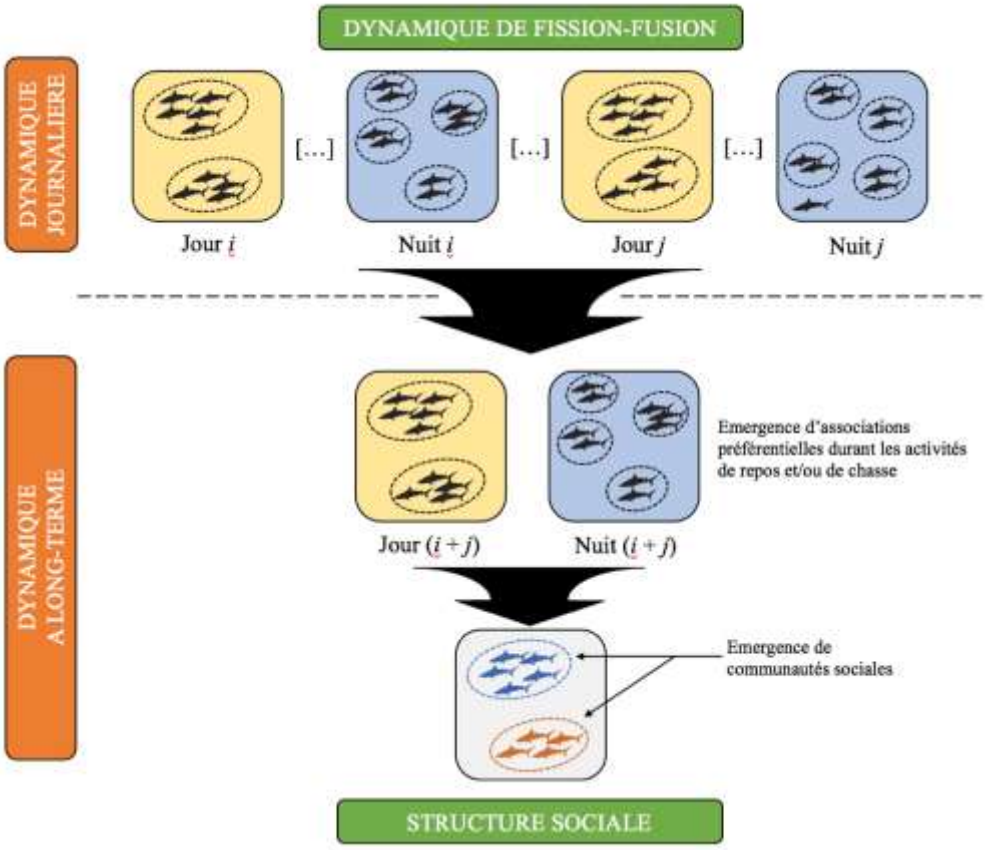


Figure 33: Schéma conceptuel de la dynamique sociale de type fission-fusion attendue chez les requins chassant en groupe. La composition des groupes change en fonction des phases diurnes et nocturnes en fonction de l'activité. Le jour les requins se rassemblent en grands bancs pour se reposer puis se séparent la nuit pour chasser en paires ou petits sous-groupes permettant de maximiser la recherche de nourriture. Une fois la nuit terminée, ils se rassemblent à nouveau. La nuit suivante ils peuvent soit reformer les mêmes partenariats que la nuit précédente soit sélectionner d'autres partenaires de chasse. Cette dynamique représente une importante quantité d'information qui est dynamique dans le temps. L'analyse des réseaux sociaux permet d'agréger cette information dynamique et de mettre en évidence la présence ou l'absence de communautés d'associations préférentielles stables lors de la journée et/ou de la nuit, voir même de manière globale.

La dynamique sociale lors de la chasse sera donc étudiée afin de déterminer les processus de fission-fusion mais aussi l'émergence potentielle d'associations préférentielles et les mécanismes menant à la formation de groupes de chasse collective permettant d'aboutir à une chasse plus efficace.

Modéliser la chasse collective et le transfert d'information en 3 dimensions

Les décisions de groupe facilitent la coordination dans les situations où les individus ont le choix entre plusieurs alternatives et sont souvent décisives pour la survie des individus et de leur groupe. La transmission sociale de l'information est vitale au sein du groupe et permet la coordination des mouvements et une réponse efficace face à une modification rapide de leur environnement, notamment dans le contexte de chasse collective. Ainsi, révéler les réseaux d'interaction sous-jacents au flux d'information au sein des groupes est un défi majeur. A partir des images recueillies par l'arche de 32 cameras pour le « bullet time shot », il sera question de mettre en évidence les règles individuelles de comportement qui sont impliquées dans la coordination de nage dans les phases de chasse collective. En étudiant la dynamique spatiale des individus d'un groupe en réponse à un stimulus alimentaire (la présence et le mouvement des proies), il sera question d'analyser la propagation de l'information au sein du groupe et de déterminer quelles règles individuelles permettent une meilleure efficacité dans la recherche et l'acquisition de nourriture. Pour ceci, une approche de modélisation 3D du comportement de chasse enregistré en conditions naturelles par l'arche sera réalisée en permettant de disséquer l'action sous différents angles étape par étape afin de recréer en 3 dimensions les positions des requins et leur dynamique temporelle (Figure 34) ainsi que d'effectuer différentes mesures.

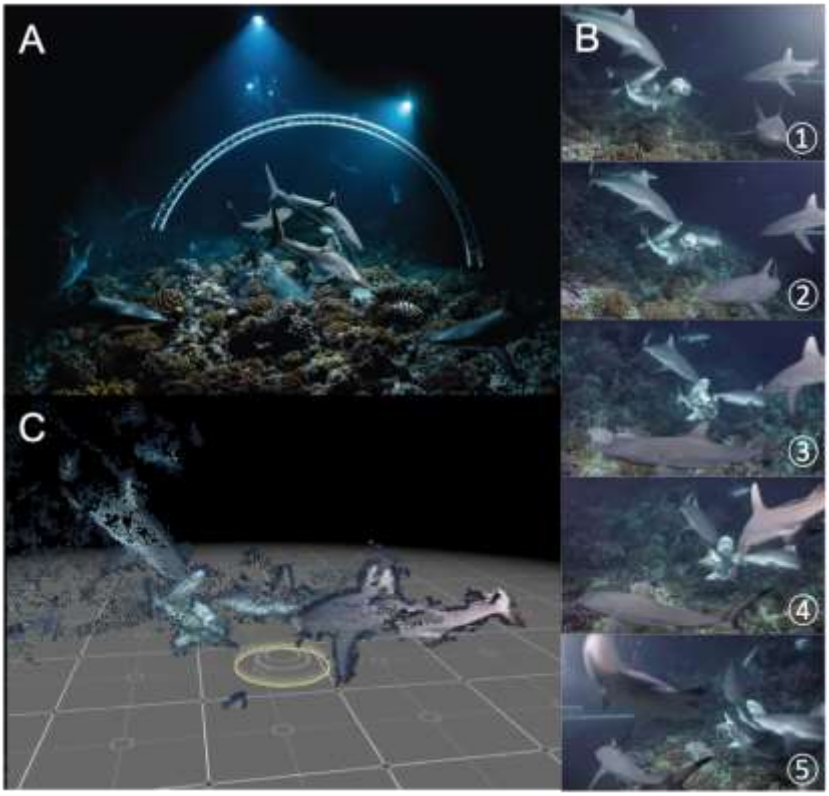


Figure 34: Arche de « bullet time shot » constituée de 32 cameras synchronisées permet de filmer l'action de chasse (A) et de disséquer l'action sous différents angles (B). Ceci permettra de recréer

un modèle 3D de l'action et d'analyser étape par étape la réponse collective des requins face à la proie (C).

Des propriétés du comportement collectif du groupe peuvent alors être mesurées comme la distance interindividuelle ou l'orientation entre les différents individus. Dans cette approche les propriétés collectives de la chasse naturelle peuvent ainsi être comparées au succès de capture des proies. En disséquant séquence par séquence, il sera donc possible de capturer la dynamique des propriétés individuelles et collectives du groupe. A cette technique d'arche, viendra se rajouter plusieurs heures de vidéos documentant au ralenti les chasses naturelles des requins en 2 dimensions qui ont déjà été recueillies pendant plus de 3000 heures de plongées réalisées depuis 2014. Si la quantification spatiale du comportement collectif des requins en chasse sur ces vidéos 2D ne sera pas possible, la synergie et la dynamique temporelle (temps de réaction des requins) permettront de renforcer les résultats obtenus précédemment.

Le but sera donc de comprendre non seulement si les individus sont capables de chasser de manière collective mais aussi de comprendre quels mécanismes permettent une diffusion rapide de l'information entre les individus. Ceci sera possible en comparant la réaction collective des requins avec des modèles représentatifs de différents mode de réaction entre individus (Figure 35). Ces modèles pourront par exemple être basés sur la proximité entre voisins, sur le nombre de voisins, le partage de frontière spatiale entre voisins ou sur des modèles cognitifs basés par exemple sur la vision.

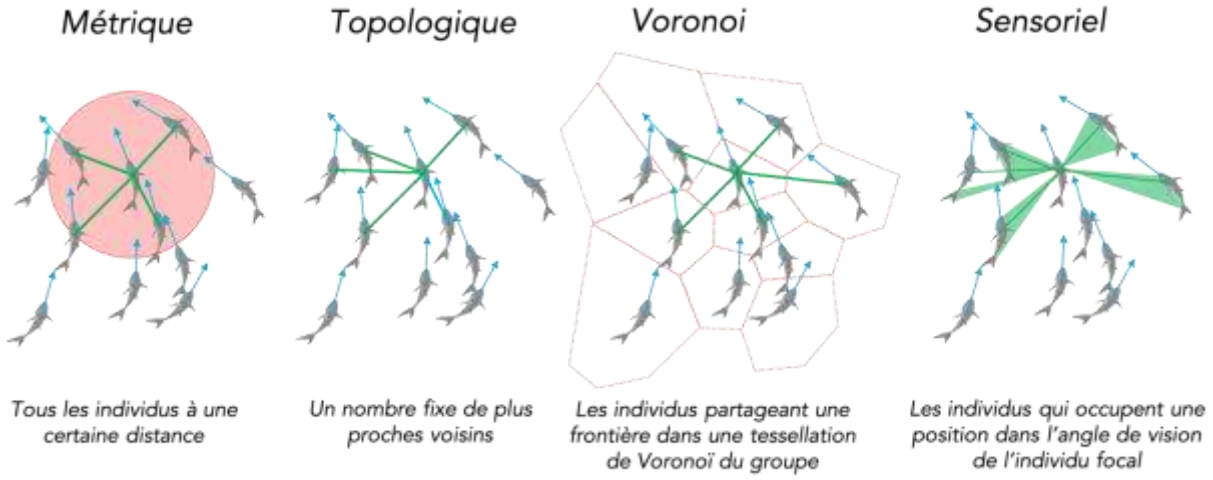


Figure 35: Différents modes d'interaction entre individus et de transfert d'information basés sur la proximité entre voisins, sur le nombre de voisins, le partage de frontière spatiale entre voisins ou sur des modèles cognitifs basés par exemple sur la vision.

Régime alimentaire et niveau trophique

Si de premiers résultats ont permis de décrire le régime alimentaire des requins grâce aux observations directes de prédation, des analyses isotopiques permettront de venir compléter ces résultats. Les analyses des isotopes stables des requins et de leurs proies potentielles permettront

de reconstruire la chaine alimentaire de la passe et de replacer les requins dans cet écosystème. Il sera aussi question de mieux déterminer les stratégies de chasse des requins ainsi que les stratégies d'esquive développés par leurs proies pour éviter la prédation, et ainsi mieux comprendre la dynamique de la relation prédateur-proie.

Corrélation entre activité des requins et activité acoustique de la passe comme proxy de l'activité des poissons

Si l'étude de l'écologie acoustique des poissons de la passe sud de Fakarava s'est principalement portée sur la compréhension de l'activité de ponte des mérous, les enregistrements acoustiques peuvent aussi s'intégrer dans la compréhension de la chasse des requins. En effet, les enregistrements peuvent permettre de déterminer les périodes d'activité quotidiennes des poissons. De nombreuses espèces de poissons émettent des sons lors qu'ils sont stressés. En identifiant ces types de sons et en identifiant les périodes au cours desquelles ces sons sont les plus importants, il sera alors possible de comparer ces périodes avec celles dont l'activité des requins est accrue. Si ces périodes d'activité sonore et d'activité des requins s'avèrent corrélées alors l'enregistrement de l'activité acoustique pourra être utilisé comme une méthode peu couteuse pour déterminer l'activité de chasse des requins dans différents récifs.

Vidéo-surveillance de la passe

Des caméras de vidéo-surveillance ont été installées en 2018 dans la passe (Figure 36) filmant en continu la vie de la passe et permettant d'enregistrer régulièrement sur le long-terme le passage des organismes dans le chenal. Cette approche permettra dans le long-terme d'effectuer des comptages de poissons et requins et de suivre l'évolution des communautés dans le temps.

Figure 36: Caméra de vidéo-surveillance posée dans la passe de Fakarava.

Courantologie

Nos résultats préliminaires semblent tous converger vers l'idée selon laquelle la vie de la passe est dictée par le rythme et la force des courants qui se succèdent dans la passe. Malgré cette importance, très peu de données sont disponible sur la force et le rythme des courants dans la passe. Ainsi, si de nouvelles études devaient être financées et lancées dans la continuité de ce projet, nous encourageons à lancer des études permettant de modéliser la dynamique de courantologie de la passe de Fakarava. Par l'utilisation de courantomètres de type ADCP et la corrélation avec des données quotidiennes océano-météorologiques précises (marée, vent, houle, pression atmosphérique), il serait possible, en utilisant des cartes bathymétriques du lagon mais aussi la carte bathymétrique précise de la passe en 3D, de pouvoir modéliser la courantologie de la passe.

Production scientifique

De nombreuses découvertes scientifiques vont émerger de ces expéditions et contribuer aux connaissances scientifiques sur la passe sud de Fakarava mais aussi globalement sur l'écologie et le fonctionnement des récifs coralliens. Nous espérons aussi que ces résultats serviront aux gestionnaires de la réserve afin de continuer à protéger de manière optimale cet espace primordial et unique en termes de biodiversité et de fonctionnement des récifs.

Publication parue :

Mourier J., Maynard J., Parravicini V., Ballesta L., Clua E., Domeier M. L. & Planes S. (2016). Extreme inverted trophic pyramid of reef sharks supported by spawning groupers. *Current Biology*, *26*(15), 2011-2016.

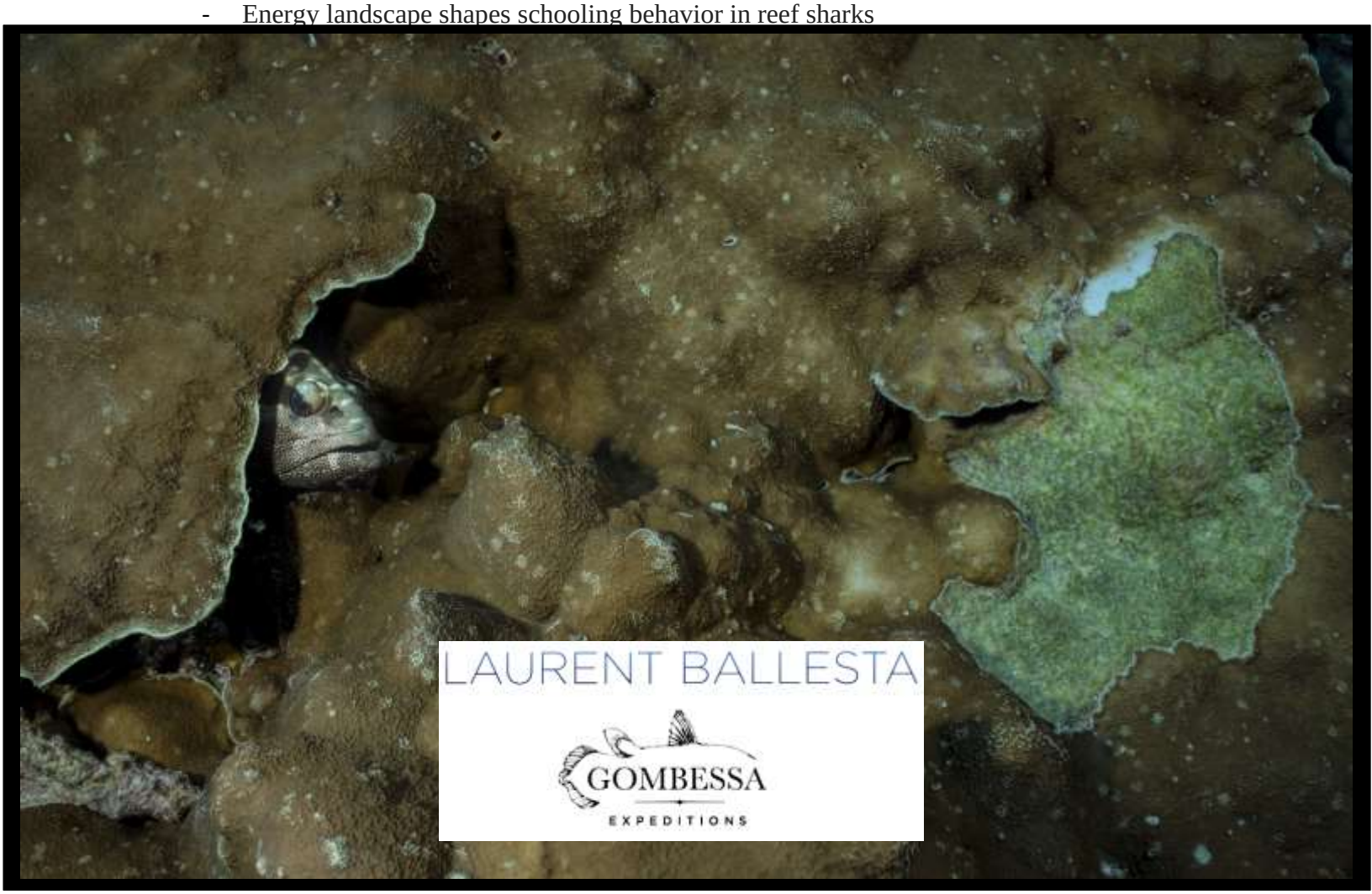
Publications en cours :

Mourier J., Ballesta L., Clua E. & Planes S. (en révisions) Visitation patterns of camouflage groupers *Epinephelus polyphekadion* at a spawning aggregation in Fakarava inferred by acoustic telemetry. Coral Reefs.

Jublier N., Bertucci F., Kever L., Colleye O., Ballesta L., Nemeth R., Lecchini D. & Parmentier E. Passive acoustic monitoring reveals diverse fish sound production patterns and the sound of the camouflage grouper, *Epinephelus polyphekadion*, at a spawning aggregation site in Fakarava atoll (French Polynesia).

Projets de publications :

- Energy landscape shapes schooling behavior in reef sharks



L'expédition GOMBESSA IV a été possible grâce au soutien de

JB 1735
BLANCPAIN
MANUFACTURE DE HAUTE HORLOGERIE

grâce à nos fidèles partenaires

Nikon
AQUALUNG FIRST TO DIVE
apdiving
SEACAM