



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : <http://oatao.univ-toulouse.fr/>
Eprints ID : 10114

To cite this version :

Stefanini, Audrey. *Etude du comportement d'investigation du grand requin blanc (Carcharodon carcharias) en fonction du stimulus visuel, dans le cadre d'une activité de foraging en surface, au sein de la population de Dyer Island (Afrique du Sud)*.
Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2013, 91 p.

Any correspondence concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

ÉTUDE DU COMPORTEMENT D'INVESTIGATION DU GRAND REQUIN BLANC (*Carcharodon carcharias*) EN FONCTION DU STIMULUS VISUEL, DANS LE CADRE D'UNE ACTIVITÉ DE FORAGING EN SURFACE, AU SEIN DE LA POPULATION DE DYER ISLAND (*Afrique du Sud*)

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

STEFANINI Audrey
Née, le 25 avril 1989 à Marseille (13)

Directeur de thèse : M. Denis CORPET

JURY

PRESIDENT :
M. Jacques POURRAT

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :
M. Denis CORPET
M. Didier CONCORDET

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture et de la Pêche
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE**

Directeur : **M. A. MILON**

Directeurs honoraires **M. G. VAN HAVERBEKE.
M. P. DESNOYERS**

Professeurs honoraires :

| | | |
|----------------------|----------------------|--|
| M. L. FALIU | M. J. CHANTAL | M. BODIN ROZAT DE MENDRES NEGRE |
| M. C. LABIE | M. JF. GUEIFI | M. DORCHIES (émérite) |
| M. C. PAVAU | M. EECKHOUTTE | M. BRAUN (émérite) |
| M. F. LESCURE | M. D.GRIESS | M. TOUTAIN (émérite) |
| M. A. RICO | M. CABANIE | |
| M. A. CAZIEUX | M. DARRE | |
| Mme V. BURGAT | M. HENROTEAUX | |

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
M. **CORPET Denis**, *Science de l'Aliment et Technologies dans les Industries agro-alimentaires*
M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
M. **EUZEBY Jean**, *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. **MARTINEAU Guy**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
M. **REGNIER Alain**, *Physiopathologie oculaire*
M. **SAUTET Jean**, *Anatomie*
M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1° CLASSE

M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*

PROFESSEURS 2° CLASSE

Mme **BENARD Geneviève**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **DUCOS Alain**, *Zootchnie*
M. **DUCOS DE LAHITTE Jacques**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*

- M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*
M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
Mme **TRUMEL Catherine**, *Pathologie médicale des Equidés et Carnivores*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
M **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mlle **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
Mme **PRADIER Sophie**, *Médecine interne des équidés*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*
Mme **TROEGELER-MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie (disponibilité à cpt du 01/09/10)*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS CONTRACTUELS

- M. **BOURRET Vincent**, *Microbiologie et infectiologie*
Mme **FERNANDEZ Laura**, *Pathologie de la reproduction*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie*
Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
Mlle **PASTOR Mélanie**, *Médecine Interne*
M **VERSET Michaël**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mme **WARET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

Remerciements

Je remercie Monsieur le Professeur POURRAT, Professeur de la Faculté de Médecine de Toulouse, qui me fait l'honneur de présider le jury de thèse.

Je remercie ensuite Monsieur le Professeur CORPET, Professeur à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, qui a accepté de me guider dans ce travail original.

Je remercie encore Monsieur le Professeur CONCORDET, Professeur à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, qui m'a donné des suggestions pertinentes pour mes modèles statistiques.

Je remercie par ailleurs le Dr MICARELLI qui m'a accueillie au sein de son centre d'étude pendant plus de 4 mois, et qui m'a initiée à la biologie des requins. Il m'a permis ainsi de réaliser un rêve.

Je remercie aussi toute l'équipe scientifique de l'unité de recherche « Centro Studi Squali », en particulier le Dr SPERONE dont les conférences m'ont enchantée. Et je remercie le Pr COMPAGNO, pour sa visite guidée du muséum d'histoire naturelle de Cape Town.

Je remercie également toute l'équipe d'étudiants, le staff photo/vidéo, ainsi que les quelques plongeurs passionnés avec qui j'ai réalisé cette 10^{ème} expédition scientifique d'étude du grand requin blanc à Dyer Island.

Je remercie le Dr BARBILLON, enseignant en biostatistiques à l'AgroParistech, qui a bien voulu me donner quelques pistes pour m'aider à m'y retrouver dans le labyrinthe des statistiques.

Une pensée à ma famille et à mes parents, qui m'ont donné l'opportunité de réaliser mes rêves professionnels.

Un merci très personnel à Seb qui m'a soutenue tout au long de cette aventure, et qui, je l'espère, sera partant pour de prochaines aventures.

Enfin je remercie toutes les personnes qui liront ce travail. J'espère qu'à la fin de votre lecture vous aurez retenu une chose : le monde des requins est un monde fascinant.

Table des matières

| | |
|--|-----------|
| Introduction | 13 |
| Synthèse bibliographique..... | 15 |
| 1. Taxonomie..... | 15 |
| 2. Un peu d'Évolution..... | 16 |
| 3. Le grand requin blanc : Anatomie et physiologie d'un super prédateur..... | 20 |
| <i>a) Un hydrodynamisme quasi-parfait.....</i> | <i>20</i> |
| <i>c) Une peau qui « glisse » dans l'eau</i> | <i>21</i> |
| <i>d) Musculature rouge et réseau admirable.....</i> | <i>22</i> |
| <i>e) Mâchoires et dents.....</i> | <i>23</i> |
| <i>f) Système nerveux et activités sensorielles.....</i> | <i>26</i> |
| <i>Le système nerveux.....</i> | <i>26</i> |
| <i>Les activités sensorielles.....</i> | <i>27</i> |
| 4. Le grand requin blanc : Biologie et écologie d'un top prédateur..... | 30 |
| <i>a) Habitat.....</i> | <i>30</i> |
| <i>b) Biologie reproductive et implications</i> | <i>31</i> |
| <i>c) Diète alimentaire et position au sein du réseau trophique.....</i> | <i>32</i> |
| Contexte et objectifs du projet..... | 37 |
| 1. Le grand requin blanc : un modèle d'étude en écologie comportementale..... | 37 |
| 2. État de l'art sur le comportement de prédation du grand requin blanc..... | 38 |
| 3. Problématique..... | 39 |
| Matériel et méthode..... | 43 |
| 1. Site d'étude..... | 43 |
| 2. Méthodes d'observation..... | 44 |
| <i>a) Instruments et techniques d'observation.....</i> | <i>44</i> |
| <i>b) Bonnes pratiques d'observation.....</i> | <i>44</i> |
| 3. Récolte des données..... | 45 |
| <i>a) Caractérisation de l'individu.....</i> | <i>45</i> |
| <i>b) Maquettes utilisées.....</i> | <i>45</i> |
| <i>c) Étude préliminaire : l'appât de thon (stimulus olfactif majeur) et la maquette d'otarie (stimulus visuel)</i> | <i>46</i> |
| <i>d) Définition d'une approche.....</i> | <i>46</i> |
| <i>e) Conditions météorologiques.....</i> | <i>47</i> |
| 4. Analyse des données et modèles statistiques développés..... | 48 |
| <i>a) Modélisation du nombre total d'approches d'un requin.....</i> | <i>48</i> |

| | |
|---|-----------|
| b)Modélisation du test entre les deux maquettes..... | 48 |
| c)Modélisation du test entre la maquette d'otarie et le morceau de thon : étude préliminaire..... | 49 |
| Résultats..... | 51 |
| 1.Description de la population..... | 51 |
| a)Répartition de la population en fonction de la taille..... | 51 |
| b)L'échantillon de 2013..... | 52 |
| 2.Préliminaire : Approche vers une maquette en forme d'otarie par rapport au morceau de thon utilisé traditionnellement pour le « shark watching »..... | 52 |
| a)Comptabilisation des requins ayant montré un intérêt..... | 52 |
| b)La première approche..... | 53 |
| c)Choix de la maquette d'otarie ou du morceau de thon pour chaque approche..... | 53 |
| 3.Test à double-choix entre deux maquettes dont la forme diffère (forme d'otarie et forme carrée) | 54 |
| a)Description qualitative des approches et conditions d'approche..... | 54 |
| b)Le nombre total d'approches par requin selon la maturité alimentaire et la météo..... | 54 |
| c)Test du choix entre les deux types de maquettes..... | 56 |
| <i>Première approche.....</i> | <i>56</i> |
| <i>Choix de la maquette pour chaque approche selon la maturité alimentaire.....</i> | <i>57</i> |
| Discussion..... | 59 |
| 1.Choix entre une maquette d'otarie et un morceau de thon : une étude préliminaire..... | 59 |
| 2.L'investigation visuelle chez le grand requin blanc. Expédition de 2013..... | 60 |
| a)L'effet de la météo..... | 60 |
| b)Le comportement d'investigation visuelle au sein de la population de Dyer Island..... | 61 |
| c)Différence de comportement d'investigation en fonction de la maturité alimentaire..... | 63 |
| Conclusion..... | 67 |
| Réflexions..... | 69 |
| Références | 77 |
| Annexes..... | 83 |
| <i>Annexe I. Description des comportements de surface observés chez le grand requin blanc (Carcharodon carcharias) de Dyer Island (Afrique du Sud) en situation de chumming. (Sperone, 2012).....</i> | <i>83</i> |
| <i>Annexe II. Distribution spatiale du grand requin blanc, Carcharodon carcharias, (Compagno 2002) et localisation de quelques populations étudiées par différentes équipes scientifiques, notamment notre population de Dyer Island (carte de google map).....</i> | <i>84</i> |
| <i>Annexe III.Extraits des données de l'expédition 2013 utilisées pour notre</i> | |

| | |
|--|-----------|
| <i>modélisation du nombre d'approches total.....</i> | <i>85</i> |
| <i>Annexe IV.Extraits des données de l'expédition 2013 utilisées pour notre modélisation du choix de la maquette (lion de mer ou carré) pour chaque approche.</i> | <i>85</i> |
| <i>Annexe V.Modèle linéaire généralisé mixte pour l'analyse du double choix maquette lion de mer/morceau de thon chez 93 requins ayant effectué 114 approches. Expéditions de 2009 à 2012.....</i> | <i>86</i> |
| <i>Annexe VI.Modèle linéaire généralisé pour l'analyse du nombre d'approches total par requin.....</i> | <i>88</i> |
| <i>Annexe VII.Modèle linéaire généralisé mixte pour l'analyse du double choix maquette lion de mer/maquette carrée chez 34 requins ayant effectué 114 approches</i> | <i>89</i> |

NB : Toutes les photos de ce mémoire sont la propriété de l'unité de recherche « Centro Studi Squali ».

Index des illustrations

| | |
|---|----|
| Illustration 1: Représentation d'un grand requin blanc, <i>Carcharodon carcharias</i> (Compagno 2001)..... | 14 |
| Illustration 2: Classification actuelle des requins en 8 ordres selon Compagno (source de l'image : wikipédia)... | 15 |
| Illustration 3: Sur la gauche une queue homocerque typique d'un grand requin blanc (<i>C. carcaharias</i>), et sur la droite une queue hétérocerque (extrait de Squali)..... | 19 |
| Illustration 4: Photo d'un grand requin blanc (<i>C. carcharias</i>) effectuant un breach à Dyer Islands en mai 2013 ... | 20 |
| Illustration 5: schéma d'une écaille placœide (source : site internet vieoceaneh ^{http://vieocean.free.fr/paf/fichefl.html})..... | 21 |
| Illustration 6: Mâchoires de requin avec position de l'os hyomandibulaire et principe de la suspension hyostylique (Cuny 2002)..... | 22 |
| Illustration 7: Photo d'un grand requin blanc (<i>C. carcharias</i>) de Dyer Island (mai 2013) qui illustre le dernier temps de la morsure (avec abaissement de la mâchoire supérieure)..... | 23 |
| Illustration 8: Schéma des différents temps d'une morsure de requin (Cuny 2002)..... | 23 |
| Illustration 9: Schéma du mode de renouvellement dentaire en « tapis roulant » (Cuny 2002)..... | 24 |
| Illustration 10: Schéma de la dentition du grand requin blanc (<i>C. carcharias</i>) avec la formule dentaire (Klimley 1996)..... | 24 |
| Illustration 11: Schéma de la répartition de la ligne latérale sur un requin (extrait de Squali 1988)..... | 27 |
| Illustration 12: Schéma de la distribution des ampoules de Lorenzini sur le rostre et autour des yeux d'un requin (extrait de Squali 1988)..... | 28 |
| Illustration 13: Distribution mondiale du grand requin blanc (Compagno 2001)..... | 29 |
| Illustration 14: L'élimination des prédateurs marins peut entraîner des effets en cascade sur les différents niveaux trophiques (méta-analyse Heithaus 2008)..... | 33 |
| Illustration 15: carte indiquant la localisation de la réserve sud-africaine de Dyer Island (Sperone 2012)..... | 40 |
| Illustration 16: Photo des maquettes utilisées pour l'expédition 2013. Sur la gauche la maquette carrée (36cm de côté) et sur la droite la maquette en forme d'otarie (70 cm de long)..... | 43 |
| Illustration 17: Photos de grands requins blancs (<i>C. carcharias</i>) de Dyer Island (Afrique du Sud) effectuant une approche sur l'une des maquettes. Photo de droite: un breach..... | 44 |
| Illustration 18: Répartition, en fonction de leur taille, des 136 grands requins blancs (<i>C. carcharias</i>) mesurés au cours des expéditions de 2009 à 2013 à Dyer Island (Afrique du Sud)..... | 47 |
| Illustration 19: Pourcentage de grands requins blancs (<i>C. carcharias</i>) mesurés à Dyer Island (de 2009 à 2013) selon leur classe d'âge (« jeunes » : requins ≤ 320 cm, exclusivement piscivores ; « vieux » : requins ≥ 360 cm dont le régime alimentaire inclut des mammifères marins)..... | 47 |
| Illustration 20: Résumé par R studio du modèle linéaire généralisé mixte qui donne la probabilité d'approche vers la maquette d'otarie en comparaison au morceau de thon, et ce en fonction de la classe d'âge (« jeunes » ou « vieux ») ; modèle appliqué à notre échantillon de 93 requins blancs (<i>C. carcharias</i>) observés à Dyer Island (de | |

| | |
|---|----|
| 2009 à 2012). | 50 |
| Illustration 21: Coefficients délivrés par R studio vis-à-vis de notre modèle linéaire généralisé dont la variable « nombre total d'approches par individu », variable qui suit une loi de Poisson, est expliquée par les facteurs « classe d'âge » (jeunes ou vieux) et météo (niveaux A=ciel clair, B=ciel semi-nuageux, C=ciel couvert). Modèle appliqué à notre échantillon de 39 requins blancs (<i>C. carcharias</i>) observés à Dyer Island en 2013..... | 51 |
| Illustration 22: Graphique du nombre total moyen d'approches par individu, en fonction de la maturité alimentaire (« jeune » ou « vieux ») et de la couverture nuageuse (A=ciel clair, B=ciel semi nuageux, C=ciel couvert) ; pour notre échantillon de 39 requins blancs (<i>C. carcharias</i>) observés à Dyer Island en 2013..... | 52 |
| Illustration 23: Résumé par R studio des effets fixes du modèle linéaire généralisé mixte qui donne la probabilité d'approche vers la maquette d'otarie, par rapport à la maquette carrée, en fonction de la classe d'âge (jeunes ou vieux) ; modèle appliqué à notre échantillon de 34 requins blancs (<i>C. carcharias</i>) observés à Dyer Island en 2013. | 54 |
| Illustration 24: Graphique présentant la répartition (en taux du nombre d'approches) vers les différentes maquettes (otarie ou carré) ; chez les vieux (≥ 360 cm, chasseurs de mammifères marins) et les jeunes (≤ 320 cm, piscivores). Echantillon de 34 requins blancs (<i>C. carcharias</i>) observés à Dyer Island en 2013..... | 54 |
| Illustration 25: Photo latérale gauche de la nageoire dorsale d'un grand requin blanc (<i>C. carcharias</i>) de Dyer Island (Afrique du Sud). Photo prise en 2013..... | 62 |

Index des tableaux

| | |
|---|----|
| Tableau I: Échelle des temps géologiques (images issues des encyclopédies wikipédia et maieuta)..... | 18 |
| Tableau II: Description des comportements de surface liés à une activité visuelle, observés chez le grand requin blanc (<i>C. carcharias</i>) de Dyer Island (Afrique du Sud) en situation de chumming. (Sperone, 2012)..... | 28 |
| Tableau III: Classification des 93 requins blancs (<i>C. carcharias</i>) observés à Dyer Island (de 2009 à 2012) selon s'ils ont fait au moins une approche ou aucune approche vers la maquette d'otarie..... | 48 |
| Tableau IV: Classification des requins blancs (<i>C. carcharias</i>) observés à Dyer Island (de 2009 à 2012) selon s'ils ont fait au moins une approche ou aucune approche vers la maquette d'otarie. Les requins sont classés en fonction de leur groupe d'âge (vieux: ≥ 360 cm, jeunes ≤ 330 cm)..... | 49 |
| Tableau V: Classification des 93 requins blancs (<i>C. carcharias</i>) observés à Dyer Island (de 2009 à 2012) selon leur premier choix (maquette d'otarie ou morceau de thon) de manière globale (ligne « total ») ou selon leur classe d'âge (jeune : ≤ 320 cm, vieux : ≥ 360 cm)..... | 49 |
| Tableau VI: Classification des 39 requins blancs (<i>C. carcharias</i>), observés à Dyer Island en 2013, selon leur premier choix (maquette carrée ou maquette d'otarie)..... | 52 |
| Tableau VII: Classification des 34 requins blancs (<i>C. carcharias</i>), observés à Dyer Island en 2013, selon leur premier choix (maquette carrée ou maquette d'otarie) et selon leur classe d'âge (jeune : ≤ 320 cm ; vieux : ≥ 360 cm). | 52 |
| Tableau VIII: Répartition des 39 requins blancs (<i>C. carcharias</i>), observés à Dyer Island en 2013, selon leur premier choix (carré ou otarie) et selon la couverture nuageuse (A:ciel clair ; B:ciel semi-nuageux ; C:ciel nuageux)..... | 53 |

Introduction

Apparus il y a environ 430 millions d'années, à la fin du Silurien (Cuny 2002), les requins présentent une évolution qui aboutit aujourd'hui à une formidable diversité d'espèces, avec près de 453 espèces décrites (Compagno et al. 2005). Du requin sagre (*Etmopterus perryi*) mesurant quelques 15cm au requin baleine (*Rhincodon typus*) atteignant les 15m de long ; du requin serpent (*Chlamydoselachus anguineus*) qui vit jusqu'à 1500m de profondeur au requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) qui remonte les cours d'eau douce, la diversité exceptionnelle des requins s'exprime à travers un incroyable panel de formes et de modes de vie (Compagno 2005). Le point commun de tous ces requins reste cependant leur position de prédateur marin (Tricas 1987). Et nombre d'entre eux sont même des apex ou top-prédateurs, c'est à dire des prédateurs occupant le sommet de la chaîne alimentaire, sans véritable prédateur au-dessus d'eux.

C'est le cas en particulier du grand requin blanc *Carcharodon carcharias*, (Linnaeus 1758), requin de l'ordre des Lamniformes, qui est le modèle de notre étude.

Avant de présenter notre travail de recherche portant sur son comportement de *foraging* (ou recherche alimentaire) nous ferons une rapide synthèse des connaissances actuelles sur cet animal, avec toujours en perspective l'étude d'un apex prédateur.

Synthèse bibliographique

1. Taxonomie

Avant toute chose, il convient de présenter notre modèle d'étude et de le replacer dans la classification actuelle.

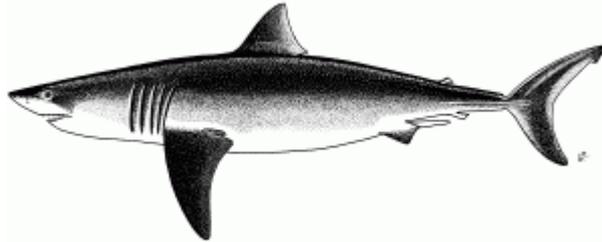


Illustration 1: Représentation d'un grand requin blanc, *Carcharodon carcharias* (Compagno 2001)

Le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) est un poisson cartilagineux et appartient donc à la classe des Chondrichthyens. Cette classe est divisée en deux sous-classes : la sous-classe des Dolichocéphales qui rassemble les chimères, et la sous-classe des Elasmobranches (anciennement Sélaciens) qui regroupe les raies et requins.

Ce super-ordre des requins, se divise en 8 ordres (cf. ill. 2) parmi lesquels l'ordre des Lamniformes, auquel appartient le grand requin blanc. Au sein de cet ordre, il fait partie de la famille des Lamnidés, et du genre *Carcharodon*. Genre dont il semble être actuellement le seul représentant vivant, les autres membres étant fossiles, dont le plus célèbre, *Carcharodon mégalodon* (Compagno 2001).

La famille des Lamniformes se caractérise par la présence d'une nageoire anale, de 2 nageoires dorsales et de 5 fentes branchiales, par l'absence d'épine dorsale, par une bouche étendue en arrière des yeux, et par l'absence de membrane nictitante.

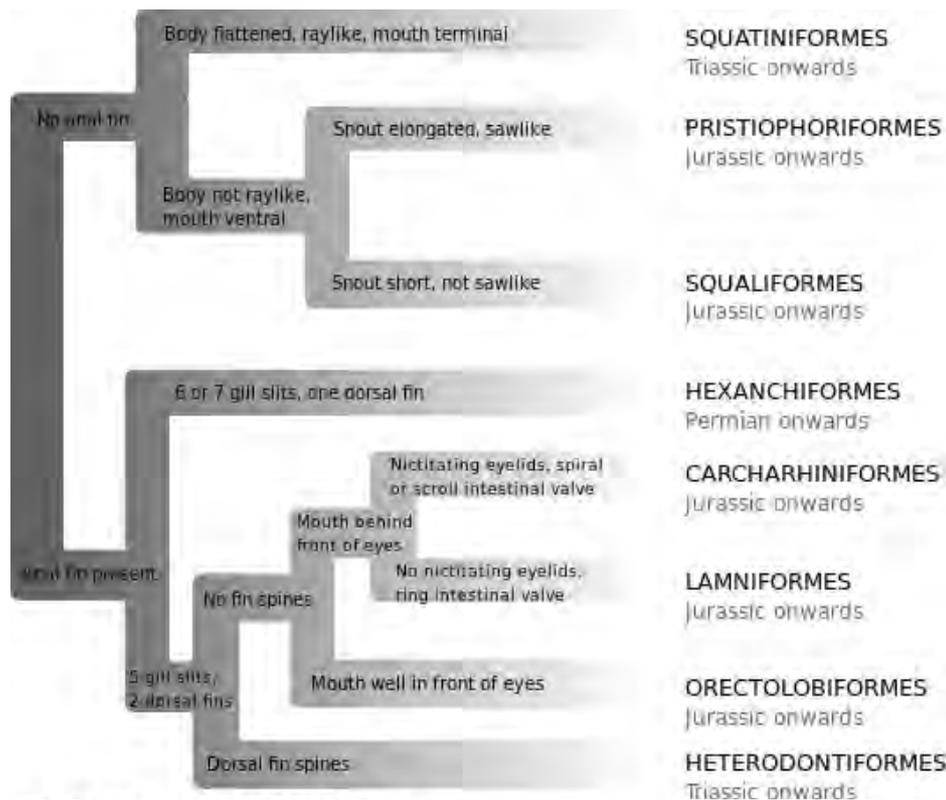


Illustration 2: Classification actuelle des requins en 8 ordres selon Compagno (source de l'image : wikipédia)

2. Un peu d'Évolution

Sans rentrer dans les détails d'une histoire évolutive ancienne et passionnante, qui fait encore couler beaucoup d'encre, quelques notions sur l'évolution des requins restent fortes intéressantes. L'échelle chronologique construite ci-après donne une synthèse de la succession des événements évolutifs qui ont abouti à l'apparition du grand requin blanc (Cuny 2002, Jay Gould 1993).

Ce qui est particulièrement remarquable c'est l'ancienneté des requins sur la Terre. Apparu il y a quelques 430 millions d'années, le premier poisson cartilagineux précède les dinosaures et les mammifères respectivement de quelques 200 et 220 millions d'années. Ce squelette interne cartilagineux a pendant longtemps été considéré comme un caractère primitif. Mais on sait maintenant que la présence d'os dans l'endosquelette des Placodermes et de certains Ostracodermes implique que l'ancêtre commun de tous les Gnathostomes avait aussi un

endosquelette ossifié¹. Les Chondrichthyens ont donc "perdu" l'os de leur endosquelette.

Cependant avec la difficulté de retrouver des fossiles en bon état, du fait de la fragilité du cartilage, le premier fossile entier est daté de 360 millions d'années. Il s'agit du genre *Cladoselache*, un requin de 2m de long, qui loin d'être un super prédateur, est plutôt en situation de proie, notamment par rapport aux Placodermes.

Les requins continuent à se développer, et en particulier, ils profitent de la disparition des Placodermes, à la fin du Dévonien (354 millions d'années), pour occuper de façon définitive le haut des chaînes alimentaires marines.

Ils traversent plusieurs crises majeures de la biodiversité. Et si la majorité des Chondrichthyens s'éteignent lors de la crise Permien-Trias (250 millions d'années), un petit nombre d'espèces parvient à survivre à cette crise – la plus importante en terme d'extinction d'espèces, avec près de 95 % des espèces marines qui disparaissent. Ils traverseront également la célèbre crise Crétacé-Tertiaire à laquelle les dinosaures ne survivent pas.

Les requins dits « modernes » apparaissent au Jurassique, où une divergence se crée entre les requins vrais, prédateurs et nageurs rapides, et les batoïdes (raies, torpilles, requins-scies), adaptés à une vie de fond. Les requins subissent quelques modifications, notamment de leur squelette (calcification des vertèbres cartilagineuses) et de leurs mâchoires.

Au Cénozoïque (-65 Ma) les Lamniformes constituent l'ordre dominant des requins. Apparus il y a 140 millions d'années, cet ordre connaît une importante recrudescence et forme un groupe des grands prédateurs, probablement à la faveur de mers chaudes et peu profondes du Crétacé qui sont alors un immense réservoir de proies. Ils laissent ensuite la place aux Carcharhiniformes (dès -5Ma) qui représentent aujourd'hui près de la moitié des requins, tandis que les Lamniformes ne représentent plus que 5 %.

Au Quaternaire apparaît le célèbre *Carcharodon megalodon*, dont les dimensions de près de 20 mètre de long pour plus de 80 tonnes et des dents d'une vingtaine de centimètres, en font le plus grand poisson prédateur jamais existé. Super prédateur de baleines dans les eaux chaudes du globe, sa disparition il y a environ 1,6 millions d'années reste encore sujet à controverse : refroidissement des mers ? Besoins métaboliques trop élevés pour supporter la moindre perturbation dans la chaîne alimentaire ? Tout comme son lien de parenté avec le grand requin

¹ Article du CNRS: <http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/dosevol/imgArt/arbres/chondrichthens/znoeud/1.html>

blanc. Si pendant longtemps mégalodon a été considéré comme un ancêtre direct du grand blanc, aujourd'hui les paléontologues préfèrent lui substituer le requin mako à grande dents (*Isurus – ou Cosmopolitodus - hastalis*), et certains souhaiteraient attribuer un nouveau genre *Carcharocles* pour reclasser le megalodon (Nyberg 2006, Bruner 1997). Toujours est-il que le grand requin blanc, qui apparaît au Pliocène (4 millions d'années) et évolue dans des eaux plus tempérées que mégalodon, va mieux supporter le refroidissement des océans. Après 2,4 millions de coexistence entre les deux Lamniformes, le grand blanc va survivre au mégalodon, et reste aujourd'hui l'un des poissons prédateurs les plus grands.

3,8 millions d'années après l'apparition du grand requin blanc, et quelques 1,4 millions après la disparition du géant mégalodon, *Homo sapiens* apparaissait...

| ERES | PERIODES | EPOQUES | TEMPS ² | EVOLUTION |
|---------------|---|------------|--|--|
| Archéozoïque | | | 3 800 | Apparition de la vie  |
| Protérozoïque | | | | |
| paléozoïque | Cambrien | | 500 | Premiers poissons  |
| | Ordovicien | | | |
| | Silurien | | | |
| | Devonien | | 425 | Apparition des poissons cartilagineux |
| | Mississippien Pennsylvanien Permien | | 360 | Cladoselache  |
| Mésozoïque | Trias | | 248 | Dinosaures  |
| | | | 205 | Mammifères.  |
| | Jurassique | | 200 | Néosélaciens ou requins « modernes » |
| | Crétacé | | 140 | Premiers Lamniformes |
| Cénozoïque | Tertiaire | Paléocène | 55 | Primates  |
| | | Éocène | | |
| | | Oligocène | 30 | <i>Cosmopolitodus (ou Isurus) hastalis</i> |
| | Quaternaire | Miocène | 28 | <i>Carcharodon megalodon</i>  |
| | | Pliocène | 5 | Carcharhiniformes prennent l'ascendant |
| | | | 4 | <i>Carcharodon carcharias</i>  |
| | Pléistocène | 1,6 | Disparition de <i>C. megalodon</i> | |
| | Néocène | 0,2 | <i>Homo sapiens</i>  | |

Tableau I: Échelle des temps géologiques (images issues des encyclopédies wikipédia et maïeuta)

² Temps mesuré en million d'années.

3. Le grand requin blanc : Anatomie et physiologie d'un super prédateur

Ce chapitre consacré à l'anatomie et la physiologie du grand requin blanc ne se veut pas une description exhaustive, mais plutôt une synthèse des caractères qui assurent à cet animal une adaptation optimale à son mode de vie et de prédation. Le fil rouge étant donc de voir quels sont les atouts de ce super prédateur, adapté à la chasse de mammifères marins.

a) Un hydrodynamisme quasi-parfait

D'un point de vue morphologique le grand requin blanc - comme la plupart des autres lamnidés – présente une forme conico-cylindrique, avec un maximum d'ampleur déplacé vers l'avant du corps. Il est plus robuste que les requins « types » (requins Carcharhiniformes) et est plus proche d'une forme hydrodynamique « parfaite » : un museau nettement pointu, un pédoncule caudal fin et la nageoire caudale avec les deux lobes de même longueur (nageoire caudale homocerque).

C'est cette queue, dite homocerque, qui, grâce à un rapport élevé d'exposition (rapport entre la hauteur et la longueur), fournit quasiment toute la propulsion. Ce mode d'impulsion s'oppose à celui des Carchariniformes qui est plutôt donné par le mouvement d'ondulation du corps. Le grand requin blanc présente au contraire une structure rigide typique des requins plus rapides (Compagno et al. 2005). Pour faciliter alors les brusques changements de directions, le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) fléchit vers le bas les nageoires pectorales, les utilisant comme un gouvernail pour tourner.

Le monitoring de grands requins blancs, atteste d'ailleurs de leur rapidité : il a été mesuré des vitesses moyennes de migration d'au moins 4,7 km/h pour certains individus. Soit la plus rapide vitesse de croisière sur de longues distances connue parmi les requins ; et comparable à ce qu'on peut trouver chez les plus rapides des thons (Bonfils 2005).



Illustration 3: Sur la gauche une queue homocerque typique d'un grand requin blanc (*C. carcharias*), et sur la droite une queue hétérocerque (extrait de Squali)

Cette propulsion se manifeste notamment lors d'attaques surprises sur des pinnipèdes, en particulier lors du *breach*, ce module comportemental correspondant à une attaque verticale rapide et soudaine, avec sortie de l'eau, au moins partielle, du requin (Sperone 2012, Annexe 1)



Illustration 4: Photo d'un grand requin blanc (*C. carcharias*) effectuant un *breach* à Dyer Islands en mai 2013

c) Une peau qui « glisse » dans l'eau

Comme les autres requins, le grand requin blanc possède une peau dure, composée de minuscules écailles insérées dans le derme et faisant protrusion vers l'extérieur. Ces écailles, appelées écailles placoides (ou denticules cutanés), sont de véritables dents modifiées. En effet elles sont constituées d'une couverture d'émail protégeant une couche de dentine et une cavité interne de la pulpe. Elles sont renouvelées continuellement.

Ces écailles favorisent la pénétration dans l'eau en diminuant le frottement lors de la nage et atténuent le bruit généré, permettant au requin de se mouvoir silencieusement (Martin, 2003, Compagno, 2005). La diminution des frictions dues à l'écoulement de l'eau est estimée entre 8 et 13 % (Dubroca 2001).

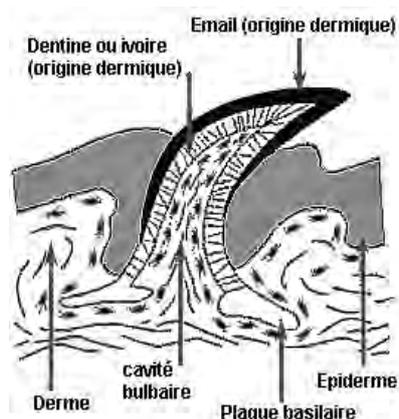


Illustration 5: schéma d'une écaille placode (source : site internet [vieoceanhttp://vieocean.free.fr/paf/fichefl.html](http://vieocean.free.fr/paf/fichefl.html))

d) **Musculature rouge et réseau admirable**

Il existe deux types de muscles présents chez le grand requin blanc : les muscles blancs, qui utilisent principalement la voie anaérobie pour tirer leur énergie du glycogène ; et les muscles rouges qui utilisent préférentiellement la voie aérobie. Ces muscles rouges représentent 15 % de la masse musculaire totale et sont utilisés pour la nage de croisière. Les muscles blancs en revanche sont utilisés pour des efforts de forte intensité mais de courte durée, par exemple lors du fameux *breach*.

La particularité de cette musculature rouge est qu'elle se trouve, non pas en superficie, mais en profondeur, le long de la colonne vertébrale. Ceci est associé à une autre particularité présente chez le grand requin blanc, ainsi que chez les autres lamnidés : la « rete mirabile » ou réseau admirable. Il s'agit d'un système anatomique d'artères et de veines intimement associées qui assure à cette espèce la capacité à se maintenir à une température relativement constante, avec une température corporelle mesurée jusqu'à presque 14°C au dessus de celle de l'eau environnante (Goldman et al. 1996). En effet le sang artériel se réchauffe grâce à l'activité musculaire permanente du tissu rouge, et échange ses calories au sang veineux qui revient refroidi depuis les branchies. Le contre courant des deux sangs assure ainsi, grâce à un gradient de température, un maintien de la chaleur à l'intérieur du corps, et limite la déperdition de chaleur lors des échanges gazeux, au niveau des branchies.

Ce système est plus particulièrement bien développé autour de certains organes dont le cerveau (Martin 2003). Cela permet au grand requin blanc de demeurer un chasseur actif de

proies endothermes, en maintenant au maximum ses capacités (Goldman et al. 1996).

e) Mâchoires et dents

On ne peut parler de la prédation du grand requin blanc sans dire un mot sur ses mâchoires, devenues immanquablement célèbres suite au film de Spielberg, « Jaws ».

D'autant plus que les requins possèdent la particularité de ne pas avoir les mâchoires soudées au crâne : cette structure s'appelle la suspension hyostylique.

En fait la mâchoire supérieure n'est plus liée au neurocrâne que par le cartilage hyomandibulaire situé en arrière de la mâchoire. Et en avant, c'est un ensemble de ligaments qui assure la liaison avec le crâne. Ce système de suspension permet aux mâchoires une grande mobilité par rapport à la tête (Cuny 2002).

Cette structure n'est pas en reste en ce qui concerne la puissance de la morsure. En effet bien que les mâchoires cartilagineuses soient soumises à une plus grande déformation que ce que seraient des mâchoires osseuses, la force de morsure effective n'est pas grandement diminuée. Et la modélisation de la mâchoire d'un grand requin blanc donne même des valeurs de force de morsure pouvant excéder 1,8 tonnes. Soit la plus grande force absolue connue dans le règne animal.

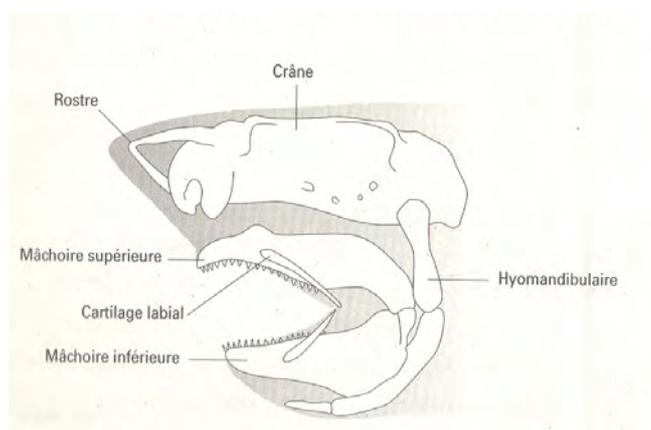


Illustration 6: Mâchoires de requin avec position de l'os hyomandibulaire et principe de la suspension hyostylique (Cuny 2002)

Chez le grand requin blanc, lors de l'attaque, les mouvements de la bouche se subdivisent en

trois phases (Martin et al. 2005) : la tête se déplace en arrière pour la flexion de l'occipite, la mandibule descend et se déplace en avant et l'arc hyoïde tourne de son point d'attache sur la boîte crânienne, permettant à la mâchoire de descendre sur la proie. La protrusion de la mandibule assure à la morsure une géométrie plus favorable pour saisir la proie et quand la mâchoire va pour serrer la proie l'arc mandibulaire est souvent prolongé jusqu'à la limite de la fermeture. Enfin, si l'animal capturé présente de grandes dimensions le requin secoue violemment la tête pour détacher des morceaux de la proie et les avaler.

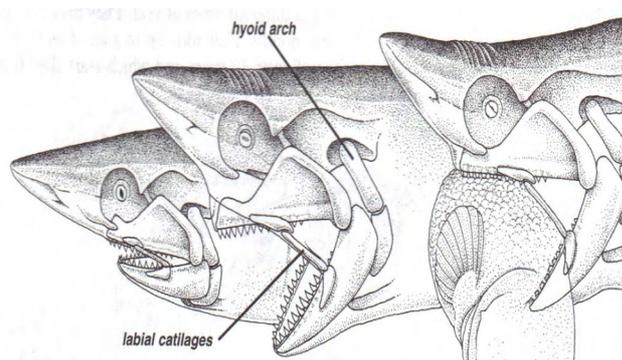


Illustration 8: Schéma des différents temps d'une morsure de requin (Cuny 2002)



Illustration 7: Photo d'un grand requin blanc (*C. carcharias*) de Dyer Island (mai 2013) qui illustre le dernier temps de la morsure (avec abaissement de la mâchoire supérieure)

Une autre caractéristique des mâchoires du grand requin blanc, comme des autres Chondrichthyens, est le système de renouvellement dentaire en « tapis roulant » qui assure la production d'un grand nombre de dents et permet à de nouvelles dents de venir régulièrement se substituer aux dents perdues ou endommagées. Ce processus est permis grâce à une fixation des dents directe dans le derme de la gencive (chez les mammifères les dents logent dans des alvéoles) par l'intermédiaire d'un tissu fibreux, mais sans connexion nerveuse. Le derme, en migrant continuellement de l'intérieur vers l'extérieur de la mâchoire, entraîne les dents avec lui. Les germes dentaires (là où les dents prennent naissance) sont situés à l'intérieur de la gencive et, au fur et à mesure de leur croissance, les dents migrent progressivement vers l'extérieur en suivant le derme. A mi-chemin environ du bord de leur gueule, à leur éruption, elles sont couchées contre la mâchoire. Arrivées au sommet de la mâchoire, elles se redressent pour remplacer les dents jusqu'alors fonctionnelles. De ce mode de renouvellement dentaire, il résulte que les dents sont arrangées dans la mâchoire en

plusieurs files ; chaque dent fonctionnelle « cache » donc une série de dents de remplacement en cours de migration (Cuny 2002).

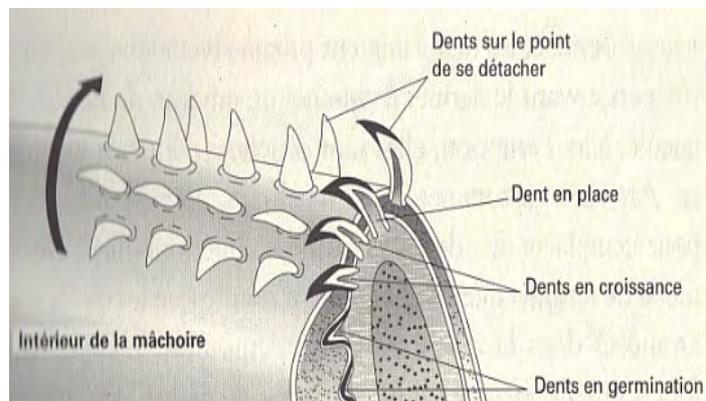


Illustration 9: Schéma du mode de renouvellement dentaire en « tapis roulant » (Cuny 2002).

La dentition du grand requin blanc est homodonte, avec une formule dentaire de type 13-13/11-11 (Klimley 1996). Ses dents sont plates, triangulaires et dentelées, avec une longueur d'environ 5cm chez un individu adulte.

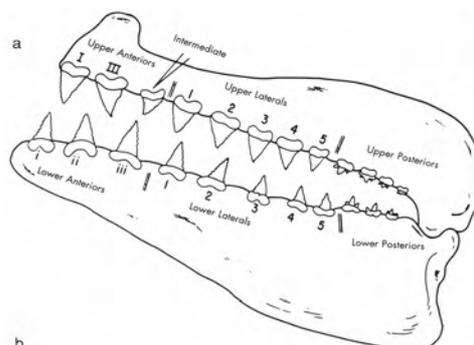


Illustration 10: Schéma de la dentition du grand requin blanc (*C. carcharias*) avec la formule dentaire (Klimley 1996)

Chez le grand requin blanc il existe une ontogenèse dentaire dont le rôle écologique est essentiel : la différence entre les dentures des jeunes et des adultes est corrélée à un changement dans le régime alimentaire des individus. En effet les jeunes individus, qui ont un régime essentiellement piscivore, possèdent des dents étroites ; tandis que les adultes, qui passent à un régime alimentaire plus varié incluant des mammifères marins, acquièrent des dents larges et triangulaires, avec des bords grossièrement dentelés. Les dents supérieures sont

plus larges et plus plates que les dents inférieures, ce qui reflète leurs différents rôles pendant la morsure : les dents inférieures poignent la proie et tiennent l'aliment sécurisé, tandis que les dents supérieures creusent un morceau de chair. Cet arrangement dentaire permet au grand requin blanc de se nourrir sur des proies trop larges pour être avalées entières et de profiter des carcasses de baleines riches en graisse (Martin 2003)

f) Système nerveux et activités sensorielles

• *Le système nerveux*

Les requins possèdent un certain niveau de développement du cerveau, comparable à celui des oiseaux ou de certains mammifères (Demski et al. 1996, Yopak et al. 2007). Le grand requin blanc, comme les autres Lamniformes, se situe en-dessous de la moyenne en ce qui concerne le ratio cerveau/masse corporelle. Contrairement aux Carcharhiniformes pélagiques, il ne présente pas un télencéphale hypertrophié, bien que vivant dans des conditions similaires ; ce qui laisse à penser que cette différence pourrait être le reflet de différences dans les comportements sociaux entre les 2 groupes de requins (Yopak 2007). Comportements particulièrement élaborés, par exemple, chez les requins marteaux (*Sphyrna tiburo*), pour lesquels les systèmes sociaux incluent une dominance hiérarchique et des agrégations subdivisées selon le sexe et la taille (Myrberg, 1974).

Le cerebellum qui coordonne probablement les activités moteur, en particulier celles liées aux données sensibles, est bien développé chez le grand requin blanc. De manière générale cette structure semble être comparable à celle des autres requins pélagiques.

Chez le grand requin blanc tous les systèmes majeurs sensitifs connus pour être impliqués dans la détection d'une proie (audition, détection des mouvements de l'eau, l'olfaction et la vision) semblent être bien développés, lorsqu'on se base sur la taille des nerfs crâniens pertinents et des structures du cerveau associées. En particulier le grand requin blanc a les plus larges bulbes olfactifs - de manière relative - parmi les poissons cartilagineux étudiés (18 % du volume de son cerveau), suggérant que les stimuli chimiques doivent être importants dans la recherche de nourriture, et peut être dans d'autres types de comportements (Demski et al. 1996).

Concernant la vision, il y a la présence d'un réseau vasculaire orbital, qui, chez les lamnidés, est considéré comme un substrat pour augmenter la température de leur yeux et du cerveau au-dessus de la température ambiante. De tels chauffages yeux-cerveau peuvent permettre une

plus grande rapidité et donc une plus grande efficacité dans les processus visuels et autres types de processus neuronal (Bernal et al. 2001, Martin 2003). En revanche les observations faites par Demski (1996), qui restent cependant grossières, suggèrent que l'aire centrale du pallium dorsal, qui est connue pour être impliquée dans la discrimination visuelle est petite.

- **Les activités sensorielles**

La prédation chez les requins est une activité complexe multi-sensorielle nécessitant l'utilisation de leurs « 6 sens » (Hodgson 1987, Bonnefont 2007, Myrberg 1987).

Tout d'abord l'odorat, extrêmement développé chez les requins. Des expériences menées sur des requins pointes blanches (*Carcharhinus albimarginatus*), des requins pointes noires (*C. melanopterus*) et des gris du récif (*C. amblyrhynchos*) ont montré que les requins étaient capables de détecter une proie uniquement par l'odorat et de remonter jusqu'à la source sans autre stimulus que celui olfactif (Hobson 1963). De plus une étude récente a montré que la traînée d'une odeur de carcasse de baleine peut attirer un grand requin blanc sur de grandes distances (Dudley 2000). Sens majeur donc, avec, comme nous l'avons dit précédemment, au sein du cerveau une large aire sensorielle de l'olfaction.

Un autre sens qui assure également la détection d'une proie est la mécanoréception. Elle est assurée par deux organes : l'oreille interne, et la ligne latérale. Ces deux organes perçoivent des ondes différentes, et interviennent alors à différents moments de la prédation. En premier, l'oreille interne, qui perçoit des sons de basse fréquence – entre 10 et 1000 Hz (quand chez l'homme le spectre s'étend de 20 à 16 000 Hz). Ces perturbations qui se propagent rapidement dans l'eau (1500m/s) sont donc détectées très tôt par le requin. Des expériences ont d'ailleurs montré l'attraction des requins par certains sons émis par des microphones (simulant un poisson harponné par exemple) (Hobson 1988, Dubroca 2001).

La ligne latérale, quant à elle, permet de percevoir les mouvements et turbulences dans l'eau créées dès qu'un objet est en mouvement. Cette ligne, qui s'étend le long des flancs de l'animal jusqu'à la tête, est composée de cellules ciliées spécifiques qui perçoivent les variations de pression. Elle permet au requin un « tact à distance » de sa proie dès une vingtaine de mètres de distance.

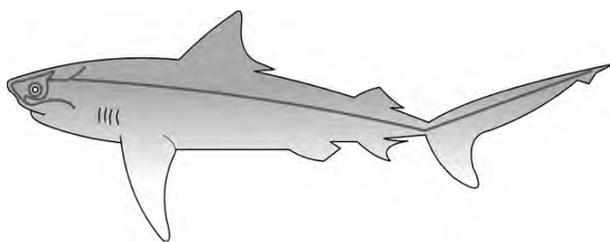


Illustration 11: Schéma de la répartition de la ligne latérale sur un requin (extrait de Squali 1988)

En ce qui concerne la vision, ce sens joue un rôle dans les 15-20 mètres de distance avec la proie ; et en particulier chez le grand requin blanc, il semblerait que ce rôle soit déterminant. En effet, ce prédateur possède une rétine mixte constituée à 50 % de photorécepteurs. On trouve des cônes, assurant la vision diurne et chromatique, et des bâtonnets, assurant la vision nocturne et achromatique, avec un rapport 1:4 ; soit le plus petit rapport trouvé chez les requins étudiés. Ce qui assure à ce prédateur une bonne capacité visuelle diurne (Gruber et al. 1975). La présence d'un tapetum lucidum sur les 2/3 postérieurs du fond de l'œil, amplifie au maximum les plus faibles luminosités, grâce à son haut degré de réflectivité. Cela permet au requin d'optimiser la réception de la lumière dans des conditions sombres (turbidité de l'eau, profondeur,...). Une activité de chasse nocturne est également possible pour ce requin et a été mise en évidence (Strong 1996a).

L'importance de la vision, pour le grand requin blanc, dans son activité de *foraging* est confirmée par plusieurs modules comportementaux observés. Ainsi des comportements comme le « Visual investigation », ou le « Tail Stand » ou encore le « Spy hop » sont fortement associés à une activité visuelle (Sperone et al. 2012, Annexe 1).

| Unité comportementale | Description | |
|-------------------------------|--|---|
| <u>Spy Hop (SpH)</u> | Le requin lève les yeux vers la surface, en général avec une angulation de 45° entre la tête et la surface |  |
| <u>Tail Stand (TSt)</u> | Guidé par la vision, le requin s'arrête à proximité de l'appât, entre 0,5 et 2m. Sa position est verticale, avec une angulation de 45 à 90° avec la surface. |  |
| <u>Visual Inspection (VI)</u> | Guidé par la vision, le requin s'arrête à proximité de l'appât, à 0,5-2m, et avec un angle de 0-45° |  |

Tableau II: Description des comportements de surface liés à une activité visuelle, observés chez le grand requin blanc (*C. carcharias*) de Dyer Island (Afrique du Sud) en situation de *chumming*. (Sperone, 2012)

Un sens particulier et propre aux requins est l'électroréception, c'est à dire la perception de champs électromagnétiques. Cette perception est permise grâce à une structure appelée les ampoules de Lorenzini, et située sur le rostre et autour des yeux. Il s'agit de cellules immergées dans un gel électro-conducteur en communication avec l'environnement externe grâce à un pore épidermique. Ce « sixième sens » permet aux requins de percevoir la présence de proies dissimulées sous le sable, sans même les voir, uniquement grâce aux ondes électromagnétiques émises par tout être vivant (Hobson, 1988). Dans le cas du grand requin blanc les ampoules de Lorenzini interviendraient dans l'ultime phase de l'attaque, permettant au requin de diriger son attaque malgré l'absence de vision du fait de la rétroversion de son globe oculaire (l'absence de membrane nictitante propre aux Lamniformes oblige le grand requin blanc à révolser son globe oculaire à l'intérieur de son orbite pour le protéger d'éventuelles blessures causées par la proie) (Martin 2003).

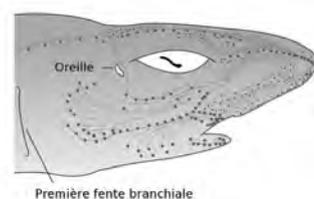


Illustration 12: Schéma de la distribution des ampoules de Lorenzini sur le rostre et autour des yeux d'un requin (extrait de Squali 1988)

Enfin le goût est le dernier sens qui intervient dans le choix final de la consommation de la proie. Cela, grâce à de nombreux récepteurs qui tapissent la bouche et le pharynx du requin et lui donnent des informations gustatives. Ce sens du goût est une ultime possibilité de discrimination de la proie et de vérification de la « comestibilité » de la proie. En effet plusieurs attaques, notamment sur des oiseaux marins, ont déjà été vues, sans que le requin ne consomme au final cette proie (Martin 2003). Tout comme les expériences menées avec des objets en plastique ont montré que si le grand requin blanc mordait dedans, il ne les avalait cependant pas.

4. Le grand requin blanc : Biologie et écologie d'un top prédateur.

a) Habitat

Le grand requin blanc évolue dans les eaux côtières et océaniques de la plupart des océans et mers tempérés et sub-tropicaux du globe (Compagno 2005). Il se concentre plus particulièrement en 8 « Great white hot spots » (Martin 2003, Compagno 2002) où son observation est plus facile : la Californie centrale (les îles Farallon, les îles Ano Nuevo), le Chili central (de Punta Angamos à Punta Lavapie), la Nouvelle Angleterre, la mer méditerranée, l'Afrique du Sud (en particulier Western Cape - dont fait partie Dyer Island, Southern Cape), le Sud de l'Australie, la Nouvelle-Zélande et le Japon (de Sendai Bay à Kumano Bay).

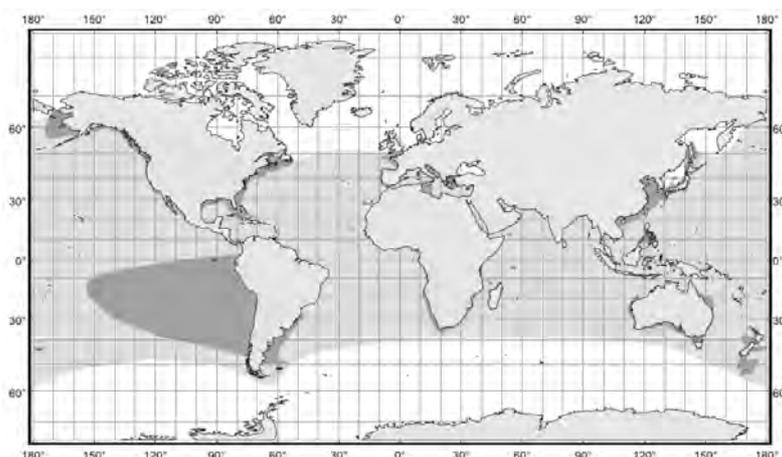


Illustration 13: Distribution mondiale du grand requin blanc (Compagno 2001)

b) Biologie reproductive et implications

Comme l'ensemble des Chondrichthyens, le grand requin blanc possède une stratégie démographique de reproduction de type K. Cette stratégie est adaptée aux populations dont les conditions de vie sont prévisibles, avec des approvisionnements réguliers en ressources et des risques faibles : les animaux investissent dans la survie des jeunes. Chez les Chondrichthyens les populations présentent une longue durée de vie, une maturité tardive, une faible fécondité, et une durée de gestation élevée, aboutissant à peu de jeunes mais beaucoup d'adultes. A l'opposé les populations de téléostéens présentent une stratégie de type r (courte durée de vie, forte fécondité, croissance rapide).

Dans le cas du grand requin blanc, ses paramètres biologiques optimisent cette stratégie reproductive K. En effet le grand requin blanc possède une longévité estimée entre 40 et 50ans – avec une taille pouvant atteindre les 6-7m. Sa maturité sexuelle survient autour de 12-17 ans chez la femelle et de 7-9 ans chez le mâle. La gestation est de type aplacentaire et vivipare, avec oophagie (les jeunes se nourrissent des œufs non fécondés dans le ventre de la mère) qui aboutit à une portée d'une dizaine de jeunes avec un sexe-ratio de 1:1. La durée de gestation serait de 18 mois, avec l'hypothèse d'une période de repos qui suivrait, de 18 mois également. Cela signifierait un cycle de reproduction de 3 ans (Mollet et al. 2002). Cette longue période de gestation assure une protection aux jeunes qui naissent avec une taille de déjà 1,2 à 1,5m (TL).

Du fait de cette stratégie reproductive, ainsi que d'une naturelle faible abondance, le grand requin blanc -comme l'immense majorité des Chondrichthyens – est particulièrement sensible à la pression de pêche qui n'a cessé d'augmenter depuis le siècle dernier. En effet, avec l'essor du marché asiatique de l'aileron de requin, dans les années 1990, la pêche s'est intensifiée notamment avec la méthode du *shark finning* (Kitchell 2002). Cette pratique consiste à ne conserver sur le bateau que l'aileron de requin et à rejeter à la mer les « bas morceaux » -autrement dit le requin mutilé - et ainsi à optimiser le nombre d'ailerons par bateau. De récentes études suggèrent que les populations de grands requins ont décliné jusqu'à 90 % (Heithaus 2008). Et en ce qui concerne le grand requin blanc, dans certains endroits comme l'Atlantique nord-ouest, sa population aurait chuté de 79 % (Baum 2003).

c) Diète alimentaire et position au sein du réseau trophique.

Le régime alimentaire du grand requin blanc se compose d'un large panel d'espèces de proies

parmi lesquelles des poissons téléostéens, d'autres requins et raies, et des mammifères marins. Cette diversité de proies s'exprime après un changement ontogénique de diète alimentaire, qui survient lorsque l'animal atteint une longueur de 3-4m (TL). Auparavant les juvéniles se nourrissent essentiellement de poissons.

Le grand requin blanc, en plus d'être un chasseur, est également un opportuniste qui n'hésite pas à profiter des carcasses de baleines qui dérivent en mer (Martin 2003, Dudley 2000). Cette activité de type *scavenging* (charognage) lui assure une formidable source d'énergie, les baleines étant une réserve de graisse considérable.

Or une étude estime que l'ingestion de 30 kg de graisse permettrait au grand requin blanc, de couvrir ses besoins énergétiques pendant un mois et demi (Carey et al. 1982). En effet, malgré des dimensions considérables, le grand requin blanc, avec un métabolisme basal relativement bas et grâce à une grande efficacité de nage (cf 3.a), semble avoir des besoins énergétiques assez bas : autour de 150 à 190 kcal/h pour un requin de 943 kg, nageant à une vitesse moyenne de 3,2 km.

De par ce régime alimentaire, sa taille et ses capacités physiques, le grand requin blanc est un apex prédateur. Cette position au sommet de la cascade trophique, est une position commune à de nombreux grands requins. Selon l'écosystème marin, ils la partagent plus ou moins, avec certains gros poissons téléostéens (thons, espadons...), et certains mammifères marins (orques par exemple) (Kitchell 2002).

Cette position au sommet de la chaîne alimentaire influence les communautés d'autres espèces par différentes interactions :

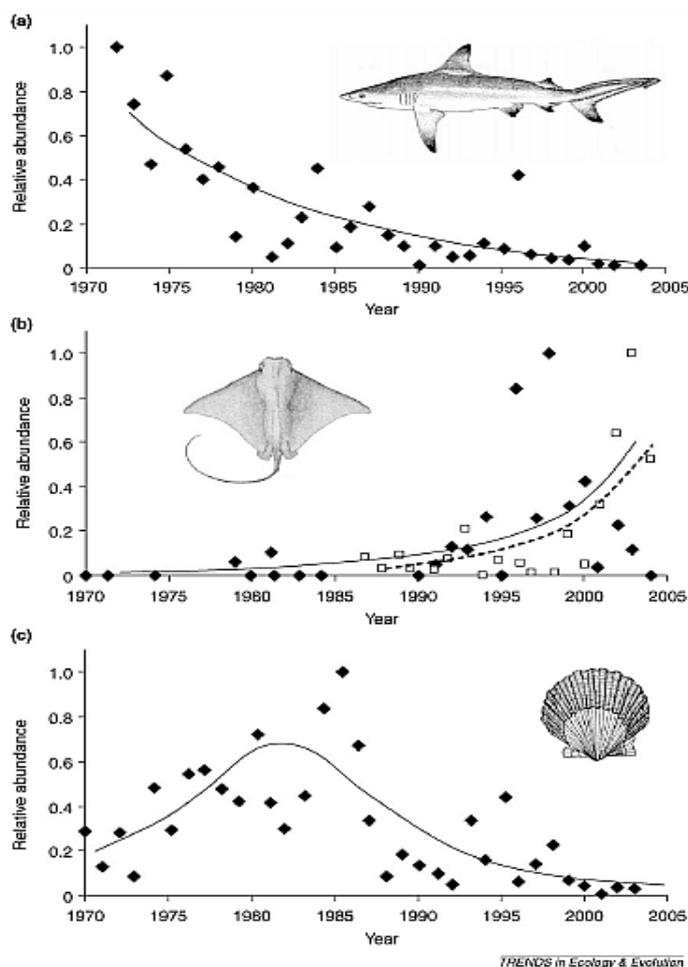
Tout d'abord par la prédation directe (ou effet léthal), qui est l'interaction directe entre le prédateur et sa proie. Il y a également l'interaction indirecte densité-dépendante ; c'est l'effet du top prédateur sur le niveau trophique encore inférieur à sa proie (l'espèce consommée par sa propre proie). Enfin il existe une interaction indirecte comportement-dépendante. C'est la modification du comportement de la proie sous l'effet du prédateur (effet risque).

Plusieurs études tentent d'évaluer l'impact des requins sur les différents niveaux trophiques des écosystèmes qui les supportent, en particulier dans une perspective de surpêche et de déclin de ces top-prédateurs. Les conclusions de ces études peuvent être variables, selon l'écosystème dans lequel on se situe.

Une étude récente s'intéresse à l'écosystème côtier de l'océan Atlantique Nord où l'augmentation des populations de proies (raies et petits requins), notamment de la population de raie chauve-souris (*Rhinoptera bonasus*) est corrélée avec le déclin, depuis 1975, de 11 espèces de grands requins. La hausse de ces populations d'espèces situées au milieu de la chaîne alimentaire – espèces dites méso-consommatrices – se répercute sur la densité de leurs propres ressources alimentaires. Ainsi, dans ce cas, la diminution de la biomasse de bivalves, notamment des pétoncles (*Argopecten irradians*) est elle-même corrélée à l'augmentation de la population de raies dont ils constituent leur régime alimentaire (cf. ill. 14). Une nette diminution qui s'est ressentie dans le commerce, par le plus faible taux de prise de pétoncles pour l'année 2003 (Myers 2007).

Cet impact des requins sur leur écosystème reste encore mal connu et doit être évalué pour chaque écosystème, en fonction des interactions qui existent. En effet, à l'opposé, une étude sur l'écosystème pélagique de l'océan Pacifique central a montré par modélisation le faible impact de la prédation des requins pour cet écosystème. Selon cette étude, la relative faible biomasse, le faible besoin alimentaire, et le lent turn-over des requins pélagiques fait que, dans ce cas là, leurs compétiteurs sympatriques (thons et espadons) constituent une plus importante composante du groupe des apex prédateurs du réseau trophique de l'océan Pacifique central Nord (Kitchell 2002). Cependant les limites de cette étude sont de différents ordres. Tout d'abord, elle se fait peut être déjà « trop tard », sur une biomasse de requins déjà faible, et donc sur un écosystème qui a peut être déjà été modifié par la perte d'une partie de ses apex prédateurs. De plus, l'écosystème sur lequel ils ont travaillé comportait une forte biomasse de thons et d'espadons parmi les prédateurs. Leurs habitudes alimentaires et leurs traits d'histoire de vie (stratégie reproductive type r) leur permettent une rapide réponse compensatrice à la perte des populations de requins, rétablissant ainsi une biomasse de prédateurs équivalente. Ce qui implique un faible effet des requins sur les stocks d'espèces proies communes à tous ces prédateurs.

En revanche dans les écosystèmes où les requins sont les seuls top prédateurs, ou dans le cas d'une interaction spécifique entre une espèce de requin et une espèce proie, l'impact peut être plus important, comme le laisse penser l'étude de Myers.



(a) L'abondance relative des grands requins, (*Carcharhinus limbatus*, par exemple), a diminué au cours des campagnes de recherche le long de la côte est des États-Unis, (b) les raies chauves-souris (*Rhinoptera bonasus*) ont commencé à augmenter, conduisant à une baisse (c) des captures de pétoncles (*Argopecten irradians*) dans la baie Nord de Caroline.

Illustration 14: L'élimination des prédateurs marins peut entraîner des effets en cascade sur les différents niveaux trophiques (méta-analyse Heithaus 2008).

En ce qui concerne le grand requin blanc il existe une interaction spécifique avec les pinnipèdes qui constituent une bonne partie de son régime alimentaire après son changement ontogénique alimentaire. Une étude sur les dynamiques du prédateur et de la proie a été effectuée en Californie. Il a été enregistré une hausse de l'incidence des morsures de requins sur les otaries des côtes californiennes depuis le milieu des années 1970 (Long et al 1996). Avant cette période, le plus faible nombre de morsures (et le plus faible taux de mortalité présumé chez les otaries) est corrélé à la mortalité des grands requins blancs juvéniles dans les filets, communément utilisés avant qu'ils soient interdits. En effet courant 1970-1980 il y a eu

mise en place d'une protection de certaines espèces de requins et de pinnipèdes. La hausse des enregistrements de morsures chez les otaries semble donc être corrélée à la hausse de prédateurs (et de proies) (Long et al 1996).

Enfin le dernier mécanisme d'interaction comportement-dépendant ne doit pas être sous estimé, même s'il n'est pas souvent pris en compte dans les analyses scientifiques. En effet les comportements d'anti-prédation peuvent entraîner chez leurs proies une limitation d'accès aux ressources et une perte en rentabilité de *foraging*. Ce qui peut conduire à une perte de fécondité de l'espèce, et altérer le taux de mortalité de la ressource qu'elle consomme, de manière absolue ou relative par rapport à une distribution spatiale ou temporelle.

Un exemple documenté est celui du requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) dont la présence à Shark Bay (Australie) est saisonnière. Dauphins (*Tursiops aduncus*), dugongs (*Dugong dugon*) et cormorans (*Phalacrocorax varius*) initialement se nourrissent dans les prairies marines peu profondes et productives. Mais à l'arrivée des requins tigres ils changent pour des habitats plus profonds et plus sûrs mais moins productifs. Cette réponse comportementale implique un coût énergétique pour les espèces proies. Ainsi, même sans prédation directe l'effet risque du requin tigre peut limiter la taille des populations proies. Indirectement les requins tigres réduisent le broutage des prairies marines dans les zones dangereuses tandis qu'ils l'intensifient dans les zones plus sûres, ce qui se manifeste sur la distribution spatiale de la teneur en éléments nutritifs des herbiers.

Des comportements d'anti-prédation chez les pinnipèdes sont très probables également, face au prédateur qu'est le grand requin blanc.

Contexte et objectifs du projet

1. Le grand requin blanc : un modèle d'étude en écologie comportementale

Un champs d'étude encore peu exploré, mais qui attire de plus en plus l'intérêt des scientifiques, est le comportement des requins. Les premières études d'éthologie et d'écologie comportementale laissent deviner une complexité comportementale et ouvrent l'horizon à de nombreux travaux de recherche (méta-analyse de Guttridge et al. 2009).

Même si la difficulté à étudier ce type d'animaux est un frein certain, de par leur habitat et leur mode de vie (Myrberg 1987), le grand requin blanc, constitue un modèle d'écologie comportementale pour plusieurs équipes de chercheurs dans le monde (méta-analyse de Barlow 1996).

Les études d'écologie comportementale du grand requin blanc se focalisent surtout sur l'activité de recherche alimentaire ou *foraging*. De par leur taille les individus sont facilement repérables, et surtout, de par leur activité de prédation en surface ils sont relativement observables. Ainsi Martin dans son ouvrage « Field Guide to the Great white shark » (Martin 2003) consacre un chapitre sur les recommandations pour bien observer en bateau cet animal. Grâce à cette relative facilité avec laquelle on peut le suivre, il est un modèle pour l'étude du comportement de *foraging* en surface. En dehors de cette activité de surface, en revanche, le grand requin blanc devient plus difficile à étudier, entre autre parce qu'il évolue à des profondeurs variables, souvent comprises entre une quinzaine et une trentaine de mètres (Goldam et al 1996), avec des descentes enregistrées jusqu'à 950m de profondeur (Bonfil et al. 2005) ; mais aussi parce qu'il possède une grande capacité migratoire. En effet, émetteurs satellites et études génétiques ont montré récemment que le grand requin blanc est un migrateur aguerri, traversant les océans et voyageant tous les ans, par exemple pour certaines populations, entre Hawaï et Mexico (Domeier et al. 2008) et pour d'autres populations entre l'Afrique du Sud et l'Australie (Bonfil et al. 2005).

A ce biais d'observation nous pouvons noter que s'ajoute également un aspect anthropocentrique, puisque la prédation est le moment où le requin peut venir au contact de l'homme. Cela constitue un biais d'intérêt certain. Le requin blanc étant une espèce particulièrement « attractive » -pour reprendre le terme de Barlow dans sa méta-analyse

(Barlow 1996) - par le mystère et la puissance qui entourent ses attaques.

2. État de l'art sur le comportement de prédation du grand requin blanc

En regard de ce comportement de prédation chez le grand requin blanc, actuellement deux modalités d'observations ont été validées sur le terrain : L'étude du comportement de prédation de surface sur des proies naturelles actives (Kimley et al. 1996, Martin et al. 2005). Et l'étude du comportement de prédation en surface sur des proies artificielles passives, reproduisant une activité naturelle de charognard ou *scavenging* (Martin 2003, Sperone et al. 2012). En effet, comme nous l'avons mentionné précédemment (cf 4.c)) le grand requin blanc est une espèce opportuniste qui sait profiter de diverses carcasses d'autres animaux marins, comme par exemple les carcasses de baleines (Martin 2003, Dudley 2000).

Qui plus est, cette dernière modalité d'observation représente un champs d'études intéressant, notamment dû au fait de la rapide montée de l'écotourisme et du développement de prestations de type *shark watching*, en particulier en Afrique du Sud. Par le biais d'appâts, les requins blancs sont attirés près des bateaux commerciaux, permettant ainsi aux hommes d'interagir avec cet animal. Le grand requin blanc monopolise actuellement pas loin de 15 % des prestations de type *shark watching* (Gallager 2013).

Pour étudier l'éventuelle mise en place d'une stratégie de chasse par le grand requin blanc, il convient de s'intéresser aux cinq composantes de l'activité de prédation : la détection, l'identification, l'approche, la capture, et la consommation (Endler 1986). De nombreuses études se sont principalement concentrées sur les deux dernières phases, en étudiant la séquence d'attaque lors de la prédation sur proies naturelles (Martin et al. 2005, Tricas and McCosker 1984, Klimley et al. 1996). Quatre phases fonctionnelles ont ainsi été mises en évidence avec 20 unités comportementales décrites au total (Martin et al. 2005).

En ce qui concerne les phases de détection et d'identification, ce sont des phases essentielles lorsqu'on s'intéresse aux mécanismes du choix de la proie. Et certaines études développent l'hypothèse d'une chasse sélective. Tout d'abord une sélection selon le type de proie a été mise en évidence (Martin 2005). Ainsi lors de la prédation du grand requin blanc sur les lions de mers (*Arctocephalus pusillus pusillus*) à Seal Island (Afrique du Sud), il a été observé une nette orientation des attaques envers les jeunes de l'année de moins d'1m. Par ailleurs, cette même étude est en faveur de choix d'attaque en fonction de facteurs environnementaux,

comme la distance aux îles, ou la luminosité. Cette idée d'une stratégie de chasse en fonction de l'environnement est également suggérée par Hammerschlag (Hammerschlag 2006) ; avec des facteurs environnementaux influents, comme la hauteur de la marée (fréquence des attaques augmentant à marée haute), la profondeur (fréquence des attaques avec un pic significatif entre 26-30m). Ou encore l'arrêt de la prédation pour des intensités lumineuses trop élevées qui diminuent le succès de chasse au delà d'un certain seuil (Martin et al. 2005, Hammerschlag et al. 2006, Pyle et al. 1996). En effet il semblerait que la technique de chasse du grand requin blanc passe par une technique de camouflage sous l'eau, ce qui est permis par une coloration plus sombre sur le dos de l'animal, et qui est plus efficace lorsque la luminosité n'est pas trop forte.

L'ensemble de ces préférences de chasse allant dans le sens de la théorie de l'*optimal foraging* ou rapport optimal entre les coûts et les bénéfices de la prédation (Emlen 1966). Elles suggèrent que le grand requin blanc ferait des choix comportementaux en fonction des informations qu'il reçoit, afin de rentabiliser au mieux son activité de chasse, qui représente en terme d'énergie et de temps dépensés un coût certain.

De même les études menées sur proies artificielles (reflétant une activité de type *scavenging*) ont mis en évidence un peu moins d'une dizaine d'unités comportementales, soit de type curiosité (pré-attaque) soit de type attaque (agressivité) (Martin 2003, Sperone et al. 2012). Ainsi à Dyer Island (Afrique du Sud), les observations ont suggéré l'hypothèse selon laquelle le comportement de prédation du grand requin blanc ne serait pas une simple réponse de type stimulus-réflexe mais une véritable stratégie comportementale pour laquelle les animaux peuvent faire preuve de plasticité comportementale (Sperone et al. 2012, Annexe 1).

Enfin le comportement du grand requin blanc est également étudié vis-à-vis d'objets inanimés ou de proies attaquées mais non consommées. Il a été montré que le grand requin blanc répond à un large panel de stimuli, et qu'il mord fréquemment des proies qu'il ne consomme pourtant pas (oiseaux marins, loutres de mer,...). (Hammerschlag 2010, Martin 2003) Que ce soit une erreur de discrimination de la proie ou une investigation volontaire d'objets inconnus, la réponse n'est pas claire.

3. Problématique

Ce travail se place dans le contexte des activités de recherche sur le grand requin blanc « Sulle

orme del Grande Squalo Bianco » de l'unité de recherche internationale « Centro Studi Squali » dont le siège est à l'Aquarium Mondo marino de Massa marittima (Italie). Cette unité est coordonnée par les universités de Calabria et de Siena (Italie), et a l'appui scientifique de l'université de Stellenbosch (Afrique du Sud). Un de ses thèmes de recherche est l'écologie comportementale du requin blanc, en particulier son comportement de *foraging*, au sein de la population de Dyer Island, en Afrique du Sud (Annexe 2).

Notre étude se focalise plus particulièrement sur l'investigation visuelle du grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*), dans le cadre d'une activité de *foraging* en surface. Nous cherchons à savoir si le requin blanc module sa prise de décision d'investigation en fonction du stimulus visuel qui lui est présenté en surface.

Cette étude se fait en relation avec la maturité alimentaire de cette espèce. En effet un changement ontogénique alimentaire survient lorsque le grand requin blanc atteint 340 cm (Estrada et al. 2006). Jusqu'alors piscivore, il va désormais inclure dans son régime alimentaire des mammifères marins. Il est alors envisageable que sa sensibilité aux stimuli, et notamment aux stimuli visuels, évolue en même temps que son régime alimentaire.

La couverture nuageuse du ciel est également prise en compte dans l'analyse des données, parce que nous travaillons sur le stimulus visuel, et que le contraste d'un objet à la surface de l'eau est fortement influencé par la luminosité. De plus comme nous l'avons vu précédemment la luminosité apparaît avoir une influence sur l'activité de *foraging* du grand requin blanc (Martin et al. 2005, Hammerschlag et al. 2006, Pyle et al. 1996).

Notre hypothèse est que le grand requin blanc, dont la vision joue un rôle essentiel dans sa prédation sur les lions de mer, intègre les informations visuelles reçues et adapte son comportement d'investigation en fonction. Cela sous-entend une capacité de discrimination visuelle suffisante et un choix d'investigation sélectif.

Cependant les fréquentes attaques, en Afrique du Sud, sur des oiseaux marins non consommés (Martin 2003), peuvent laisser penser que le requin blanc répond à une large variété de stimuli visuels. Soit parce que malgré une bonne discrimination visuelle il choisit d'investiguer l'objet

non familier, soit parce qu'il opte plutôt pour une stratégie de chasse de type spéculative – qui se base peu sur la discrimination visuelle de la proie, au profit d'une attaque rapide avec un fort taux de succès.

Pour vérifier cela, nous avons soumis l'ensemble des requins observés durant l'année 2013 à un choix visuel. Mis en condition de *foraging*, les requins étudiés ont eu le choix entre deux maquettes, l'une dont la forme est familière - forme de jeune otarie - et l'autre dont la forme est inconnue - une forme carrée. Cette étude fait suite à une étude préliminaire sur l'investigation du grand requin blanc vis-à-vis d'une maquette d'otarie, mise en parallèle à un morceau de thon utilisé traditionnellement pour attirer les requins.

Matériel et méthode

Les données utilisées sont celles récoltées par nos soins durant l'expédition hivernale du 5 au 15 mai 2013.

L'étude préliminaire est faite par nos soins, à partir de données récoltées par les membres de l'équipe scientifique italienne, au cours du mois d'avril ou de mai, lors des expéditions précédentes, de 2009 à 2012.

1. Site d'étude

L'étude est faite près de la réserve naturelle de Dyer Island ($34^{\circ} 40' 00''$ S, $019^{\circ} 26' 00''$ E), à 7,5km au large de Gansbaai, petite ville à 200km à l'est de Cape Town, en Afrique du Sud.

La réserve de Dyer Island est un archipel formé de 2 îles : Dyer Island, la plus grande, habitée par des colonies d'oiseaux marins (notamment le manchot du cap, *Spheniscus demersus*, et le cormoran du cap, *Phalacrocorax capensis*) ; et Geysers Rock, qui héberge une colonie de plus de 50 000 otaries à fourrure du cap (*Arctocephalus pusillus pusillus*). Les deux îles sont séparées par un canal maritime connu sous le nom de « Shark Alley » du fait du nombre élevé de requins blancs qui s'y trouvent.

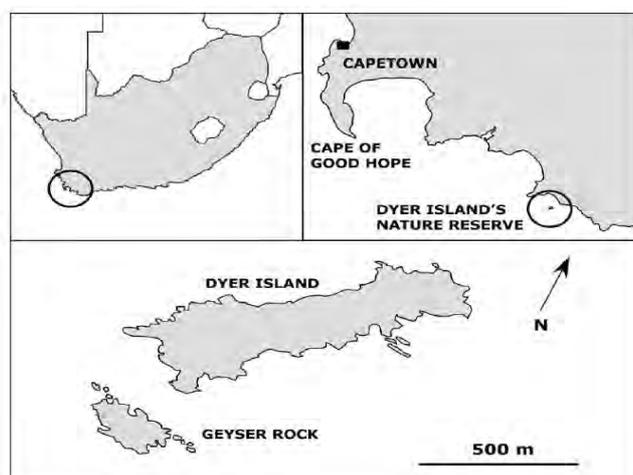


Illustration 15: carte indiquant la localisation de la réserve sud-africaine de Dyer Island (Sperone 2012)

La saison hivernale, pendant laquelle sont effectuées les expéditions, correspond aux

premières sorties en mer des jeunes otaries du cap, associées à une plus forte présence de requins.

2. Méthodes d'observation

a) Instruments et techniques d'observation

Les observations se font grâce à un bateau de 13m de long, le « barracuda », propriété de la « Shark diving unlimited » de Michael Rutzen, qui opère depuis plus de 10 ans dans ces eaux avec l'autorisation de la Marine Coastal Management, organisme de contrôle et de recherche sud-africaine. Le bateau s'ancre à 100-150m de Dyer Island, à une profondeur de 8-10m.

Les requins sont attirés grâce à la technique du *chumming* : une pâture est versée dans la mer, composée d'eau de mer, d'huile de foie de morue, de sang de thon, et de petits morceaux de poissons. Celle-ci simule la présence d'animaux blessés en mer, de manière à attirer les requins. La durée est d'environ 30 min pendant laquelle la pâture est délivrée jusqu'à l'arrivée d'un premier requin, et continue toutes les 10 minutes pour tout le reste du temps des observations.

Chaque jour 4h d'observations ont lieu du bateau.

b) Bonnes pratiques d'observation

Le *chumming* est une technique d'observation des requins blancs simulant des conditions similaires à celles d'une activité de *scavenging*.

Le risque de perturbation de leurs activités usuelles reste mineur. En effet cette pratique s'effectue dans une zone où de nombreux couloirs d'odeurs sont déjà présents. Nous ajoutons, dans ce paysage olfactif déjà chargé, un couloir d'odeur de plus pour attirer des requins. Par ailleurs l'utilisation dans un second temps d'appâts se fait en limitant au maximum le nourrissage des requins ; les appâts étant retirés le plus souvent possible avant d'être saisis par le requin.

Cela est confirmé par une récente étude effectuée en Afrique du Sud, autour de Seal Island, et qui n'a pas mis en évidence d'effet négatif de ce type de pratique sur le grand requin blanc. En effet le *chumming* est une technique utilisée également dans le cadre d'activités touristiques de type *shark watching*. Son impact sur le conditionnement des requins aux bateaux et l'impact sur leur activité de prédation naturelle sur les lions de mer ont été regardés, sans mettre en

évidence un quelconque effet négatif. Cela dans le cas d'une zone où ce type de pratique reste modéré et bien encadré (La roche 2007).

3. Récolte des données

a) Caractérisation de l'individu

Les données morphologiques sont récoltées grâce aux observations directes des requins.

La longueur totale (TL), de la pointe du rostre au bout de la queue, en position naturelle, (Mollet 1996) est estimée en prenant comme référence la longueur de la cage d'immersion, de 3m. L'estimation de la taille est faite par le même observateur. Au vu de la marge d'erreur possible, la taille est donnée au décimètre près.

Les individus sont classés en deux catégories d'âge correspondant à leur régime alimentaire. Le changement ontogénique alimentaire survient aux alentours d'une taille de 340cm (Estrada et al. 2006). Les individus d'au plus 320cm sont considérés comme des individus « jeunes » c'est à dire dont le régime alimentaire est encore exclusivement piscivore. Les individus d'au moins 360cm sont considérés comme « vieux » c'est à dire avec un régime alimentaire incluant des mammifères marins. Les individus dont la taille est comprise entre 320 et 360 cm ne sont pas classés, car d'une part ils correspondent à une période de transition, et d'autre part, au vu de notre marge d'erreur il aurait été difficile de les classer avec certitude.

La distinction des différents individus se fait par l'annotation sur leur fiche de signes distinctifs (cicatrices cutanées, parasites ou conformation particulière de la nageoire dorsale).

b) Maquettes utilisées

Le test effectué l'année 2013 met en jeu deux maquettes flottant à la surface de l'eau pendant toute la durée de l'observation.

Ce sont des maquettes en 2D, faites à partir de PVC, de couleur noire, et dont la surface approxime les 1300 cm².

La première maquette est donnée par l'équipe scientifique : c'est la maquette avec laquelle ils ont travaillé les années précédentes. Nous reprenons donc strictement ce modèle qui représente une forme animale, voulant rappeler une silhouette de jeune otarie. La taille (70cm) a été choisie au vu des préférences alimentaires du grand requin blanc au cours de la chasse.

En effet il s'oriente plus vers les jeunes de l'année de moins d'1m (Martin 2005). L'autre maquette est un carré de 36cm de côté. Les maquettes sont mises à l'eau à une distance d'environ 2m. Leur position est choisie de manière aléatoire. Elles sont tenues par deux observateurs depuis le bateau par un fil de pêche.

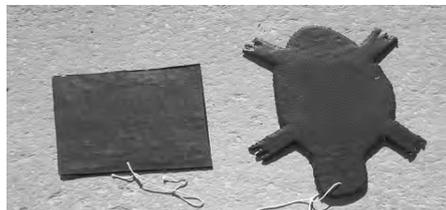


Illustration 16: Photo des maquettes utilisées pour l'expédition 2013. Sur la gauche la maquette carrée (36cm de côté) et sur la droite la maquette en forme d'otarie (70 cm de long).

c) Étude préliminaire : l'appât de thon (stimulus olfactif majeur) et la maquette d'otarie (stimulus visuel)

Test effectué pendant les expéditions 2009, 2010, 2011 et 2012.

Deux types d'appâts sont utilisés : Le premier est une tranche de thon de 2-3kg sans forme particulière, utilisée classiquement pour attirer les requins lors de « shark watching ». Le second est une maquette qui reproduit la silhouette d'une jeune otarie. Les deux types d'appâts sont mis à l'eau aux deux extrémités du bateau (proue et poupe), soit à environ 13m de distance.

d) Définition d'une approche

Une approche se définit opérationnellement comme une prise de direction du requin vers une des deux maquettes à moins de 2m de celle-ci. Si le requin ne fait que passer à côté de la maquette, sans véritablement la suivre, cela n'est pas comptabilisé. Un même requin peut faire plusieurs approches.

La maquette vers laquelle le requin a fait son approche constitue alors le choix de ce requin pour cette approche.

Parmi les approches nous distinguons le *breach*. Il s'agit d'un saut énergétique vertical, où le requin se propulse en partie ou entièrement hors de l'eau, en général la maquette dans la

gueule (Sperone 2012) (Annexe 1). Cette approche s'oppose aux autres, qui regroupent des comportements de type Ait *Folklo*, où le requin suit la maquette et/ou l'observe, avant éventuellement de la mordre.



Illustration 17: Photos de grands requins blancs (*C. carcharias*) de Dyer Island (Afrique du Sud) effectuant une approche sur l'une des maquettes. Photo de droite: un breach.

Le premier choix et le choix de chaque approche (carré ou otarie) de chaque requin sont relevés.

L'ensemble de toutes les approches enregistrées par un même requin, toutes maquettes confondues, est appelé le nombre total d'approches.

Remarque : Les définitions restent équivalentes pour l'étude préliminaire avec cette fois ci le choix entre la maquette d'otarie et l'appât de thon.

e) Conditions météorologiques

La couverture nuageuse du ciel est relevée et mesurée en Octa. C'est une mesure réalisée par le même observateur, expérimenté, tout au long de l'expédition. Un octa correspond à une fraction de 1/8^{ème} du ciel, et les valeurs vont de 0, qui correspond à un ciel parfaitement clair, à 8, qui correspond à un ciel complètement couvert.

Pour l'analyse des données, 3 intervalles de mesures sont utilisés :

- 0-1-2 octas correspondant à un ciel clair
- 3-4-5 octas correspondant à un ciel semi-nuageux
- 6-7-8 octas correspondant à un ciel couvert

4. Analyse des données et modèles statistiques développés

Les données récoltées sont retranscrites sous fichier excellence, avant d'être analysées statistiquement (Annexe 3a) et 3b)).

Les tests de Chi2 sont réalisés grâce au site de l'université de Jussieu, « Biostase, tests statistiques en ligne ».

Les modèles statistiques sont élaborés sous le logiciel R studio. Il s'agit de modèles linéaires généralisés.

a) Modélisation du nombre total d'approches d'un requin

Dans un premier temps nous comptabilisons le nombre total d'approches de chaque requin. La variable à expliquer étant un comptage, nous optons pour une régression log-normale. Nous cherchons à l'expliquer en fonction de la classe d'âge, facteur qui nous intéresse, et de l'état du ciel, qui peut avoir une influence sur le stimulus visuel. Notre modèle est le suivant :

Y_{ijk} est le nombre total d'approches du requin k d'âge i en fonction de la couverture nuageuse j .

Y_{ijk} suit une loi de Poisson, avec :

$$E(Y_{ijk}) = \mu + \text{Age}_i + \text{Météo}_j + \text{Age}_i * \text{Météo}_j$$

Où : Age_i est un facteur à deux niveaux ($i=0$: jeunes requins $\leq 320\text{cm}$ - régime piscivore ; $i=1$: vieux requins $\geq 360\text{cm}$ - régime incluant des lions de mer)

Météo_j est un facteur à 3 niveaux ($j=1$: ciel clair ; $j=2$: ciel semi-nuageux ; $j=3$: ciel couvert)

$\text{Age}_i * \text{Météo}_j$ est l'interaction des 2 facteurs

k : numéro de l'individu

b) Modélisation du test entre les deux maquettes

Notre test offre le choix à un requin entre deux possibilités : il suit donc le même raisonnement que celui d'un test « succès-échec » : A chaque approche d'un individu nous notons si c'est un « succès » (approche vers la maquette d'otarie) ou si c'est un « échec » (approche vers la maquette carrée). Cependant 2 approches faites par un même requin sont

liées entre elles, nous ajoutons alors l'effet aléatoire de l'individu.

Nous utilisons donc un modèle linéaire généralisé mixte : Nous faisons une régression logistique pour expliquer au mieux le choix (otarie/carré), en ajoutant un effet aléatoire individu.

Notre modèle est le suivant :

Y_{ijk} est l'approche k du requin l d'âge i avec une couverture nuageuse j . Elle est soit orientée vers la maquette d'otarie (« succès ») soit orientée vers la maquette carrée (« échec »).

Elle suit une loi de Bernouilli de paramètre p_{ijl} , avec p_{ijl} = probabilité de succès du requin l de classe d'âge i avec une météo j :

$$\text{logit}(p_{ijl}) = \mu + \text{Age}_i + \text{Météo}_j + \text{Age}_i * \text{Météo}_j + V_l$$

Où : Age_i est un facteur à effet fixe à 2 niveaux ($i=0$: jeunes requins $\leq 320\text{cm}$ - régime piscivore ; $i=1$: vieux requins $\geq 360\text{cm}$ - régime incluant des lions de mer).

Météo_j est un facteur à effet fixe à 3 niveaux ($j=1$:ciel clair ; $j=2$:ciel semi-nuageux ; $j=3$:ciel couvert)

$\text{Age}_i * \text{Météo}_j$ est l'interaction des 2 facteurs

V_l est l'effet aléatoire de l'individu l

et k : numéro de l'approche de l'individu l

c) Modélisation du test entre la maquette d'otarie et le morceau de thon : étude préliminaire

Nous raisonnons avec le même modèle du **b)** pour l'étude préliminaire. Le « succès » est alors une approche vers la maquette d'otarie, l'« échec » est l'approche vers le morceau de thon (Annexe 4).

Résultats

1. Description de la population

a) Répartition de la population en fonction de la taille

Depuis 2009, 136 requins ont été observés à Dyer Island et ont pu être mesurés. La moyenne de la taille de cette population est estimée à 324cm +/-66cm.

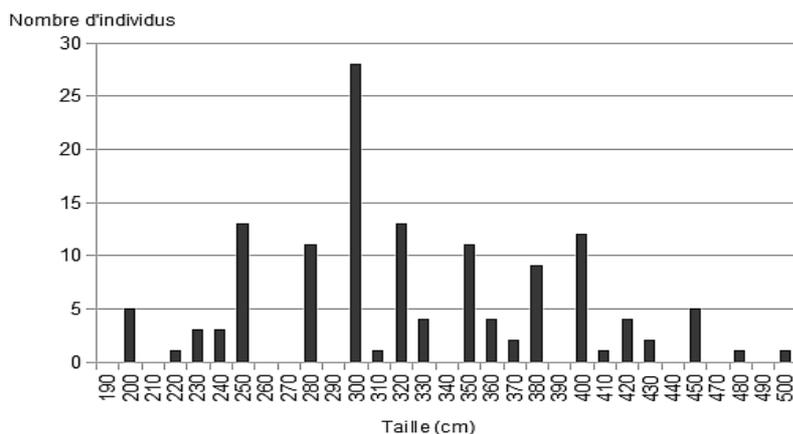


Illustration 18: Répartition, en fonction de leur taille, des 136 grands requins blancs (*C. carcharias*) mesurés au cours des expéditions de 2009 à 2013 à Dyer Island (Afrique du Sud).

Sur les 136 requins mesurés, 127 ont pu être classés dans l'une des deux catégories de classe d'âge (« jeune » ou « vieux »).

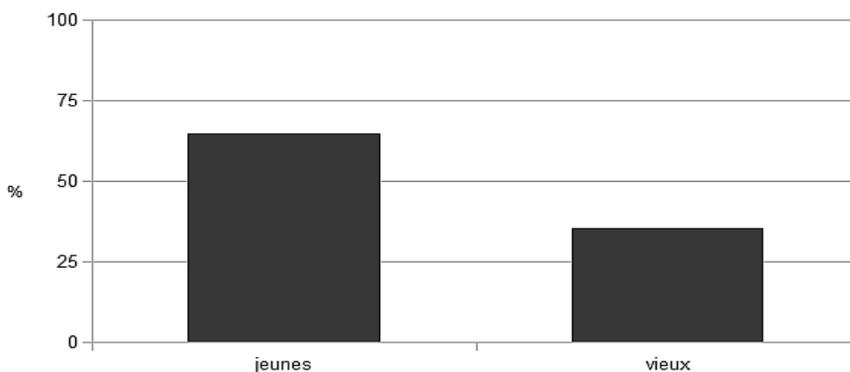


Illustration 19: Pourcentage de grands requins blancs (*C. carcharias*) mesurés à Dyer Island (de 2009 à 2013) selon leur classe d'âge (« jeunes » : requins <320cm, exclusivement piscivores ; « vieux » : requins >360cm dont le régime alimentaire inclut des mammifères marins).

Sur

l'ensemble des expéditions de 2009 à 2013, 82 requins observés correspondent à la classe « jeunes » et 45 requins à la classe « vieux ». Soient 65 % de notre population totale échantillonnée considérée comme « jeune » et exclusivement piscivore ; et 35 % considérée comme « vieille » et incluant dans son régime alimentaire des mammifères marins.

b) L'échantillon de 2013

En 2013 nous avons travaillé avec 39 individus. La moyenne de la taille de cet échantillon est de 331cm +/-70cm. Parmi eux, 34 individus sont classés dans l'une des deux catégories d'âge : 22 requins « jeunes » et 12 requins « vieux ». Nous vérifions que notre échantillon de 2013 est représentatif de la répartition « jeunes »/ « vieux » globalement observée depuis 5 ans (82 « jeunes » et 46 « vieux ») (test de Chi2 entre notre échantillon et l'échantillon de toutes les expéditions , p-value=0,94).

2. Préliminaire : Approche vers une maquette en forme d'otarie par rapport au morceau de thon utilisé traditionnellement pour le « shark watching »

Les données sont celles récoltées lors des expéditions de 2009 à 2012, par les différents observateurs présents alors. 93 requins sont exploités et classés en fonction de leur maturité alimentaire. Au total ils ont effectué 471 approches.

a) Comptabilisation des requins ayant montré un intérêt

Tout d'abord nous comptabilisons le nombre de requins qui ont fait au moins une approche vers la maquette d'otarie et ceux qui n'en ont fait aucune, se dirigeant alors exclusivement vers le morceau de thon.

| | |
|---------------------|-----------------|
| Au moins 1 approche | Aucune approche |
| 61 | 32 |

Tableau III: Classification des 93 requins blancs (*C. carcharias*) observés à Dyer Island (de 2009 à 2012) selon s'ils ont fait au moins une approche ou aucune approche vers la maquette d'otarie.

La maquette d'otarie a attiré 61 requins sur 93, soit 66 % de l'échantillon.

Puis nous regardons cela en fonction de la classe d'âge du requin.

| | Au moins une approche | Aucune approche |
|--------|-----------------------|-----------------|
| Jeunes | 38 | 22 |
| Vieux | 23 | 10 |

Tableau IV: Classification des requins blancs (*C. carcharias*) observés à Dyer Island (de 2009 à 2012) selon s'ils ont fait au moins une approche ou aucune approche vers la maquette d'otarie. Les requins sont classés en fonction de leur groupe d'âge (vieux: ≥ 360 cm, jeunes < 330 cm).

Il n'y a pas de dépendance significative entre la classe d'âge du requin et le fait qu'il se soit intéressé ou non à la maquette d'otarie (test du Chi², p-value : 0.5).

b) La première approche

| | Thon | Otarie |
|--------|------|--------|
| Jeunes | 32 | 27 |
| Vieux | 18 | 16 |
| Total | 50 | 43 |

Tableau V: Classification des 93 requins blancs (*C. carcharias*) observés à Dyer Island (de 2009 à 2012) selon leur premier choix (maquette d'otarie ou morceau de thon) de manière globale (ligne « total ») ou selon leur classe d'âge (jeune : ≤ 320 cm, vieux : ≥ 360 cm).

En ce qui concerne le premier choix, nous le regardons d'abord pour l'ensemble des requins, sans discrimination d'âge. La comparaison, entre notre échantillon observé (total des requins répartis selon leur premier choix) et une population théorique qui aurait fait son premier choix au hasard, ne nous donne pas de différence significative (test de Chi², p-value=0,61). L'échantillon observé se comporte comme s'il faisait son choix au hasard.

Ensuite nous regardons le premier choix en fonction de la maturité alimentaire : il n'y a pas de dépendance significative entre les facteurs « classe d'âge » et « premier choix » (test de Chi², p-value=0,90).

c) Choix de la maquette d'otarie ou du morceau de thon pour chaque approche

Lorsque nous appliquons notre modèle linéaire généralisé mixte (Annexe 4) nous obtenons les résultats suivants :

Le facteur « météo » n'apparaît pas comme significatif, que ce soit par une effet d'interaction

(test de Chi-2 sur la déviance de notre modèle, p-value=0,37) ou un effet uniquement additif à l'effet «classe d'âge» (p-value=0,23) (Annexe 4).

Notre modèle réduit à l'effet du facteur «classe d'âge» est alors analysé :

| Fixed effects: | | | | |
|-----------------|----------|------------|---------|----------|
| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(> z) |
| (Intercept) | -0.5780 | 0.2812 | -2.055 | 0.0398 * |
| groupe.agevieux | 0.9103 | 0.4697 | 1.938 | 0.0526 . |

Illustration 20: Résumé par R studio du modèle linéaire généralisé mixte qui donne la probabilité d'approche vers la maquette d'otarie en comparaison au morceau de thon, et ce en fonction de la classe d'âge (« jeunes » ou « vieux ») ; modèle appliqué à notre échantillon de 93 requins blancs (*C. carcharias*) observés à Dyer Island (de 2009 à 2012).

L'intercept de -0,58 est significativement différent de 0 (p-value=0,040) : les jeunes requins ont une probabilité d'approche vers le morceau de thon significativement plus élevée par rapport à la maquette d'otarie.

Le coefficient correspondant à la classe d'âge « vieux » est de 0,91. Les requins classés « vieux » ont une probabilité d'approche vers la maquette plus élevée à celle des requins classés « jeunes », avec une significativité de quasiment 5 % (p-value=0,053).

3. Test à double-choix entre deux maquettes dont la forme diffère (forme d'otarie et forme carrée)

Les données sont celles récoltées au cours de l'expédition 2013 par nous-même.

Les 34 requins, classés selon leur âge, ont effectué 114 approches (soit en moyenne 3,4 approches par requin).

a) Description qualitative des approches et conditions d'approche

De manière générale la visibilité sous l'eau était comprise entre 3 et 5m. Soit une visibilité supérieure à la distance entre nos deux maquettes (de 2m).

Sur les 114 approches observées, 5 sont de type *breach*, soit 4,4 %.

b) Le nombre total d'approches par requin selon la maturité alimentaire et la météo

Étude sur notre échantillon de 34 requins dont la maturité alimentaire est connue.

Les résultats, concernant le nombre total d'approches par requin, donnés par notre modèle

linéaire généralisé utilisant une loi de Poisson (Annexe 5) sont les suivants :

L'interaction « Météo*Age », dans un premier temps considérée, n'apparaît pas comme significative (test de Chi-2 sur la déviance de notre modèle, p-value=0,80). Nous simplifions notre modèle avec seulement l'addition des effets « classe d'âge » et « météo ». Chacun de ces effets apparaît significatif : que ce soit la classe d'âge (test de Chi-2 sur la déviance de notre modèle, p-value=0,0019) ou la météo (p-value=0,019) (Annexe 5).

L'analyse des coefficients nous donne :

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(> z) |
|-----------------|----------|------------|---------|------------|
| (Intercept) | 1.54106 | 0.15888 | 9.700 | <2e-16 *** |
| classeAgevieux | -0.56883 | 0.23540 | -2.416 | 0.0157 * |
| factor(meteo2)2 | 0.02356 | 0.22137 | 0.106 | 0.9153 |
| factor(meteo2)3 | -0.58675 | 0.25652 | -2.287 | 0.0222 * |

Illustration 21: Coefficients délivrés par R studio vis-à-vis de notre modèle linéaire généralisé dont la variable « nombre total d'approches par individu », variable qui suit une loi de Poisson, est expliquée par les facteurs «classe d'âge » (jeunes ou vieux) et météo (niveaux A=ciel clair, B=ciel semi-nuageux, C=ciel couvert). Modèle appliqué à notre échantillon de 39 requins blancs (*C. carcharias*) observés à Dyer Island en 2013.

Lorsque nous regardons l'effet de la classe d'âge : Les individus classés «vieux» font significativement moins d'approches que les individus classés «jeunes» (coefficient pour la classe d'âge «vieux»=-0,57 avec p-value=0,016).

En ce qui concerne l'effet de la météo, le nombre total d'approches diminue significativement pour un ciel très nuageux, en comparaison à un ciel dégagé (coefficient pour le ciel couvert=-0,59, p-value=0,022).

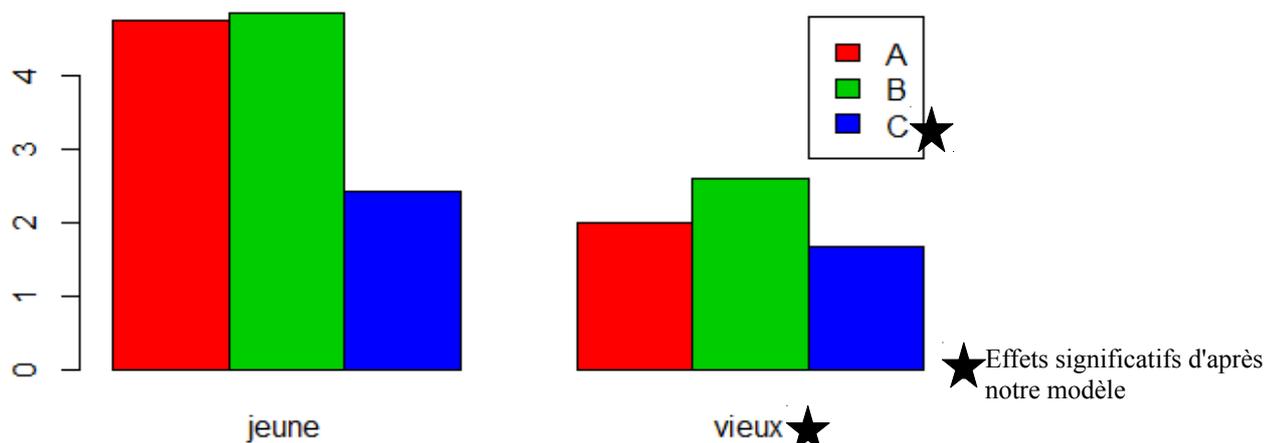


Illustration 22: Graphique du nombre total moyen d'approches par individu, en fonction de la maturité alimentaire (« jeune » ou « vieux ») et de la couverture nuageuse (A=ciel clair, B=ciel semi nuageux, C=ciel couvert) : pour notre échantillon de 39 requins blancs (*C. carcharias*) observés à Dyer Island en 2013.

c) Test du choix entre les deux types de maquettes

- Première approche

Le premier choix de chacun des 39 requins est enregistré.

| Carré | Otarie |
|-------|--------|
| 24 | 15 |

Tableau VI: Classification des 39 requins blancs (*C. carcharias*), observés à Dyer Island en 2013, selon leur premier choix (maquette carrée ou maquette d'otarie).

En comparant cet échantillon observé à une population théorique qui aurait effectué son premier choix au hasard, nous ne trouvons pas de différence significative (test de Chi2, p-value=0,30). Notre échantillon observé se comporte comme s'il faisait le choix de la maquette au hasard.

| | Carré | Otarie |
|--------|-------|--------|
| Jeunes | 17 | 5 |
| Vieux | 3 | 9 |

Tableau VII: Classification des 34 requins blancs (*C. carcharias*), observés à Dyer Island en 2013, selon leur premier choix (maquette carrée ou maquette d'otarie) et selon leur classe d'âge (jeune : < 320cm ; vieux : > 360cm).

Lorsque nous regardons le premier choix effectué en fonction de la classe d'âge, il y a une non

indépendance significative entre ces deux facteurs - classe d'âge et premier choix - (test de Chi2 avec la correction de Yates, p-value=0,0095). Ainsi le premier choix est orienté vers l'otarie pour les vieux, vers le carré pour les jeunes. Avec, comme réserve, un faible échantillon, en particulier pour le groupe des vieux.

Nous regardons si la couverture nuageuse du ciel est liée au premier choix du requin.

| | A | B | C |
|--------|---|---|---|
| Carré | 7 | 9 | 9 |
| Otarie | 2 | 6 | 7 |

Tableau VIII: Répartition des 39 requins blancs (*C. carcharias*), observés à Dyer Island en 2013, selon leur premier choix (carré ou otarie) et selon la couverture nuageuse (A:ciel clair ; B:ciel semi-nuageux ; C:ciel nuageux).

Nous observons que la météo est significativement indépendante du premier choix du requin (test de Chi2 avec la correction de Yates, p-value=0,55).

- Choix de la maquette pour chaque approche selon la maturité alimentaire

Nous regardons le choix de chaque approche (carré ou otarie) pour notre échantillon de 34 requins, classés par maturité alimentaire.

L'analyse des données par notre modèle linéaire généralisé mixte utilisant une loi de Bernouilli (Annexe 6) nous donne :

Le facteur «météo» n'apparaît pas comme significatif, que ce soit par un effet d'interaction (test de Chi-2 sur la déviance de notre modèle, p-value=0,28) ou un effet uniquement additif à l'effet «classe d'âge» (p-value=0,24) (Annexe 6).

Notre modèle est réduit à l'effet du facteur «classe d'âge».

Nous nous penchons alors sur l'effet aléatoire de notre modèle, et vérifions qu'il est justifié de l'inclure (test du ratio du likelihood, p-value=5.1e-70). De plus la normalité des effets aléatoires est vérifiée par une analyse graphique (Annexe 6).

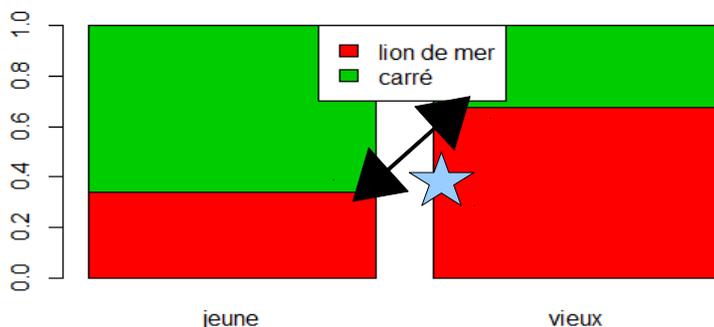
Ensuite nous regardons l'effet fixe « classe d'âge ».

| Fixed effects: | | | | |
|----------------|----------|------------|---------|----------|
| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(> z) |
| (Intercept) | -0.2675 | 0.2306 | -1.160 | 0.2460 |
| groupevieux | 0.8732 | 0.4898 | 1.783 | 0.0746 |

Illustration 23: Résumé par R studio des effets fixes du modèle linéaire généralisé mixte qui donne la probabilité d'approche vers la maquette d'otarie, par rapport à la maquette carrée, en fonction de la classe d'âge (jeunes ou vieux); modèle appliqué à notre échantillon de 34 requins blancs (*C. carcharias*) observés à Dyer Island en 2013.

En ce qui concerne cet effet fixe, l'intercept n'est pas significativement différent de 0 (p-value=0,25) : les jeunes individus ne choisissent pas de manière significative une maquette plutôt qu'une autre. Leur choix est équivalent à celui du hasard.

En revanche le coefficient pour la classe d'âge des « vieux » montre une tendance à ce que ces individus aient un comportement d'approche différent des jeunes : avec une probabilité d'approche vers la maquette d'otarie supérieure à celle des individus jeunes (coefficient=0,87). Cette préférence d'approche apparaît significative si nous considérons un niveau 10 % (p-value=0,075).



★ Effet significatif à un niveau de 10 % d'après notre modèle

Illustration 24: Graphique présentant la répartition (en taux du nombre d'approches) vers les différentes maquettes (otarie ou carré); chez les vieux ($\geq 360\text{cm}$, chasseurs de mammifères marins) et les jeunes ($\leq 320\text{cm}$, piscivores). Echantillon de 34 requins blancs (*C. carcharias*) observés à Dyer Island en 2013.

Discussion

1. Choix entre une maquette d'otarie et un morceau de thon : une étude préliminaire.

Le but de cette première étude, qui concerne les expéditions de 2009 à 2012, est de voir le comportement du grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*), de la population de Dyer Island (Afrique du Sud), lorsqu'il est confronté à un choix entre une maquette noire flottant à la surface et rappelant la silhouette d'une de ses proies naturelles (*Arctocephalus pusillus pusillus*) et une pièce de thon, dont la couleur argent contraste peu dans l'eau. Ce choix repose sur deux types de stimuli : le visuel et l'olfactif.

Nos résultats, obtenus à partir d'un échantillon de 93 individus, nous montrent tout d'abord que d'une manière globale, une bonne partie des requins observés se sont intéressés au moins une fois à la maquette d'otarie (66 % de l'échantillon). Sans différence significative entre les requins matures et les jeunes.

En ce qui concerne le premier choix fait par le requin, il y a une répartition équivalente des requins, quelque soit leur maturité alimentaire, selon qu'ils aient d'abord exploré la maquette d'otarie ou le morceau de thon. Cependant ce résultat peut s'expliquer par un facteur très limitant : la visibilité. En effet durant toutes les expéditions la visibilité a toujours été inférieure à 8m, et même fréquemment inférieure à 5m. Or la maquette et le morceau de poisson étaient à une distance de 13m environ (taille du bateau). Le requin n'avait donc pas en réalité un double-choix, il rencontrait un premier appât puis un second au cours de son exploration autour du bateau. Il est possible donc que ce résultat reflète plus l'arrivée aléatoire des requins par la proue ou par la poupe du bateau. Et en supposant que ce sont des animaux curieux, ils se sont approchés du premier appât qui s'offrait à eux.

C'est pourquoi nous étudions ensuite chaque approche par un modèle linéaire généralisé mixte (car non indépendance des approches d'un même requin). En cumulant toutes les approches, le requin a pris connaissance de tout l'environnement autour du bateau, et le biais relatif à la première approche perd de son importance. Le principal résultat à souligner est une corrélation entre la maturité alimentaire et le choix de l'appât (la maquette d'otarie ou le morceau de thon). En effet dans le cadre de ce double-choix, la probabilité d'approche vers la

maquette d'otarie est plus élevée chez les requins ayant atteint la maturité alimentaire que chez les jeunes requins, encore exclusivement piscivores, et cela avec un niveau de significativité autour de 5 %.

L'hypothèse est que la forme d'otarie flottant à la surface est un stimulus plus puissant pour les requins qui chassent ce type de proie : les requins matures. Tandis que les jeunes requins, qui ne pratiquent pas encore ce type de chasse en surface, restent plus réceptifs à un stimulus olfactif de poisson (sang de thon).

Le fait est de savoir si cette corrélation est liée au type de stimulus : les requins matures seraient plus sensibles à un stimulus visuel intense, de type objet contrastant à la surface-plutôt qu'à un stimulus olfactif intense associé à un stimulus visuel faible-un bout de thon fortement odorant, mais dont la couleur argent est peu contrastante dans l'eau. Ou, est ce que la forme du stimulus a vraiment un impact sur la prise de décision chez les individus matures. Les individus matures ont-ils véritablement discriminé une forme d'otarie, ou n'ont-ils vu qu'un objet flottant à la surface, ce qui a suffi à déclencher une réponse positive de leur part.

Pour mieux explorer ce comportement d'investigation visuelle nous avons donc mis au point un nouveau protocole avec toujours un double choix, mais cette fois-ci ce-dernier ne repose que sur la forme de l'objet. Nous avons alors deux maquettes qui ne produisent aucun autre stimulus que celui visuel, et qui ne diffèrent que par leur forme : une maquette en forme d'otarie, et l'autre de forme carrée (forme non familière aux requins). Les maquettes sont disposées à 2m de distance entre elles pour éviter le biais du manque de visibilité.

2. L'investigation visuelle chez le grand requin blanc. Expédition de 2013

a) L'effet de la météo.

Les résultats mettent en évidence une corrélation entre la couverture nuageuse et le nombre total d'approches d'un requin : par temps couvert un requin fait significativement moins d'approches (coefficient relatif au ciel couvert=-0,59 avec p-value=0,022). En revanche il n'y a pas de corrélation entre la météo et le choix de la maquette (carré ou otarie). Comme nos maquettes, objets noirs flottant à la surface de l'eau, ne sont que des stimuli visuels, la couverture nuageuse joue très certainement un rôle dans l'intensité de ce stimulus et donc dans l'intensité de la réponse du requin. Ainsi par temps couvert le contraste de nos maquettes faiblit, en même temps que la réponse des requins. Cette diminution de l'intensité du stimulus

visuel est similaire aux deux maquettes, puisque de même couleur, matériau et surface. La réponse du requin décroît donc pour un ciel couvert de manière similaire pour les deux maquettes.

Inversement d'autres études ont montré que par temps couvert la fréquence d'attaques du requin blanc augmentait (Martin et al. 2005, Hammerschlag et al. 2006, Pyle et al. 1996). Cependant il s'agissait d'attaques sur proies naturelles vivantes, et ici, nous sommes dans le cadre d'une activité de type *scavenging*, puisque nous le rappelons la technique du *chumming* simule un animal blessé ou mort. Nous pouvons supposer que les requins ne sont pas dans l'optique d'une attaque surprise par camouflage, qui fonctionnerait mieux par faible luminosité (Hammerschlag et al. 2006). D'ailleurs seulement 5 % des approches que nous avons enregistrées se rapprochent de ce type de comportement (*breach*). Dans notre contexte, les requins viennent plutôt en opportunistes, prêts à explorer la source du couloir olfactif qu'ils ont capté. En fonction de leur activité de *foraging* (chasse ou *scavenging*) les requins moduleraient donc de manière différente leur comportement face à la météo.

Enfin il n'y a pas d'effet significatif de l'interaction « classe d'âge »*« météo ». Cela nous permet de conclure que le comportement d'approche d'un requin en réponse à un stimulus visuel, en fonction de la météo ne change pas selon son âge.

b) Le comportement d'investigation visuelle au sein de la population de Dyer Island

En travaillant sur la première approche et sur l'ensemble des individus (39 requins), il s'avère que les requins blancs de la population de Dyer Island s'intéressent autant à la maquette carrée qu'à la maquette en forme d'otarie (test de Chi2 entre notre échantillon et une population théorique qui ferait son choix entre les deux maquettes au hasard, p-value=0,61).

Une étude similaire a été faite sur la population de requins blancs de Spencer Gulf, en Australie australe (Annexe 2), par Strong (Strong 1996a). Contrairement à nos résultats il trouve, sur son échantillon de 67 individus, une nette préférence des requins vers la maquette d'otarie (91 % des premières approches) par rapport à la maquette carrée.

Son protocole était similaire au nôtre, avec des maquettes en 2D, de couleur noire, d'une surface de 3025 cm², mises à l'eau dans un contexte de *chumming* pour attirer les requins, et maintenues à 2m de distance entre elles. Sa définition d'une approche est également équivalente à la nôtre. Enfin, l'échantillon sur lequel travaille Strong a une taille (TL)

moyenne de 354 +/- 70cm, ce qui comparativement à notre échantillon (331+/-70 cm), et au vu des écarts-types, ne présente pas une grande différence.

Strong met ainsi en évidence la capacité de discrimination visuelle de la forme chez le requin blanc de Spencer Gulf, et une préférence d'approche basée sur les informations visuelles reçues. Pour comprendre la différence entre nos résultats et les siens nous pouvons formuler deux hypothèses :

Tout d'abord, une différence au niveau des capacités visuelles : la population de Dyer Island n'aurait pas la capacité de discrimination visuelle. Malgré une observation des maquettes, ces requins ne seraient pas en mesure de discriminer les deux formes, contrairement à la population d'Australie. Néanmoins la suite de notre exposé tend à montrer que les requins âgés sont capables de cette distinction puisqu'ils présentent une préférence d'approche par rapport aux jeunes, bien que leurs capacités visuelles soient plus réduites (cf. 2.c)). Il est raisonnable de penser alors, que les jeunes, dont les aires visuelles cérébrales sont plus développées, ont, tout comme leurs aînés, la capacité visuelle de distinguer la forme.

Notre hypothèse principale serait plutôt liée à une différence de comportement exploratoire entre les deux populations, avec, chez la population de Dyer Island, un comportement d'investigation plus élevé, même sur des objets inconnus. Cela serait une conséquence très probable d'une plus forte compétition intra spécifique à Dyer Island.

La compétition intra spécifique a déjà été mise en évidence chez le grand requin blanc lors de *scavenging* sur une carcasse de baleine, au large de KwaZulu-Natal (Afrique du Sud) : un seul requin blanc se nourrissait à la fois, tandis que les autres tournaient autour de la carcasse (Dudley 2000, Annexe 2). De plus, toujours en Afrique du Sud, une étude a mis en évidence l'influence sociale sur le taux de succès de prédation au sein de la population de Seal Island (Martin et al. 2005, Annexe 2) : Dans les zones où la compétition est forte le requin blanc prendrait un trop grand risque à attendre les conditions optimales pour lancer son attaque. Cependant en lançant des attaques sous-optimales il augmente son taux d'échec.

La population de Dyer Island est estimée à environ 400 individus (d'après les travaux en cours d'Andreotti, doctorante à l'université de Stellenbosch), tandis que celle de Spencer Gulf est d'environ 200 individus (Strong 1996b). D'ailleurs, le fait est, que pendant notre campagne d'expédition 2013 nous avons observé 39 requins en 20h d'observation (soit 1,95 requins/h).

Strong, lui, a cumulé 900h d'observation pour observer 67 individus (soit 0,074 requin/h). La population que nous étudions est donc certainement soumise à une forte pression intra spécifique.

Or le comportement d'investigation est à voir comme un rapport entre des potentiels coûts - ou risques - (blessures, perte de temps) et des potentiels bénéfiques (nouvelle source de nourriture) (Hammerschlag 2010). Dans le cas de la population de Dyer Island, la compétition intra spécifique pourrait obliger les individus à une plus grande exploration dans le but d'augmenter leurs chances de *foraging*. Le risque de laisser échapper une source de nourriture pour un autre est trop élevé, le requin choisit d'explorer tout nouvel objet pour ne pas perdre un potentiel bénéfique, quitte à augmenter le risque potentiel de cette exploration. Nous sommes plutôt dans l'hypothèse d'un individu « risk prone », c'est à dire enclin au risque (Caraco 1981) : dans le cas d'une faible profitabilité des ressources, l'animal est plus enclin à choisir une ressource à forte variance où il peut espérer des « coups de chance » lui permettant d'atteindre ses besoins. Dans notre situation cela veut dire pour le requin, explorer des objets inconnus.

c) Différence de comportement d'investigation en fonction de la maturité alimentaire

Lorsque nous regardons le nombre d'approches en fonction de la maturité alimentaire, il apparaît que les jeunes requins font significativement plus d'approches que les vieux, toutes maquettes confondues. Cela va dans le sens d'un plus grand comportement exploratoire de la part des jeunes.

En ce qui concerne le choix de la première approche, il y a une dépendance significative entre la maturité alimentaire du requin et la première maquette qu'il décide d'approcher (test de Chi2 avec la correction de Yates, p-value=0,0095). Néanmoins, vu notre nombre d'observations limité (34 observations), et afin de mieux explorer cet aspect, nous avons alors regarder toutes les approches de chaque requin en fonction de sa maturité alimentaire.

En s'intéressant à chaque approche d'un requin nous disposons de 114 observations pour 34 requins. Dans ce cas il nous faut tenir compte de l'effet aléatoire de l'individu : en effet les approches faites par un même individu ne sont pas indépendantes entre elles (test du ratio du likelihood, p-value=5.1e-70). Nous constatons alors une différence d'investigation entre les

jeunes et les matures ayant effectué leur transition alimentaire. Avec un niveau de significativité de 10 %, nous pouvons avancer ainsi qu'il y a une corrélation entre la maturité alimentaire du requin et le choix de la maquette faite lors de son approche (carré ou otarie). En effet la probabilité d'approche vers la maquette d'otarie est plus importante pour les requins âgés que pour les requins jeunes. Avec, pour ces-derniers, une probabilité d'approche vers la maquette en forme d'otarie qui n'est pas significativement différente de la probabilité d'approche vers la maquette carrée (p -value de l'*intercept*=0,25). Nos maquettes étant équivalentes pour tout sauf pour la forme, nous pouvons alors avancer que la forme d'otarie – ou tout du moins une forme animale - influence le choix d'investigation du requin blanc lorsque celui-ci atteint sa maturité alimentaire.

Plusieurs hypothèses sont possibles pour expliquer cette différence de comportement selon la maturité alimentaire:

Soit il y a une différence dans les capacités visuelles : les jeunes requins n'ont pas encore une capacité de discrimination visuelle suffisante, alors que les requins ayant subi leur changement ontogénique alimentaire si. Nous pourrions imaginer que parmi toutes les modifications morphologiques et physiologiques qu'ils subissent à ce moment là (changement de dentition, modification du système digestif), ils subissent également une modification de leurs capacités visuelles. Cependant, une récente étude ne nous fait pas pencher en faveur de cette hypothèse là. En effet il a été montré que, bien au contraire, les aires visuelles du cerveau diminuaient significativement suite à ce changement alimentaire (Lisney et al. 2007).

L'hypothèse principale serait plutôt une différence dans la réponse aux informations perçues : Les requins plus matures et plus expérimentés dans la chasse, choisissent de manière préférentielle une forme qui leur rappelle une proie qu'ils connaissent. Un nombre d'auteurs ont suggéré qu'avec l'expérience les requins sont plus efficaces dans leurs captures (méta-analyse de Gutridge 2009). Cette amélioration de l'efficacité, pourrait passer par une prise de décision d'investigation plus nuancée en fonction des informations visuelles reçues. Les requins matures se montreraient plus sélectifs dans leur choix que les jeunes requins.

En revanche pour les jeunes, nous pouvons supposer que les deux maquettes leur sont encore peu familières. Ils font donc moins de différence significative dans le choix de leur approche. De plus le fait qu'ils explorent autant les deux maquettes, associé au fait qu'ils font un nombre

total d'approches plus élevé que les requins matures, est en faveur d'un comportement exploratoire chez le jeune plus élevé. Nous serions dans l'hypothèse d'un apprentissage par l'expérience. Cela irait dans le sens de la théorie de l'apprentissage par « essai-erreur » (Martin et al. 2005), développée par l'observation de la population de Seal Island (Afrique du Sud, Annexe 2) : Au sein de cette population les individus de moins de 350cm utilisent de plus larges aires d'activité mais ont un taux de succès de prédation plus faible ; inversement les individus de plus de 350cm utilisent des aires plus restreintes mais avec un meilleur taux de succès.

Ce comportement exploratoire du jeune serait d'autant plus fort au sein de notre population de Dyer Island qu'elle subit une forte pression intra spécifique.

Conclusion

Cette étude évalue le comportement d'approche du grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) selon la forme du stimulus visuel. De manière intéressante nous constatons qu'en première intention, deux maquettes de formes différentes (carrée et animale) sont approchées de la même manière, laissant penser à un comportement plus exploratoire de la population de Dyer Island du fait d'une forte compétition intra-spécifique.

Néanmoins, cette étude met en évidence une différence de comportement selon la maturité alimentaire. Tandis que les individus matures (taille ≥ 360 cm), ayant l'expérience de la chasse de lions de mer, semblent être plus sélectifs et sensibles au stimulus visuel de la forme dans leur choix ; les plus jeunes requins (taille ≤ 320 cm), encore peu expérimentés, présentent un plus grand comportement exploratoire, compatible avec la théorie de l'apprentissage par « essai-erreur ».

Cette étude mériterait d'être poursuivie dans les prochaines expéditions pour enrichir la banque de données et affiner notre niveau d'erreur. Par ailleurs la population de Dyer Island semble présenter un comportement de curiosité visuelle assez élevé qu'il serait intéressant d'approfondir. Que ce soit en continuant de travailler sur la forme, ou sur la couleur, ou sur la taille - la taille jouant un rôle significatif dans la sélectivité du requin blanc lors de sa chasse (Hammerschlag, 2006).

Enfin une perspective intéressante de recherche serait de pouvoir étudier ce comportement au cours du temps et non plus à un instant donné. En effet cela permettrait de voir l'évolution du comportement de l'individu face à ce même choix visuel au cours de sa transition alimentaire. Et voir ainsi s'il y a bien une différence de comportement d'un même individu avant et après son changement ontogénique alimentaire. Cela nécessite cependant la mise en œuvre sur le long terme d'un solide suivi des individus, par la photo-identification par exemple (Anderson 2011).



Illustration 25: Photo latérale gauche de la nageoire dorsale d'un grand requin blanc (*C. carcharias*) de Dyer Island (Afrique du Sud). Photo prise en 2013.

Réflexions : des requins et des hommes

Considérés comme les reliques d'un ancien temps, les requins, ces « fossiles vivants » - comme les nomme ironiquement Cuny – ont su traverser les âges grâce à une parfaite adaptation aux environnements marins qui se sont succédé. Arrivés au sommet de la cascade trophique, ils ont supplanté tous les grands carnivores marins – des poissons cuirassés aux dinosaures marins – en traversant les plus terribles crises d'extinction de la biodiversité. Peu modifiés au cours du temps, les requins ont très tôt présenté des caractères évolutifs adéquats à leurs écosystèmes. Pourtant la survie de ces formidables prédateurs marins n'est plus assurée.

Aujourd'hui, l'homme menace dangereusement ces animaux, et les conduit tout droit à l'extinction. Cette menace apparaît sous différentes manières recensées par l'IUCN : la surpêche, la pollution et la dégradation de leur habitat (Abdulla 2004).

La surpêche est constatée depuis deux décennies : les requins sont devenus la cible de pêches fructueuses, commerciales ou récréatives, avec plus de 820 000 tonnes de requins capturés rien que pour l'année 2000, selon la FAO. En particulier, comme cela a déjà été mentionné précédemment, la pratique du *shark-finning*, en gaspillant près de 95 à 98 % du requin, cause la mort de dizaines de millions de requins par an. Ces chiffres sont d'autant plus alarmants qu'ils sont sous-estimés : les requins sont également les victimes involontaires des autres pêches, constituant alors des prises accessoires. Que ce soit par la pêche au thon à la palangre en Asie, par la pêche au filet dérivant en haute mer, ou par d'autres encore, ces « prises accessoires » de Chondrichthyens sont considérables mais mal documentées. Ainsi Bonfil estime à plus d'1,3 million de tonnes la masse de requins, raies et chimères, pêchée en 1991, soit deux fois plus que les données de la FAO pour la même année !(Bonfil 1994)

Une autre menace qui pèse également sur la survie de ces prédateurs est la pollution. Ce facteur est étudié depuis peu par l'équipe scientifique autour du Dr. Primo Micarelli. En effet de par leur position en haut de la chaîne alimentaire, et de par leur longue longévité, les requins sont de puissants bio-accumulateurs de polluants. Les adultes accumulent de tels niveaux de mercure que, en Australie, les pêcheurs ont des tailles maximales limites concernant les requins capturés pour la consommation humaine. Et même en France, l'ANSES

déconseille formellement la consommation de requins aux femmes enceintes³. Les pesticides également ont entraîné de fortes concentrations de résidus chez les Elasmobranches.

Enfin le dernier type de menace est la perte et la dégradation de leur habitat. En particulier les habitats côtiers sont menacés par les activités humaines qui se sont concentrées sur les littoraux.

Aujourd'hui le bilan de l'IUCN⁴, porte à 32 % le nombre de requins et raies menacés d'extinction, en ne comptant que les espèces pélagiques (64 au total). Et parmi eux, le grand requin blanc, classé comme vulnérable d'extinction sur la liste rouge. Ce constat inquiétant a entraîné de nombreuses recommandations envers les différents gouvernements.

~

Mais aujourd'hui, la valeur d'une espèce, et la valeur de la biodiversité en général, s'exprime en dollars (Pearce 1994). Il faut alors pour protéger les requins trouver des raisons économiques mesurables. Le simple fait que ce soit un groupe majeur au sein de la biosphère, que leur histoire évolutive soit une incroyable saga, et qu'il soit un élément déterminant de nombreux écosystèmes ne suffit pas.

Comme nous l'avons déjà dit au début de ce travail, l'estimation de l'impact de ces top-prédateurs sur leurs écosystèmes est un exercice difficile. Il nécessite de connaître l'ensemble des interactions trophiques de l'écosystème, et de travailler sur un écosystème qui a encore conservé ses top-prédateurs. Mais les exemples se multiplient concernant les effets négatifs de leur déclin. Ainsi la disparition de certains récifs coralligènes pourrait être liée à la disparition des requins, qui assuraient la régulation des espèces se nourrissant de coraux.

Si leur impact a en plus une valeur économique, alors cela justifie plus facilement leur protection auprès des gouvernements. Et nous pouvons citer de nouveau l'exemple de la disparition de 11 espèces de grands requins dans l'Atlantique Nord, qui a eu des répercussions négatives sur la récolte de pétoncles, par le biais de la prolifération d'espèces méso-consommatrices (Myers 2007).

Une autre valeur économique qui se développe autour du requin est celle liée au tourisme. On

3 ANSES : <http://www.anses.fr/fr/content/consommation-de-poissons-et-exposition-au-%C3%A9thylmercure>

4 IUCN, article paru le 25 juin 2009 (<http://www.iucn.org/?3362/Third-of-open-ocean-sharks-threatened-with-extinction>)

voit apparaître une demande « d'adrénaline » et de contact avec ces « seigneurs de la mer ». A l'heure où l'on ne parle plus de « biodiversité » sans l'associer à des « services écosystémiques », certains commencent à se demander si un « bon » requin (sous-entendu un requin rentable) est encore un requin mort ?

Aux Bahamas, la question a été étudiée (Gallagher et al. 2013) : un requin gris de récif vivant rapporte 13 000\$ par an contre 50\$ pour son aileron. Avec près de 800 millions de dollars qu'ont généré un million d'interactions touristes-requins en 20 ans, les Bahamas ont très vite compris leur intérêt à protéger ces animaux, et ont même abandonné la pêche sportive des requins, finalement moins rentable que le tourisme. Les Maldives ont suivi la même voie.

Néanmoins, on peut s'interroger sur l'impact de cette forme de tourisme et de pratiques telles que nourrissage (*shark feeding*) sur l'écologie et le comportement de ces animaux (Guttridge 2009).

Le grand requin blanc est également un bon modèle de *shark watching* ; celui-ci s'étant bien développé dans des pays comme l'Afrique du Sud ou l'Australie. Encore traqué lors de pêches récréatives, au vu de la valeur de ses trophées, le grand blanc est cependant de plus en plus recherché par ce nouveau type de tourisme.

D'ailleurs le premier pays à avoir imposé une législation de protection de ce requin est l'Afrique du Sud, qui a compris qu'un profit économique durable pouvait être tiré de cet animal. En 1991, ce pays a interdit la capture et l'abattage du grand requin blanc ; ainsi que du requin baleine. En effet ces deux requins emblématiques attirent un flot de touristes considérables, assurant une source de revenus durable pour l'économie de toute une zone.

Pourtant, la majorité des plages sud-africaines sont protégées par des kilomètres de filets qui tuent chaque année plusieurs centaines de requins, tortues et mammifères marins. Heureusement, on constate une évolution des mœurs, avec la mise en place de nouveaux filets, certes nettement plus coûteux, mais inoffensifs pour les animaux. Certaines zones, comme Cape Town, considèrent certainement ces nouveaux filets comme un investissement sur le long terme pour protéger l'image d'une ville propice à l'observation des requins⁵.

~

5 Article de la BBC news Africa, 2 mai 2013 : <http://www.bbc.co.uk/news/world-africa-22387564>

Reste que de nombreux grands requins sont des migrateurs aguerris, et qu'ils ne connaissent pas de frontières. Comment alors parvenir à sauvegarder ces animaux dans les eaux internationales, où les prélèvements se font sans contrôle ?

Si on constate une prise de conscience par les gouvernements en ce qui concerne la protection des requins, le processus reste encore trop lent. Ainsi il aura fallu attendre la fin de l'année 2012 pour que l'Union Européenne interdise totalement la pratique du *shark finning*⁶, alors que ses eaux côtières ont déjà été fortement appauvries. Car si le marché de l'aileron est essentiellement asiatique, il ne faut pas oublier que l'Union Européenne est un fournisseur important et qu'en 2000 l'Espagne était second mondial en quantité de requins capturés, derrière l'Indonésie (Abdulla 2004).

Ainsi, à deux pas de chez nous, la mer méditerranée, exploitée depuis des milliers d'années par l'homme, a perdu une grande partie de sa biodiversité, et en particuliers de ses prédateurs. Tortues, mammifères marins et requins ont vu leurs populations décimées. Incroyable d'imaginer qu'il fut un temps où l'on trouvait nombre de requins marteaux, requins renards, requins makos...dans cette mer où aujourd'hui leur déclin est de plus de 96 %, quand ils ne sont pas totalement disparus (Feretti et al. 2008). Sur les 82 espèces de poissons cartilagineux que la mer méditerranée abrite, quasiment la moitié est menacée d'extinction – et 30 % n'est pas classé par manque de données ! (Abdulla 2004)

Le grand requin blanc fait partie de ces espèces menacées, et il semble que sa population ait chuté de 50 à 60 % depuis le siècle dernier. Si pendant longtemps il a été admis que la mer méditerranée n'était qu'un lieu de passage pour ce prédateur, aujourd'hui les observations de cet animal dans la mer adriatique, le détroit de Sicile et aux alentours des Baléares, indiquent qu'il s'agirait plutôt d'un lieu de résidence (Morey et al. 2003). En particulier il semblerait que le détroit de Sicile soit une zone de reproduction et de nurserie pour cet animal. Une zone critique dont il convient de tenir compte dans tout programme de conservation du grand requin blanc. Mais comment réaliser un programme de conservation efficace pour une espèce relativement rare, dont la biologie, le comportement et la distribution spatio-temporelle sont encore inconnus ?

6 Source : http://www.notre-planete.info/actualites/actu_3570_interdiction_finning_Europe.php

Ainsi, le travail de recherche portant sur ces animaux est impératif pour mener à bien leur conservation. Une conservation qui nécessite également un changement de perception par le grand public. Car si l'évolution des mœurs est notable, il faudra encore réussir à briser le mythe tenace du requin mangeur d'hommes.

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire.

Je soussigné, **Denis CORPET**, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **STEFANINI Audrey** intitulée « *Etude du comportement d'investigation du grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) en fonction du stimulus visuel, dans le cadre d'une activité de foraging en surface, au sein de la population de Dyer Island (Afrique du Sud)* » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Denis CORPET

Fait à Toulouse, le 13/09/2013
Professeur Denis CORPET
Enseignant chercheur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Alain MILON
Vu :
Le Directeur de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Professeur Alain MILON



Vu :
Le Président du jury :
Professeur Jacques POURRAT

Professeur Jacques POURRAT
Professeur des Universités - Praticien Hospitalier
SERVICE DE NÉPHROLOGIE ET IMMUNOLOGIE CLINIQUE
CHU TOULOUSE - Hôpital RANGUEIL
1, avenue Jean Poulhès
TSA 50032 - 31059 TOULOUSE Cedex 8
Fax 06 61 32 27 76

J. Pourrat

Mlle **STEFANINI Audrey**
a été admis(e) sur concours en : 2008
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le : 21/06/2012
a validé son année d'approfondissement le : 12/07/2013
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider

Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université
Paul Sabatier
Professeur Bertrand MONTHUBERT



Le Président de l'Université Paul Sabatier
par délégation,
Le vice-Président du CEVU
Arnaud LE PADELLEC
Arnaud LE PADELLEC

Références

1. ABDULLA A (2004). Status and conservation of sharks in the mediterranean sea. In *IUCN Global Marine Programme*. Published online.
2. ANDERSON SD, CHAPPLE TK, JORGENSEN SJ, KLIMLEY AP, BLOCK BA (2011). Long-term individual identification and site fidelity of white sharks, *Carcharodon carcharias*, off California using dorsal fins. *Marine Biology*, **158**, 1233-1237.
3. BARLOW GW (1996). Behavior of the white shark : An emerging picture. In *Great White Sharks : The biology of Carcharodon carcharias*. San Diego : Academic press, edited by Klimley AP, Ainley DG, p257-260.
4. BAUM JK, MYERS RA, KEHLER DG, WORM B, HARLEY J, DOHERTY PA (2003). Collapse and conservation of shark populations in the northwest Atlantic. *Science*, **299**, 389-392.
5. BERNAL D, DICKSON KA, SHADWICK RE, GRAHAM JB (2001). Review : Analysis of the evolutionnary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **129**, 695-726.
6. BONNEFONT CA (2007). *La prédation chez les requins*. Thèse de doctorat vétérinaire, Faculté de médecine de Créteil, 132 p.
7. BONFIL R, MEYER M, SCHOLL MC, JONHSON R, O'BRIEN S, OOSTHUIZEN H, SWANSON S, KOTZE D, PATERSON M (2005). *Transoceanic Migration, Spatial Dynamics, and Population Linkages of White Sharks*. *Science*, **310**, 100-103.
8. BONFIL R (1994). Overview of world elasmobranch fisheries. In *FAO Fisheries Technical Paper 341*. Rome: FAO. ISBN 92-5-103566-0.
9. CAREY FG, KANWISHER JW, BRAZIER O, GABRIELSON G, CASEY JG, PRATT HL (1982). Temperature and activities of a white shark, *Carcharodon carcharias*. *Copeia* , **2**, 254-260.
10. COMPAGNO L (2002). Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of

- Shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Hetrodontoformes, Lamniformes and Orectolobiformes). In *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No.1, Vol.2*. Rome : FAO. ISSN 1020-8682.
11. COMPAGNO L, DANDO M, FOWLER S (2005). *A Field Guide to the Sharks of the world*. First published. London : HarperCollins Publishers Ltd. 368p. ISBN 0 00 713610 2.
 12. CARACO T (1981). Risk-sensitivity and foraging groups. *Ecology*, **62**, 527-531.
 13. CRAWLEY MJ (2007). *The R book*. West Sussex, England : John Wiley & Sons Ltd. ISBN-13: 978-0-470-51024-7.
 14. CUNY G (2002). *Les requins sont ils des fossiles vivants ?* Les Ulis : EDP Sciences. 208p. ISBN 2-86883-538-4.
 15. DEMSKI LS, NORTHCUTT RG (1996). The Brain and Cranial Nerves of the White Shark : An Evolutionary Perspective. In *Great White Sharks : The biology of Carcharodon carcharias*. San Diego : Academic press, edited by Klimley AP, Ainley DG, p121-130.
 16. DOMEIER ML, NASHY-LUCAS N (2008). Migration patterns of white sharks *Carcharodon carcharias* tagged at Guadalupe Island, Mexico, and identification of an eastern Pacific shared offshore foraging area. *Marine Ecology Progress Series*, **370**, 221-237.
 17. DUDLEY SFJ, ANDERSON-READE MD, THOMPSON GS, McMULLEN PB (2000). Concurrent scavenging off a whale carcass by great white shark, *Carcharodon carcharias*, and tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*. *Fishery Bulletin*, **98**, 646-649.
 18. DULVY NK, BAUM JK, CLARKE S, COMPAGNO LJV, CORTES E, DOMINGO A, FORDHAM S, FOWLER S, FRANCIS MP, GIBSON C, MARTINEZ J, MUSICK JA, SOLDI A, STEVENS JD, VALENTI S (2008). You can swim but you can't hide : the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater ecosystems*, **18**, 459-482.
 19. EMLEN JM (1966). The role of time and energy in food preference. *American*

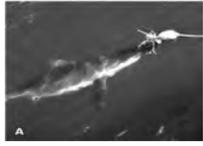
- Naturalist*, **100**, 611-617.
20. ENDLER JA (1986). Defense against predators. In *Predator-prey relationships : Perspectives and approaches from the study of lower vertebrates*. Chicago : Univ. Chicago Presse, Feder ME Lauder GV eds, p109-134.
 21. ESTRADA JA, RICE AN, NATANSON LJ, SKOMAL GB (2006). Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. *Ecology*, **87**, 829-834.
 22. FERETTI F, MYERS RA, SERENA F, LOTZE HK (2008). Loss of large predatory sharks from the mediterranean sea. *Conservation biology*, **22**, 952-964.
 23. GALLAGER AJ, HAMMERSCHLAG N (2013). Global shark currency : the distribution, frequency, and economic value of shark ecotourism. *Current Issues in Tourism*, **14**, 797-812.
 24. GOLDMAN KJ, ANDERSON SD, McCOSKER JE, KLIMLEY AP (1996). Temperature, Swimming Depth, and Movements of a White Shark at the South Farallon Islands, California. In *Great White Sharks : The biology of Carcharodon carcharias*. San Diego : Academic press, edited by Klimley AP, Ainley DG, p111-120.
 25. GOLDMAN KJ, ANDERSON SD (1999). Space utilization and swimming depth of white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the South Farallon Islands, central California. *Environmental Biology of Fishes*, **56**, 351-364.
 26. GOULD SJ (1993). *Le livre de la vie*. Édition seuil. 256p. ISBN : 2-02-019988-2.
 27. GRUBER SH, GULLEY RL, BRANDON J (1975). Duplex retina in seven elasmobranch species. *Bulletin of Marine Science*, **25**, 353-358.
 28. GUTTRIDGE TL, MYRBERG AA, PORCHER IF, SIMS DW, KRAUSE J (2009). The role of learning in shark behaviour. *Fish and Fisheries*, **10**, 450-469.
 29. HAMMERSCHLAG N, MARTIN RA, FALLOWS C, COLLIER RS, LAWRENCE R (2010). Investigatory behavior toward surface objects and nonconsumptives strikes on seabirds by white sharks, *Carcharodon carcharias*, at Seal Island, South Africa (1997-2010). In *Global perspectives on the biology and life history of the White Shark*.

- USA : CRC Press, edited by Michael L. Domeier, p 91-103.
30. HAMMERSCHLAG N, MARTIN RA, FALLOWS C (2006). Effects of environmental conditions on predator-prey interactions between white sharks (*Carcharodon carcharias*) and Cape fur seals (*Arctocephalus pusillus pusillus*) at Seal Island, South Africa. *Environmental Biology of Fishes*, **76**, 341-350.
 31. HEITHAUS MR, FRID A, WIRSING AJ, WORM B (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 202-210.
 32. HOBSON ES (1963). Feeding behaviour in three species of sharks. *Pacific Science*, vol XVII.
 33. HOBSON ES (1988). Gli organi di senso degli squali. In *Squali*. Coordinateur : Stevens JD. Milano : Libri Illustrati Rizzoli, p76-83.
 34. KINNEY MJ, SIMPFENDORFER CA (2009). Reassessing the value of nursery areas to shark conservation and management. *Conservation Letters*, **2**, 53-60.
 35. KITCHELL JF, ESSINGTON TE, BOGGS CH, SCHINDLER DE, WALTERS CJ (2002). The rôle of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the central Pacific. *Ecosystem*, **5**, 202-216.
 36. KLIMLEY AP, PYLE P, ANDERSON SD (1996). The behavior of White Sharks and their Pinniped prey during predatory attacks. In *Great White Sharks : The biology of Carcharodon carcharias*. San Diego : Academic press, edited by Klimley AP, Ainley DG, p175-191.
 37. LAROCHE RK, KOCK AA, DILL LM, OOSTHUIZEN WH (2007). Effects of provisioning ecotourism activity on the behaviour of white sharks *C. Carcharias*. *Marine Ecology Progress Series*, **338**, 199-209.
 38. LISNEY TJ, BENNETT MB, COLLIN SP (2007). Volumetric analysis of sensory brain areas indicates ontogenetic shifts in the relative importance of sensory systems. *The raffles bulletin of zoology*, **14**, 7-15.
 39. LONG DJ, HANNI KD, PYLE P, ROLETTO J, JONES RE, BANDAR R (1996)

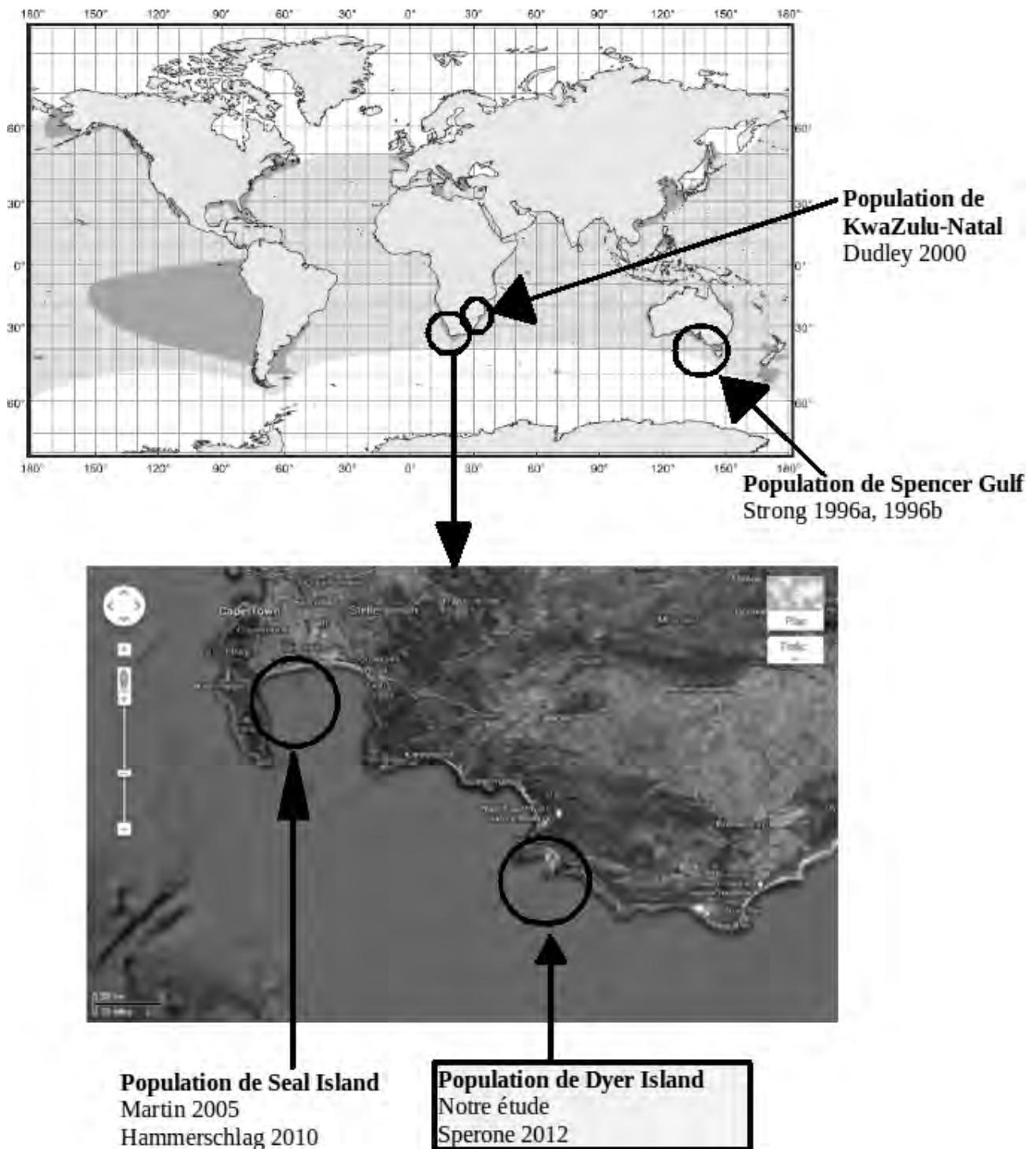
- White shark predation on four pinniped species in central California waters : geographic and temporal patterns inferred from wounded carcasses. In *Great White Sharks : The biology of Carcharodon carcharias*. San Diego : Academic press, edited by Klimley AP, Ainley DG, p263-274.
40. MARTIN RA (2003). *Field Guide to the Great White Shark*. 1e édition. Vancouver: ReefQuest center for Shark Research. 208p. ISBN : 0-9732395-0-6.
41. MARTIN RA, HAMMERSCHLAG N, COLLIER RS, FALLOWS C (2005). Predatory behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Seal Island, South Africa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **85**, 1121-1135.
42. MOLLET HF, CAILLIET GM (2002). Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices and stage-based matrix models. *Marine and Freshwater Research*, **53**, 503-515.
43. MOREY G, MARTINEZ M, MASSUTI E, MORANTA J (2003). The occurrence of white sharks, *Carcharodon carcharias*, around the Balearic islands (western mediterranean sea). *Environmental Biology of Fishes*, **68**, 425-432.
44. MYERS RA (2007). Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, **315**, 1846-1850.
45. MYRBERG AA (1987). Understanding Shark behavior. In *Proceedings of the Conference SHARKS*. Portland : Ed. Sid Cook, p41-84.
46. MYRBERG AA, GRUBER SH (1974). The behavior of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. *Copeia*, **2**, 358-374
47. PEARCE D, MORAN D (1994). *The economic value of biodiversity*. In association with the biodiversity program of the IUCN - The world conservation union. First publication. London : Earthscan publications Ltd.
48. PYLE P, ANDERSON SD, KLIMLEY AP, HENDERSON RP (1996). Environmental factors affecting the occurrence and behaviour of white sharks at the Farallon Islands, California. In *Great White Sharks : The biology of Carcharodon*

- carcharias*. San Diego : Academic press, edited by Klimley AP, Ainley DG, p281-291.
49. SPERONE E, MICARELLI P, ANDREOTTI S, BRANDMAYR P, BERNABO I, BRUNELLI E (2012). Surface behaviour of bait-attracted white sharks at Dyer Island (South Africa). *Marine Biology Research*, **8**, 982-991.
50. STRONG WJ (1996a). Shape Discrimination and Visual Predatory Tactics in White Sharks. In *Great White Sharks : The biology of Carcharodon carcharias*. San Diego : Academic press, edited by Klimley AP, Ainley DG, p229-240.
51. STRONG WR, BRUCE BD, NELSON DR, MURPHY RD (1996b). Population Dynamics of White sharks in Spencer Gulf, South Australia. In *Great White Sharks : The biology of Carcharodon carcharias*. San Diego : Academic press, edited by Klimley AP, Ainley DG, p401-414.
52. TRICAS TC (1988). Ecologia degli squali. In *Squali*. Coordinateur : Stevens JD. Milano : Libri Illustrati Rizzoli, p96-101.
53. YOPAK KE, LISNEY TJ, COLLIN SP, MONTGOMERY JC (2007). Variation in Brain Organization and Cerebellar Foliation in Chondrichthyans : Sharks and Holocephalans. *Brain. Behaviour and Evolution*, **69**, 280-300.

Annexes

| Unité comportementale | Description | |
|--------------------------------|--|---|
| <u>Spy Hop (SpH)</u> | Le requin lève les yeux vers la surface, en général avec une angulation de 45° entre la tête et la surface |  |
| <u>Tail Stand (TSt)</u> | Guidé par la vision. Arrêt à 0,5-2m de l'appât, angulation 45-90°. Position verticale, tête en eau. Immersé. |  |
| <u>Visual Inspection (VI)</u> | Guidé par la vision, le requin s'arrête proche de l'appât, à 0,5-2m et avec un angle de 0-45° |  |
| <u>Breach</u> | Avec un saut énergétique vertical, le requin se propulse en partie ou entièrement hors de l'eau, en général l'appât dans la gueule. |  |
| Tail Slap (TSI) | Puissant coup de queue à la surface. Distance 1-2m. Souvent le requin se tourne sur le côté. Entre 20-35% de son corps est émergé. |  |
| Bait Follow (BF) | Le requin se lance à la poursuite de l'appât à une distance <2m. Pour ne pas nourrir le requin l'appât est tiré vers le bateau ; le requin répond en général par une nage horizontale, à même profondeur ou légèrement en dessous de celle de l'appât. |  |
| Parading (PR) | Le requin nage doucement à la surface, à la vue de l'observateur. Distance 2-10m de l'appât. |  |
| Repetitive Aerial Gaping (RAG) | Tête hors de l'eau, le requin tourne sur le côté et ouvre ses mâchoires répétitivement. |  |

Annexe I. Description des comportements de surface observés chez le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) de Dyer Island (Afrique du Sud) en situation de chumming. (Sperone, 2012)



Annexe II. Distribution spatiale du grand requin blanc, *Carcharodon carcharias*, (Compagno 2002) et localisation de quelques populations étudiées par différentes équipes scientifiques, notamment notre population de Dyer Island (carte de google map).

| ID | Taille | <u>groupeAge</u> | <u>Nb total appr</u> | <u>meteo</u> |
|-------|--------|------------------|----------------------|--------------|
| 11_13 | 300 | jeune | 2 | 3 |
| 12_13 | 320 | jeune | 1 | 3 |
| 13_13 | 300 | jeune | 1 | 3 |
| 14_13 | 420 | vieux | 1 | 3 |
| 18_13 | 400 | vieux | 1 | 3 |
| 19_13 | 400 | vieux | 1 | 3 |
| 20_13 | 250 | jeune | 2 | 2 |
| 21_13 | 200 | jeune | 4 | 3 |

Annexe III. Extraits des données de l'expédition 2013 utilisées pour notre modélisation du nombre d'approches total.

| ID | Taille | groupe | Choix maquette | <u>meteo</u> |
|-------|--------|--------|----------------|--------------|
| 11_13 | 300 | jeune | 0 | C |
| 11_13 | 300 | jeune | 0 | C |
| 12_13 | 320 | jeune | 0 | C |
| 13_13 | 300 | jeune | 0 | C |
| 14_13 | 420 | vieux | 0 | C |
| 18_13 | 400 | vieux | 0 | C |
| 19_13 | 400 | vieux | 1 | C |
| 2_13 | 250 | jeune | 0 | B |
| 2_13 | 250 | jeune | 0 | B |

Annexe IV. Extraits des données de l'expédition 2013 utilisées pour notre modélisation du choix de la maquette (lion de mer ou carré) pour chaque approche.

Annexe V. Modèle linéaire généralisé mixte pour l'analyse du double choix maquette lion de mer/morceau de thon chez 93 requins ayant effectué 114 approches. Expéditions de 2009 à 2012.

Y_{ijk} est l'approche k du requin l d'âge i avec une couverture nuageuse j . Elle est soit orientée vers la maquette d'otarie (« succès ») soit orientée vers la maquette carrée (« échec »).

Elle suit une loi de Bernouilli de paramètre p_{ijl} , avec p_{ijl} = probabilité de succès du requin l de classe d'âge i avec une météo j :

$$\text{logit}(p_{ijl}) = \mu + \text{Age}_i + \text{Météo}_j + \text{Age}_i * \text{Météo}_j + V_l$$

Où : Age_i est un facteur à effet fixe à 2 niveaux ($i=0$: jeunes requins $< \text{ou} = 320\text{cm}$ - régime piscivore ; $i=1$: vieux requins $> \text{ou} = 360\text{cm}$ - régime incluant des lions de mer).

Météo_j est un facteur à effet fixe à 3 niveaux ($j=1$: ciel clair = octas 0-1-2 ; $j=2$: ciel partiellement nuageux = octas 3-4-5 ; $j=3$: ciel couvert = octas 6-7-8)

$\text{Age}_i * \text{Météo}_j$ est l'interaction des 2 facteurs

V_l est l'effet aléatoire de l'individu l , avec $l=[1 ; 93]$

et $k = [1 ; 18]$: numero de l'approche de l'individu l .

Script dans R :

Pour évaluer la significativité de l'interaction des deux facteurs ($\text{Age}_i * \text{Météo}_j$) nous procédons à un test de rapport de vraisemblance entre deux modèles emboîtés : le modèle complet avec l'interaction, et le modèle sans l'interaction :

```
> model<-lmer(y~groupe.age*meteo+(1|individu),family=binomial,data=modaleat2009)
> mo<-lmer(y~(1|individu),family=binomial,data=modaleat2009)
> anova(model,mo,test="Chisq")
```

| | Df | AIC | BIC | logLik | Chisq | Chi | Df | Pr(>Chisq) |
|-------|----|--------|--------|---------|--------|-----|----|---------------|
| mo | 2 | 567.79 | 576.10 | -281.89 | | | | |
| model | 7 | 572.44 | 601.52 | -279.22 | 5.3506 | | 5 | 0.3746 |

L'absence de significativité ($p\text{-value}=0,37$) nous amène à simplifier notre modèle en enlevant l'interaction :

```
> model<-lmer(y~groupe.age+meteo+(1|individu),family=binomial,data=modaleat2009)
```

De la même manière que précédemment nous testons la significativité des facteurs par un test de vraisemblance entre ce nouveau modèle et le modèle nul suivant :

```
> mo<-lmer(y~(1|individu),family=binomial,data=modaleat2009)
> anova(model,mo,test="Chisq")
```

| | Df | AIC | BIC | logLik | Chisq | Chi | Df | Pr(>Chisq) |
|-------|----|--------|--------|---------|--------|-----|----|---------------|
| mo | 2 | 567.79 | 576.10 | -281.89 | | | | |
| model | 5 | 569.44 | 590.21 | -279.72 | 4.3531 | | 3 | 0.2258 |

Nous simplifions notre modèle en enlevant le facteur météo. Nous conservons comme unique effet fixe la classe d'âge :

```
> model<-lmer(y~groupe.age+(1|individu),family=binomial,data=modaleat2009)
```

De nouveau nous testons notre modèle avec le modèle nul :

```
> m0<-lmer(y~(1|individu),family=binomial,data=modaleat2009)
> anova(model,m0,test="Chisq")
```

Data: modaleat2009bis

Models:

mobis: ybis ~ (1 | individu)

modelbis: ybis ~ groupe.age + (1 | individu)

| | Df | AIC | BIC | logLik | Chisq | Chi | Df | Pr(>Chisq) |
|----------|----|--------|-------|---------|--------|-----|----|------------|
| mobis | 2 | 567.79 | 576.1 | -281.89 | | | | |
| modelbis | 3 | 566.43 | 578.9 | -280.22 | 3.3541 | | 1 | 0.06704 . |

Le facteur groupe d'âge apparaît significatif à 7 %.

Nous détaillons notre modèle :

```
> model
```

Generalized linear mixed model fit by the Laplace approximation

| | AIC | BIC | logLik | deviance |
|--|-------|-------|--------|----------|
| | 566.4 | 578.9 | -280.2 | 560.4 |

Random effects:

| Groups | Name | Variance | Std.Dev. |
|----------|-------------|----------|----------|
| individu | (Intercept) | 2.9465 | 1.7165 |

Number of obs: 471, groups: individu, 93

Fixed effects:

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(> z) |
|-----------------|----------|------------|---------|----------|
| (Intercept) | -0.5780 | 0.2812 | -2.055 | 0.0398 * |
| groupe.agevieux | 0.9103 | 0.4697 | 1.938 | 0.0526 . |

L'intercept est significatif.

Dans notre configuration la constante *intercept* s'interprète comme le log-odds de la première modalité de la variable explicative, soit ici le groupe « jeunes ».

Ainsi nous avons $\log\left[\frac{p(\text{Otarie}|\text{jeune})}{p(\text{Thon}|\text{jeune})}\right] = -0.5780$

où $p(\text{Otarie}|\text{jeune})$ est la probabilité qu'un jeune fasse l'approche vers la maquette d'otarie, et $p(\text{Thon}|\text{jeune})$ la probabilité qu'un jeune fasse l'approche vers le morceau de thon.

D'où $\frac{p(\text{Otarie}|\text{jeune})}{p(\text{Thon}|\text{jeune})} = \exp(-0.5780) < 1$

D'où $p(\text{Otarie}|\text{jeune}) < p(\text{Thon}|\text{jeune})$

Un requin appartenant au groupe des jeunes a donc significativement plus de chances de diriger son approche vers le morceau de thon plutôt que vers la maquette d'otarie.

Et le coefficient correspondant à la classe d'âge des vieux (qui vaut 0,9) est quasiment au niveau de significativité de 5 %. Ce coefficient étant supérieur à 0 les requins de la classe vieux font significativement plus d'approche vers la maquette d'otarie que vers le morceau de thon.

Annexe VI. Modèle linéaire généralisé pour l'analyse du nombre d'approches total par requin

Y_{ijk} est le nombre total d'approches du requin k d'âge i en fonction de la couverture nuageuse j .

Y_{ijk} suit une loi de Poisson, avec :

$$E(Y_{ijk}) = \mu + \text{Age}_i + \text{Météo}_j + \text{Age}_i * \text{Météo}_j$$

Où : Age_i est un facteur à deux niveaux ($i=0$: jeunes requins $\leq 320\text{cm}$ - régime piscivore ; $i=1$: vieux requins $\geq 360\text{cm}$ - régime incluant des lions de mer)

Météo_j est un facteur à 3 niveaux ($j=1$: ciel clair = octas 0-1-2 ; $j=2$: ciel partiellement nuageux = octas 3-4-5 ; $j=3$: ciel couvert = octas 6-7-8)

$\text{Age}_i * \text{Météo}_j$ est l'interaction des 2 facteurs

$k = [1;34]$ numéro de l'individu

Script dans R studio :

```
> modele<-glm(nb.tot~groupeAge*factor(meteo), family=poisson,data=Nbtot2013)
> anova(modele, test="Chisq")
```

| | Df | Deviance | Resid. Df | Resid. Dev | Pr(>Chi) |
|--------------------------|----|----------|-----------|------------|-------------|
| NULL | | | 33 | 87.168 | |
| groupeAge | 1 | 9.6271 | 32 | 77.541 | 0.001917 ** |
| factor(meteo) | 2 | 7.9791 | 30 | 69.562 | 0.018508 * |
| groupeAge: factor(meteo) | 2 | 0.4410 | 28 | 69.121 | 0.802105 |

Les 2 facteurs « groupe d'âge » et « météo » apparaissent significatifs selon notre modèle. En revanche l'interaction n'apparaît pas significative ($p\text{-value}=0,8$). Nous l'enlevons de notre modèle.

L'analyse de notre modèle simplifié à l'addition des 2 facteurs nous donne :

```
> modele<-glm(nb.tot~groupeAge+factor(meteo), family=poisson,data=Nbtot2013)
> summary(modele)
```

Deviance Residuals:

| Min | 1Q | Median | 3Q | Max |
|---------|---------|---------|--------|--------|
| -2.1053 | -1.1778 | -0.4119 | 0.0340 | 4.6140 |

Coefficients:

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(> z) |
|----------------|----------|------------|---------|------------|
| (Intercept) | 1.54106 | 0.15888 | 9.700 | <2e-16 *** |
| groupeAgevieux | -0.56883 | 0.23540 | -2.416 | 0.0157 * |
| factor(meteo)2 | 0.02356 | 0.22137 | 0.106 | 0.9153 |
| factor(meteo)3 | -0.58675 | 0.25652 | -2.287 | 0.0222 * |

Annexe VII. Modèle linéaire généralisé mixte pour l'analyse du double choix maquette lion de mer/maquette carrée chez 34 requins ayant effectué 114 approches

Y_{ijkl} est l'approche k du requin l d'âge i avec une couverture nuageuse j . Elle est soit orientée vers la maquette d'otarie (« succès ») soit orientée vers la maquette carrée (« échec »).

Elle suit une loi de Bernouilli de paramètre p_{ijl} , avec p_{ijl} = probabilité de succès du requin l de classe d'âge i avec une météo j :

$$\text{logit}(p_{ijl}) = \mu + \text{Age}_i + \text{Météo}_j + \text{Age}_i * \text{Météo}_j + V_l$$

Où : Age_i est un facteur à effet fixe à 2 niveaux ($i=0$: jeunes requins $\leq 320\text{cm}$ - régime piscivore ; $i=1$: vieux requins $\geq 360\text{cm}$ - régime incluant des lions de mer).

Météo_j est un facteur à effet fixe à 3 niveaux ($j=1$: ciel clair = octas 0-1-2 ; $j=2$: ciel partiellement nuageux = octas 3-4-5 ; $j=3$: ciel couvert = octas 6-7-8)

$\text{Age}_i * \text{Météo}_j$ est l'interaction des 2 facteurs

V_l est l'effet aléatoire de l'individu l , avec $l=[1 ; 34]$

et $k = [1;14]$: numero de l'approche de l'individu l .

Script dans R studio :

1. Effet fixe :

Pour vérifier la significativité de notre modèle nous effectuons un test de rapport de vraisemblance entre notre modèle avec interaction au modèle nul (mo) qui correspond au modèle avec seulement l'effet aléatoire.

```
> model<-lmer(y~meteo*groupeAge+(1|ID), family=binomial, data=modaleat2013)
> mo<-lmer(y~1|ID, family=binomial, data=modaleat2013)
> anova(model, mo, test="Chisq")
```

| | Df | AIC | BIC | logLik | Chisq | Chi | Df | Pr(>Chisq) |
|-------|----|--------|--------|---------|--------|-----|----|---------------|
| mo | 2 | 162.00 | 167.47 | -79.001 | | | | |
| model | 7 | 165.71 | 184.86 | -75.854 | 6.2944 | 5 | | 0.2786 |

Notre modèle n'apparaît pas significativement différent du modèle nul.

On simplifie notre modèle en enlevant l'interaction Météo*Age :

```
> model<-lmer(y~meteo+groupeAge+(1|ID), family=binomial, data=modaleat2013)
> mo<-lmer(y~1|ID, family=binomial, data=modaleat2013)
> anova(model, mo, test="Chisq")
```

| | Df | AIC | BIC | logLik | Chisq | Chi | Df | Pr(>Chisq) |
|-------|----|--------|--------|---------|--------|-----|----|---------------|
| mo | 2 | 162.00 | 167.47 | -79.001 | | | | |
| model | 5 | 163.77 | 177.45 | -76.884 | 4.2352 | 3 | | 0.2372 |

La encore, notre nouveau modèle n'apparaît pas comme significativement différent du modèle nul.

```
> model<-lmer(y~groupeAge+meteo+(1|ID), family=binomial, data=modaleat2013)
> model
```

```

AIC   BIC logLik deviance
163.8 177.4 -76.88   153.8
Random effects:
Groups Name      Variance Std.Dev.
ID      (Intercept) 0.085312 0.29208
Number of obs: 114, groups: ID, 33

```

```

Fixed effects:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)  -0.2490    0.3399  -0.732  0.4638
groupeAgevieux  0.9552    0.5260   1.816  0.0694 .
meteob         0.1451    0.4848   0.299  0.7647
meteoc        -0.4001    0.5610  -0.713  0.4758

```

On simplifie notre modèle en enlevant le facteur météo et en ne conservant que l'effet de la classe d'âge :

```

> model<-lmer(y~groupeAge+(1|ID),family=binomial,data=modaleat2013)
> mo<-lmer(y~1|ID,family=binomial,data=modaleat2013)
> anova(model,mo,test="Chisq")
> anova(mf,m,test="Chisq")

```

```

      Df   AIC   BIC logLik Chisq Chi Df Pr(>Chisq)
mo      2 162.0 167.47 -79.001
model   3 160.9 169.10 -77.448 3.1066    1  0.07797

```

Notre modèle réduit au facteur groupe d'âge apparaît significatif à 8 %.

```

> model<-lmer(y~groupeAge+(1|ID),family=binomial,data=modaleat2013)
> model

```

Generalized linear mixed model fit by the Laplace approximation

```

AIC   BIC logLik deviance
160.9 169.1 -77.45   154.9
Random effects:
Groups Name      Variance Std.Dev.
ID      (Intercept) 0.076216 0.27607
Number of obs: 114, groups: ID, 33

```

```

Fixed effects:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)  -0.2675    0.2306  -1.160  0.2460
groupevieux   0.8732    0.4898   1.783  0.0746

```

L'intercept n'est pas significatif (p-value=0,25).

Dans notre configuration la constante *intercept* s'interprète comme le log-odds de la première modalité de la variable explicative, soit ici le groupe « jeunes ».

Ainsi nous avons $\log\left[\frac{p(\text{Otarie|jeune})}{p(\text{Carré|jeune})}\right] = 0$ selon l'hypothèse nulle.

où $p(\text{Otarie|jeune})$ est la probabilité qu'un jeune fasse l'approche vers la maquette d'otarie, et $p(\text{Carré|jeune})$ la probabilité qu'un jeune fasse l'approche vers la maquette carrée.

D'où $p(\text{Otarie|jeune}) = p(\text{Thon|jeune}) = 0,5$

Selon notre modèle les requins classés jeunes ont autant de chances d'orienter leur approche vers la maquette animale que vers la maquette carrée.

Et le coefficient correspondant à la classe d'âge des vieux (qui vaut ~0,9) est à un niveau de significativité de 7,5 %. Ce coefficient étant supérieur à 0 les requins de la classe vieux ont une

probabilité d'approche vers la maquette animale supérieure à la probabilité d'approche des jeunes vers cette même maquette. Comme cette probabilité est de 0,5 les requins classés vieux ont une probabilité significativement plus élevée de faire une approche vers la maquette d'otarie que vers le morceau de thon.

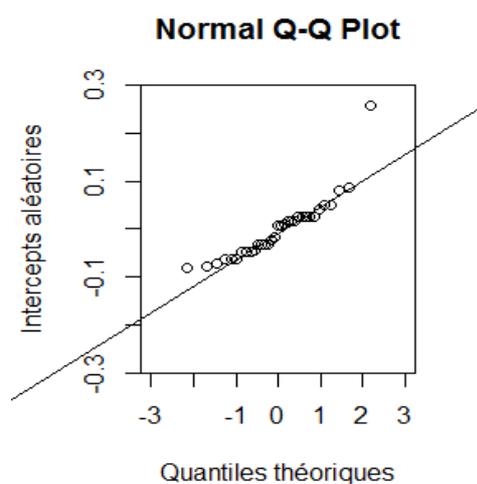
2. Effet aléatoire :

Pour vérifier la significativité de notre effet aléatoire nous comparons notre modèle au modèle avec uniquement l'effet fixe, par un test de ratio du likelihood :

```
> model<-lmer(y~groupeAge+(1|ID), family=binomial, data=modaleat2013)
> mfixe<-glm(y~groupe, family=binomial, data=modaleat2013)
> chi<--2*(logLik(mfixe)+logLik(model))
> pchisq(chi, df=1, lower.tail=F)
[1] 5.103353e-70
```

On vérifie également la normalité des effets aléatoires :

```
> par(mfrow=c(1,4))
> plot(mfixe)
> ui<-ranef(model)$ID[["(Intercept)"]]
> par(mfrow=c(1,2))
> qqnorm(ui, ylab="Intercepts aléatoires", xlab="Quantiles théoriques",
+ xlim=c(-3,3), ylim=c(-0.3,0.3))
```



TITRE : Etude du comportement d'investigation du grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) en fonction du stimulus visuel, dans le cadre d'une activité de foraging en surface, au sein de la population de Dyer Island (Afrique du Sud).

RESUME :

Les travaux de recherche présentés dans ce mémoire ont été effectués au sein de l'unité de recherche du « Centro Studi Squali » (Italie). L'un des thèmes majeurs développés par cette équipe est le comportement de prédation de la population de grands requins blancs (*Carcharodon carcharias*) de Dyer Island (Afrique du Sud).

Cette étude se focalise plus particulièrement sur l'investigation visuelle du grand requin blanc, dans le cadre d'une activité de foraging (recherche alimentaire) en surface. L'expédition scientifique de 2013 s'est concentrée sur un test d'approche entre deux maquettes inanimées en surface, l'une de forme familière (lion de mer) et l'autre de forme inconnue (carré). Les 34 requins observés au cours de cette année ont montré, à travers 114 approches, un intérêt envers les deux maquettes. Cet intérêt varie cependant en fonction du régime alimentaire du requin : en effet les requins plus âgés, dont le régime alimentaire inclut des mammifères marins, présentent une préférence d'approche vers la maquette en forme de lion de mer par rapport aux jeunes requins exclusivement piscivores, avec une probabilité d'erreur de 7,5% selon notre modèle linéaire généralisé mixte.

Le mémoire contient un état de l'art sur le comportement de prédation du grand requin blanc, il expose le protocole expérimental, élaboré suite à l'étude préliminaire des expéditions précédentes, puis appliqué pendant la campagne d'observation 2013. Enfin il présente et discute les résultats obtenus à partir de notre modèle statistique.

MOTS-CLEFS : grand requin blanc, écologie comportementale, foraging, investigation visuelle.

TITLE : Study of the behavior of investigation of the great white shark (*Carcharodon carcharias*) according to the visual stimulus, within the framework of an activity of foraging on surface, within the population of Dyer Island (South Africa).

SUMMARY

The research presented in this thesis was carried out within the research unit of the « Centro Studi Squali » (Italy). One of the major themes developed by this team is the predatory behaviour of the population of Great white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Dyer Island (South Africa).

This study specifically deals with the visual investigation of the Great white shark, in the context of foraging activity. The scientific expedition of 2013 focused on an approach test between two inanimate decoys at surface, a familiar shape (seal lion) and an unknown shape (square). The 34 sharks observed during this year have shown, through 114 approaches, an interest in both shapes. This interest, however, varies depending on the diet of the shark : indeed older sharks, whose diet includes marine mammals, have a preference approach to the shape of seal lion against young exclusively fish-eating sharks, with an error probability of 7.5% from our generalized linear mixed model.

The memory contains a state of the art on the predatory behaviour of the Great white shark, it exposes the experimental protocol, developed in response to the preliminary study of previous expeditions, and applied during the observation year 2013. Finally, it presents and discusses the results obtained from our statistical model.

KEY WORDS : great white shark, behavioural ecology, foraging, visual investigation.