



HAL
open science

Base de référence, impacts anthropiques et mesures de protection pour les requins récifaux de Nouvelle-Calédonie

Jean-Baptiste Juhel

► **To cite this version:**

Jean-Baptiste Juhel. Base de référence, impacts anthropiques et mesures de protection pour les requins récifaux de Nouvelle-Calédonie. Ecosystèmes. Université de la Nouvelle-Calédonie, 2016. Français. NNT : 2016NCAL0002 . tel-02936239

HAL Id: tel-02936239

<https://unc.hal.science/tel-02936239>

Submitted on 11 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Thèse de doctorat de l'Université de la Nouvelle-Calédonie

Ecole doctorale du Pacifique (ED469)

Spécialité Ecologie marine

Présentée par **Jean-Baptiste JUHEL**

Pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de la Nouvelle-Calédonie

**Base de référence, impacts anthropiques et mesures de protection
pour les requins récifaux de Nouvelle-Calédonie**



Soutenue le 24/02/2016 à l'Université de la Nouvelle-Calédonie, devant le jury composé de:

COUTURES Emmanuel	Province Sud, Nouvelle-Calédonie	Examineur
FRIEDLANDER Alan	University of Hawaii	Rapporteur
KULBICKI Michel	IRD	Examineur
MOUILLOT David	UM	Co-directeur
SALA Enric	National Geographic	Rapporteur
VIGLIOLA Laurent	IRD	Co-directeur
WANTIEZ Laurent	UNC	Directeur

Thèse de doctorat de l'Université de la Nouvelle-Calédonie

Ecole doctorale du Pacifique (ED469)

Spécialité Ecologie marine

Présentée par

Jean-Baptiste JUHEL

Pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université de la Nouvelle-Calédonie

**Base de référence, impacts anthropiques et mesures de protection
pour les requins récifaux de Nouvelle-Calédonie**

Soutenue le 24/02/2016 à l'Université de la Nouvelle-Calédonie, devant le jury composé de:

COUTURES Emmanuel	Province Sud, Nouvelle-Calédonie	Examineur
FRIEDLANDER Alan	University of Hawaii	Rapporteur
KULBICKI Michel	IRD	Examineur
MOUILLOT David	UM	Co-directeur
SALA Enric	National Geographic	Rapporteur
VIGLIOLA Laurent	IRD	Co-directeur
WANTIEZ Laurent	UNC	Directeur

Laboratoires d'accueil et direction scientifique :

Laurent WANTIEZ (maitre de conférence, HDR)

EA4243 Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE)

Université de la Nouvelle-Calédonie

BPR4, 98851 Nouméa, Nouvelle-Calédonie.



Laurent VIGLIOLA (chargé de recherche)

LABEX Corail, Unité de Recherche 250 ENTROPIE

Ecologie marine tropicale des océans Pacifique et Indien

Institut de Recherche pour le Développement (IRD)

BPA5, 98848 Nouméa, Nouvelle-Calédonie.



David MOUILLOT (Professeur des universités)

LABEX CeMEB, Unité Mixte de Recherche CNRS-IFREMER-IRD-UM 9190 MARBEC

Marine Biodiversity, Exploitation and Conservation

Université de Montpellier

CC 093, 34 095 Montpellier Cedex 5, France.



Cette thèse est
dédiée à tous ceux qui, comme moi, ont
voué leur vie à construire un monde plus
juste.

Vous qui arrivez après moi, puisse mon
travail vous être utile...

JB Juhel.



« Dans la vie, rien n'est à craindre, tout est à comprendre... »

Marie Curie (1867-1934)

« L'éducation est l'arme la plus puissante qu'on puisse utiliser pour changer le monde. »

Nelson Mandela (1918-2013)

Remerciements

Je souhaite remercier Alan Friedlander et Enric Sala d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse. Merci à Emmanuel Coutures, Examineur et membre de mon comité de thèse pour son expertise appliquée. Merci à Michel Kulbicki d'être le président de mon jury et membre de mon comité de thèse. Son apport scientifique a été très précieux tout au long de ces travaux.

Merci à la fondation TOTAL qui a financé le projet PRISTINE auquel se rattache cette thèse. Son soutien a permis l'acquisition d'informations essentielles sur les récifs isolés du Pacifique Sud et la gestion des écosystèmes coralliens de Nouvelle-Calédonie. L'axe de recherche portant sur les requins a montré d'excellents résultats et ouvre la voie à de nouvelles études cruciales pour comprendre l'impact des activités humaines sur ces prédateurs.

Un grand merci à David Mouillot (UM2) qui m'a recruté pour ce projet et qui m'a donné ma chance. Sa vision radicalement tournée vers l'avenir et l'innovation, associée à sa grande maîtrise scientifique m'a souvent rappelé que la technique n'était pas une limitation mais un défi à relever. Sa participation dans ces travaux a été déterminante sur beaucoup d'aspects.

Merci à Laurent Vigliola qui a accompagné mon travail quotidien et mes nombreuses missions à travers le Pacifique Sud. Sa volonté d'aller de l'avant a grandement contribué à l'expansion des activités de recherches du laboratoire. Sous son impulsion, c'est un nouvel axe de recherche qui se développe et qui permet la mise en place de collaborations internationales de haut niveau scientifique dans l'étude des Elasmobranches. Je suis heureux et fier d'avoir pu contribuer à cette dynamique.

Merci à Laurent Wantiez, le meilleur connaisseur des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. Sa longue expérience de plongeur a été essentielle dans ces travaux de thèse. Grâce à lui, j'ai pu être employé par l'université, mener à bien ces travaux de recherche et acquérir des compétences d'enseignement importantes pour mon avenir professionnel.

Laurent V., Laurent W. et David M. ont formé le meilleur encadrement en trio qu'un doctorant puisse espérer. Le travail réalisé ici est avant tout un travail d'équipe dont je suis très fier.

Merci à Claude Payri, directrice de l'unité Entropie, de m'avoir accueilli au sein de l'équipe.

Merci à Tom Letessier, compagnon de mission et collaborateur, pour m'avoir appris les méthodes des caméras appâtées et pour m'avoir formé pendant nos missions océanographiques. Merci à Jessica Meeuwig pour m'avoir accueilli dans son équipe à Perth pendant un mois et pour la collaboration importante qui s'est formée entre nos laboratoires.

Un ENORME merci à Gérard Mou-Tham (qui doit être dans les remerciements de tous les doctorants de l'équipe) pour le travail interminable de traitement des vidéos, identification des poissons et préparation du matériel. Merci également aux autres techniciens: Joseph Baly (recruté lui aussi pour regarder des films de poissons), Christophe Peignon, John Butscher (qui a sauvé des caméras le long de la côte ouest) et Philippe Tirard (à la retraite, mais ça compte) pour ses conseils et ses anecdotes de pêche aux requins. Merci à Miguel Clark et Philippe Naudin pour avoir géré le pilotage des petites embarcations (avec parfois des mésaventures épiques). Merci à Sione Mailau, membre du département des pêches du royaume de Tonga pour son aide sur le terrain dans les récifs isolés de Minerve et d'Ata. Merci à José Fabricio Vargas pour les illustrations de requins utilisées dans ce manuscrit.

Merci au gouvernement de Nouvelle-Calédonie, à la Province Sud et la Province Nord d'avoir autorisé ces travaux, permis de recenser les populations de requins dans la réserve Merlet et permis l'utilisation de l'Amborella (navire du gouvernement). Merci à la flotte océanographique française de nous avoir permis d'utiliser l'Alis avec lequel nous avons accompli tant de choses.

Merci à l'équipage de l'Alis et de l'Amborella pour leur excellent travail et leurs efforts. Soulever 40kg d'acier plusieurs fois par jours a demandé des efforts considérables. Merci d'avoir pris la peine d'embarquer des caméras et de les avoir déployé en l'absence de l'équipe scientifique. Merci pour tous les souvenirs de ces campagnes à travers le Pacifique Sud allant des fois où nous avons failli nous échouer, couler, passer dans l'hélice du bateau (tout ceci avec une odeur de sardine pourrie, évidemment) aux souvenirs plus joyeux des jeux avec les dauphins, des escales en Polynésie, la découvertes d'îles désertes et de paysage fantastiques.

Merci à Olivier Cohen pour m'avoir aidé sur les logiciels SIG. Merci à Pascal Pagand pour les cours et les rigolades.

Parmi les doctorants que j'ai rencontré, je tiens à remercier Marion Cuif (et les repas sur la plage), Stéphanie D'Agata (et nos aventures à travers le Pacifique), Marine Briand (si loin dans son bureau de l'UNC), Christelle Paillon (et ses conseils avisés), Laury Dijoux (et nos discussion d'artisanat), Josina Tiavouane (la présence féminine du bureau), Patrick Houssard (compagnon de bureau fin valable), Magali Teurlai (et les modèles multifactoriels multivariés et multitrucs), Carine Bourgeois ("elle est où la poulette?") Chloé Martias (et sa bonne humeur constante) et Germain Boussarie (la relève officielle). Sans oublier Sebastien Trappes ancien post-doc de l'équipe.

Merci à tous les stagiaires qui ont croisé ma route le temps de leur venue sur le caillou, Anne Philline Fritsche (ma petite Allemande préférée, actuellement entrain d'élaborer son plan d'hégémonie

mondiale), Loeiza Lancelot, Claire Chauveau, Aurore Receveur, Marylin Deas, Sarah Bernard, Shani Lacombe, Mathilde Méheut, Lucie Lobrot, Niels Gins, Thomas Bockel et Aimie Berger D'Auxerre, Roxelanne Cakir, Alexandra Foetisch (mes Super Nanas) ... (Pardon pour ceux que je n'ai pas cité).

Merci aux générations successives du loft pour m'avoir fait oublier le travail pendant quelques heures (et quelques soirées). Un grand merci aux étudiants qui ont participé à mes travaux : Auriane Jones, Antoine Ricouard, Marie Laëtitia Quill. Puisse leur avenir professionnel se passer sous les meilleurs auspices.

Un grand merci à Alizé Mercier qui a pu suivre l'évolution de mes travaux et qui a réussi à me supporter au quotidien. Son soutien de chaque instant m'a permis de conserver un peu de santé mentale (et recoller les paniers cassés sans sortir des chantiers battus, et ça, ça c'est important...où suis-je...)

Merci à ma famille d'avoir toujours cru en moi et de suivre mes avancées avec autant d'intérêt. Le pigeon voyageur de la famille va peut être revenir pour quelques temps, qui sait ?

Enfin, j'ai une pensée particulière pour Elodie Raimondi pour m'avoir fait tenir mon premier requin sur une plage de Polynésie dans le froid et les moustiques. Mon seul regret aura été de ne pas avoir pu lui montrer les requins de Nouvelle-Calédonie.

A l'heure où je rédige la dernière page de ce manuscrit comme j'écrirais la dernière page d'un chapitre de ma vie, je me souviens. Je me souviens des difficultés et la joie de les avoir surmontées. Je me souviens de ces instants fragiles où tout peut basculer, où une simple erreur peut faire écrouler des jours de travail comme on balayerait un château de carte du revers de la main. Mais je me souviens de ce jeune étudiant qui rêvait d'accomplir de grandes choses et des promesses qu'il s'était faites. Alors je me dis que, peu importe les difficultés, peu importe les jours de travail réduits à néant, je me relèverai toujours et je travaillerai plus dur encore.

Après tout, la recherche n'est pas une sinécure ... (c'est pas faux).



Avant propos

Contexte institutionnel

La présente thèse s'inscrit dans une démarche d'évaluation des populations de prédateurs marins apicaux en Nouvelle-Calédonie en vue d'étudier leur répartition et d'assurer leur préservation. Elle fait partie intégrante du projet PRISTINE financé par la fondation Total qui vise à étudier les écosystèmes coralliens quasi-vierges d'impacts humains du Pacifique pour établir une base de référence sur leur composition et leur fonctionnement.

Ce travail a été réalisé dans les locaux de l'IRD de Nouméa au sein de l'équipe ENTROPIE. L'Université de la Nouvelle-Calédonie a fourni le cadre institutionnel via l'école doctorale du Pacifique (ED469). L'université de Montpellier a fourni un apport scientifique et m'a accueilli lors des missions en France métropolitaine.

Une collaboration importante a été développée avec le *Centre for Marine Futures (CMF), University of Western Australia (UWA)* via Tom Bech Letessier et Jessica Meeuwig qui ont fourni le matériel vidéo sous marin et transmis les compétences de traitement vidéo en m'accueillant au sein de leur laboratoire.

Contributions

Cette thèse a bénéficié de la contribution d'étudiants en stage qui ont participé aux sorties sur le terrain et aux traitements des vidéos:

- **Auriane Jones**, Master 2 à l'Université de Montpellier. "*Grey reef shark (Carcharhinus amblyrhynchos) behaviour along a gradient of human impacts in New Caledonia*", sous la direction de Laurent Vigliola, Laurent Wantiez, David Mouillot.
- **Antoine Ricouard**, Licence 1 à l'Université de Marseille. Introduction aux méthodes de recensement de la biodiversité marine et mesures de taille par vidéo stéréoscopique.
- **Marie Laëtitia Quilichini**, Licence 3 à l'Université de la Nouvelle-Calédonie. Traitement de vidéos stéréoscopiques, identification d'espèces et mesures de taille.

Articles issues des travaux de thèse:

Juhel JB, Wantiez L, Mouillot D, Mailau S, Vigliola L (2014) Occurrence of sub-adult tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in a small and very remote atoll lagoon. *Marine Biodiversity*, DOI: 10.1007/s12526-014-0246-z (**Annexe 1**)

Letessier TB, **Juhel JB**, Vigliola L, Meeuwig JJ (2015) Low-cost small action cameras in stereo generates accurate underwater measurements of fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*; 466: 120-126. DOI: 10.1016/j.jembe.2015.02.013 (**Chap. 3**)

Juhel JB, Vigliola L, Mouillot D, Kulbicki M, Letessier TB, Meeuwig JJ, Wantiez L (*submitted to Current Biology*) Human proximity impairs the protection of reef sharks (**Chap. 4**)

Juhel JB, Vigliola L, Wantiez L, Jones A, Mouillot D (*in prep.*) Variation in grey reef shark (*Carcharhinus amblyrhynchos*) behavioural responses to bait as a function of remoteness from human activities (**Chap. 5**)

Communications aux doctoriales :

Juhel JB, Base de référence, impacts anthropiques et efficacité des mesures de protection pour les requins de Nouvelle-Calédonie. *Doctoriales, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 3-5 Aout 2015* (présentation orale)

Juhel JB, Base de référence, impacts anthropiques et mesures de protection pour les requins des eaux côtières de la Nouvelle-Calédonie. *Doctoriales, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 11-13 Aout 2014* (présentation orale)

Juhel JB, Base de référence, impacts anthropiques et mesures de protection pour les prédateurs des récifs coralliens : exemple de la Nouvelle-Calédonie et de la Polynésie. *Doctoriales, Université de la Polynésie Française, Papeete, 14-16 Avril 2014* (Présentation orales)

Juhel JB, Les prédateurs apicaux des eaux côtières de Nouvelle-Calédonie: base de référence, impacts anthropiques et efficacité des mesures de protection. *Doctoriales, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 9-11 Octobre 2013* (Poster)

Citation du document :

Juhel JB (2016) Base de référence, impacts anthropiques et mesures de protection pour les requins récifaux de Nouvelle-Calédonie. Thèse de doctorat de l'Université de la Nouvelle Calédonie, Nouméa.

Juhel JB (2016) Baseline, anthropogenic impacts and management measures for reef sharks in New Caledonia. PhD thesis, University of New Caledonia, Nouméa.

Résumé

L'impact anthropique sur les écosystèmes coralliens est aujourd'hui largement documenté, que ce soit sur la biodiversité qu'ils hébergent, leur diversité fonctionnelle, les services écosystémiques qu'ils procurent ou leur capacité de résilience. Parmi les groupes trophiques, les prédateurs apicaux en général et les requins en particulier, sont particulièrement sensibles aux perturbations d'origine humaine du fait de leurs traits d'histoire de vie conservateurs (e.g. croissance lente, maturité sexuelle tardive, faible fécondité). D'après certaines estimations, les populations de requins ont décliné de plus de 90% à l'échelle globale. Afin d'assurer le maintien de leurs populations et de leur rôle fonctionnel dans la communauté, il est nécessaire de mettre en place des mesures de gestion adaptées. Les objectifs de cette thèse sont de 1) faire le bilan des populations de requins de Nouvelle-Calédonie ; 2) déterminer l'efficacité des vidéos stéréoscopiques appâtées (S-BRUVS) pour recenser les requins en les comparant aux comptages en plongées (UVC) et évaluer leur possible amélioration ; 3) évaluer l'impact de la proximité humaine sur la diversité, l'abondance et le comportement des requins récifaux et 4) déterminer l'efficacité des mesures de gestion en place pour protéger ces espèces emblématiques. Les résultats des deux méthodes de recensement montrent un important déclin d'environ 90% des abondances de requins récifaux le long d'un gradient anthropique complet en Nouvelle-Calédonie alors que la pêche des requins est historiquement absente dans cet archipel. Une importante altération comportementale du requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*) face à la nouveauté d'un appât a été mise en évidence. Les individus se tiennent plus éloigné du dispositif, interagissent moins avec l'appât et mettent plus de temps pour le mordre avec l'augmentation de la proximité humaine. Cette dernière est le principal moteur de ce déclin d'abondance (46 à 71%) et de l'altération comportementale vers des individus plus craintifs (50 à 80%). Globalement, les aires marines protégées de Nouvelle-Calédonie ne sont pas efficaces pour la protection des requins. Néanmoins, la réserve intégrale Merlet héberge des populations de requins proche du niveau de récifs isolés de l'archipel et protège une partie du comportement. Les résultats de ce travail révèlent 1) l'importance et le caractère unique des récifs coralliens isolés ; 2) qu'en absence de pêche la proximité humaine conditionne l'abondance et le comportement des requins de récifs avec des conséquences écologiques potentielles sur l'ensemble du réseau trophique ; 3) que l'efficacité des AMPs réside dans leur capacité à exclure la présence humaine sur une surface suffisamment grande.

Mots clés: Requins, humains, aires marines protégées, base de référence, récifs coralliens isolés, BRUVS, altération comportementale.

Abstract

Anthropogenic impacts on coral reefs are largely documented through changes in functional diversity, ecosystem services or resilience. Among trophic groups, apex predators in general and sharks in particular are the most sensitive to disturbance due to conservative life history traits (e.g. slow growth, late sexual maturity, low fecundity). By some estimates, shark populations have declined by >90% worldwide. To ensure the sustainability of their populations and their functional role in the reef community, appropriate management measures must be implemented. The aims of this thesis are 1) to assess reef shark populations in New Caledonia; 2) to evaluate the efficiency of stereo baited remote underwater video systems (S-BRUVS) in surveying shark distribution comparing them to underwater visual censuses (UVC) and to evaluate their potential improvements ; 3) to evaluate the impact of human proximity on diversity, abundance and behaviour of reef sharks and 4) to determine the efficiency of management measures currently in place in New Caledonia to protect reef shark populations. The results of S-BRUVS and UVC were congruent and revealed a dramatic decline of shark abundance of ~90% along the anthropogenic gradient in a country where shark fishing is historically absent. An important behavioural alteration of the grey reef shark (*Carcharhinus amblyrhynchos*) towards bait was highlighted. Individuals remained farther from the device, exhibited more cautious approaches, interacted less with the bait and took longer to bite it as human proximity increased. Human proximity was the main driver of the abundance decline (46 to 71%) and the behavioural alteration towards shier individuals (50 to 80%). Globally, MPAs in New Caledonia are not effective in protecting reef sharks. However, the oldest and most restrictive MPA (Merlet) hosts shark abundance close to that of some remote reefs of the archipelago and partially protect the behaviour of individuals. These results 1) emphasize the unique role of remote coral reefs as the last refuges for sharks ; 2) reveal that in absence of shark fishing, human proximity condition shark abundance and behaviour with potential ecological consequences and 3) indicate that the MPAs efficiency to ensure the protection of reef sharks is effected by their ability to exclude human presence over a sufficiently large area.

Keywords: Sharks, humans, marine protected areas, baseline, pristine coral reef, BRUVS, feeding behaviour alteration.

SOMMAIRE

Remerciements	4
Avant propos	8
Résumé	11
Abstract	12
SOMMAIRE	13
Liste des figures	17
Liste des tableaux	20
Chapitre 1. Introduction générale	23
1.1 Les écosystèmes marins dans un monde en évolution	23
1.2 La lente extinction des bases de référence	24
1.3 Le déclin des récifs coralliens	26
1.4 Les requins de récif: des prédateurs apicaux ?	27
1.5 Traits d'histoire de vie, vulnérabilité et déclin des requins.....	28
1.6 Le rôle fonctionnel des requins	30
1.7 Les requins : ressource, compétiteurs ou partenaires économiques ?.....	34
1.8 Les mesures de protection pour les requins	37
1.9 Le contexte en Nouvelle-Calédonie.....	40
1.10 Objectifs et articulation de la thèse	43
Chapitre 2. Matériel et méthodes	47
2.1 Sites d'étude et campagnes en mer	47
2.1.1 La Nouvelle-Calédonie	48
2.1.2 La Polynésie Française et Tonga	52
2.2 La vidéo sous-marine appâtée	54
2.2.1 Les avantages et inconvénients de la vidéo sous-marine	54
2.2.2 Les avantages et inconvénients d'un appât	56
2.2.3 Dispositif utilisé	56
2.3 Traitement des vidéos	58
2.3.1 Mesures d'abondance	58
2.3.2 Identifications taxonomiques.....	59

2.3.3 Indices comportementaux.....	60
2.3.4 Calibration et mesures de taille.....	63
2.4 Les facteurs environnementaux.....	69
2.5 Modélisation de l'impact anthropique.....	71
2.6 Synopsis des bases de données.....	73
2.7 Modélisation multivariée: Boosted Regression Trees (BRT)	77
Chapitre 3. Comparaison des caméras d'action et des caméras traditionnelles en vidéo stéréoscopique sous-marine	83
Manuscript 1 : Low-cost small action cameras in stereo generates accurate underwater measurements of fish.....	84
3.1 Introduction.....	85
3.2 Methods	87
3.2.1 Camera systems.....	87
3.2.2 Pool trial	88
3.2.3 Fish measurement <i>in situ</i>	89
3.3 Results	91
3.3.1 Pool trial	91
3.3.2 <i>In situ</i> comparison	95
3.4 Discussion	96
3.5 Supplementary material.....	99
3.6 Synthèse	100
Chapitre 4. Impacts de la proximité humaine sur les requins récifaux et efficacité des aires marines protégées de Nouvelle-Calédonie	105
Manuscript 2 : Human proximity impairs the protection of reef sharks	106
4.1 Summary.....	106
4.2 Results and Discussion	107
4.2.1 Relative contribution of human proximity and protection on sharks.....	109
4.2.2 Exponential decrease of shark abundance and species richness with human proximity ..	110
4.2.3 Protection effectiveness on sharks comparatively to remote areas.....	111

4.2.4 Conclusion	113
4.3 Experimental Procedures	114
4.3.1 Study site	114
4.3.2 Baited remote underwater video	114
4.3.3 Underwater visual censuses	114
4.3.4 Boosted regression tree models.....	115
4.3.5 Negative exponential regression.....	116
4.4 Supplementary material.....	117
4.5 Synthèse	128
Chapitre 5. Impact de la proximité humaine sur le comportement du requin gris de récif (<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>).....	131
Manuscript 3 : Variation in grey reef shark (<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>) behavioural responses to bait as a function of remoteness from human activities	132
5.1 Introduction.....	133
5.2 Methods	136
5.2.1 Study area.....	136
5.2.2 Video survey	137
5.2.3 Behavioural response to bait and novelty.....	138
5.2.4 Statistical analyses.....	139
5.3 Results	142
5.3.1 Relative contribution of management measures and human proximity on grey reef sharks.....	142
5.3.2 Decrease of abundance and behavioural alteration with human proximity	143
5.3.3 The effect of management measures	145
5.4 Discussion	148
5.5 Supplementary material.....	151
5.6 Synthèse	158
Chapitre 6. Discussion générale et perspectives	161
6.1 De nouvelles bases de référence pour la gestion des écosystèmes coralliens	161

6.2 Des Aires Marines Protégées inadaptées aux requins	164
6.3 Vers quels objectifs de conservation ?.....	168
6.4 Vers une amélioration des connaissances biologiques et écologiques pour une meilleure protection des requins	170
6.4.1 Vers une meilleure connaissance des déplacements et fréquentations des zones anthropisées.....	172
6.4.2 Vers une meilleure connaissance des habitats essentiels des requins	174
6.5 Limitations méthodologiques de l'étude des requins	175
6.5.1 Réduire le coût des campagnes.....	175
6.5.2 Réduire le temps de traitement vidéo	176
6.6 Vers de nouvelles méthodes de recensement	176
6.6.1 Marquer plus individus et suivre leurs déplacements	177
6.6.2 Embarquer des caméras sur les individus	179
6.6.3 Enregistrer les espèces absentes lors de l'échantillonnage: l'ADN environnemental	179
Références	183
Annexes	203

Liste des figures

Fig. 1.1 Etats alternatifs des écosystèmes coralliens	27
Fig. 1.2 Observations rares d'interactions interspécifiques au sommet de réseaux trophiques marins.....	28
Fig. 1.3 Estimation de la proportion de la biomasse résiduelle pour les assemblages de prédateurs marins à différentes échelles spatiales et temporelles.....	30
Fig. 1.4 Schéma conceptuel des caractéristiques des prédateurs apicaux et leurs impacts sur la communauté	32
Fig. 1.5 Estimation des abondances de grands requins (prédateurs apicaux), de petits élaasmobranches (mésoprédateurs) et de pétoncles (niveau trophique inférieur) en Caroline du Nord	33
Fig. 1.6 Aspect général des habitats de récifs externes (colonne gauche) et photos représentatives du substrat à 0.5-2m (colonne de droite) à l'atoll de Kingman (A-B) dominé par les prédateurs apicaux, Palmyra (C-D) où les prédateurs sont encore très abondants, Tabueran (E-F), et Kiritimati (G-H) où les prédateurs apicaux sont écologiquement éteint	34
Fig. 1.7 Estimations des flux globaux du marché des ailerons et des produits dérivés de requins sur la période 2008-2011	35
Fig. 1.8 Evolution du marché de la viande de requin à l'échelle mondiale de 1976 à 2011	36
Fig. 1.9 Localisation des zones d'interdiction de pêche aux requins dans le monde.....	39
Fig. 1.10 Carte de l'archipel de Nouvelle-Calédonie	41
Fig. 1.11 Mesures de gestion dans A) la Zone Economique Exclusive (ZEE) de Nouvelle-Calédonie et des pays adjacents et B) dans les eaux sous juridiction provinciale	42
Fig. 2.1 Ensemble des pays échantillonnés par S-BRUVS au cours de cette thèse.	48
Fig. 2.2 Ensemble des déploiements de S-BRUVS effectués en Nouvelle-Calédonie.....	49
Fig. 2.3 Détails des sites échantillonnés en Nouvelle-Calédonie.	50
Fig. 2.3 (suite) Détails des sites échantillonnés en Nouvelle-Calédonie	51
Fig. 2.4 Carte des déploiements de S-BRUVS sur 10 atolls de Polynésie	53
Fig. 2.5 Carte des déploiements de S-BRUVS réalisés à Tonga	54
Fig. 2.6 Caméras Sony HDR CX-7 /CX-12 utilisées dans le dispositif S-BRUVS (<i>Stereo Baited Remote Underwater Video System</i>).....	57
Fig. 2.7 Schéma du dispositif S-BRUVS.	57
Fig. 2.8 a) Dispositif S-BRUVS déployé <i>in situ</i> et b) sa récupération manuelle.	57
Fig. 2.9 Capture d'écran d'une mesure de MaxN pour l'espèce requin gris de récif (<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>) à l'aide du logiciel EventMeasure	59
Fig. 2.10 Encart d'attributs d'un point permettant l'identification de chaque individu sur le logiciel EventMeasure	59
Fig. 2.11 Schéma conceptuel de prise de décision d'un individu pour interagir avec l'appât et l'impact des activités humaines sur celle-ci	61
Fig. 2.12 Schéma des différents types d'approches affichées par les individus enregistrés par S-BRUVS.....	62

Fig. 2.13 Calcul de la distance minimale à l'appât.....	63
Fig. 2.14 Calibration d'un dispositif S-BRUVS en piscine à l'aide d'un cube de calibration.....	65
Fig. 2.15 Capture d'écran d'une mesure de taille effectuée à l'aide du logiciel EventMeasure sur un requin gris de récif.....	65
Fig. 2.16 Schéma du dispositif avec l'ensemble des paramètres relevés lors d'une mesure 3D	67
Fig. 2.17 Schéma de création des lignes épipolaires pour un montage stéréoscopique sur EventMeasure (issue du manuel d'utilisation d'EventMeasure)	67
Fig. 2.18 Mesures de taille effectuées sur les requins et les relations allométriques pour <i>Carcharhinus amblyrhynchos</i> déterminées à partir de 22 individus issus du jeu de données récolté dans cette thèse	68
Fig. 2.19 Moyenne des températures mensuelles des eaux de surface océaniques en Nouvelle-Calédonie de 1998 à 2008.....	70
Fig. 2.20 Couverture spatiale des zones tampons utilisées pour calculer la population locale exerçant une influence sur les points de récif échantillonnés.....	72
Fig. 2.21 Diminution de l'influence humaine proximale (PHI) dans un modèle exponentiel négatif pour plusieurs valeurs de la constante α	72
Fig. 2.22 Schéma d'un arbre de régression hypothétique à 3 nœuds.....	78
Fig. 3.1 Variables explored during in-pool trials of GoPro rigs.....	89
Fig. 3.2 Schematic of a baited remote underwater video system fitted with both Sony (cylinders) and GoPro (square boxes) paired cameras.	90
Fig. 3.3 Effect of distance on stereo-measurement errors performed using Sony and GoPros	92
Fig. 3.4 Effect of angle to the optical axis on stereo-camera measurements errors performed using Sony and GoPros	93
Fig. 3.5 Box plots of recorded GoPro errors in stereo-measurement under different target speeds. .	93
Fig. 3.6 Generalized linear model predictions of % error and confidence intervals associated with Sony and GoPro stereo-camera systems at increased distance and angle from camera rigs	94
Fig. 3.7 Linear regression between fish lengths as determined by Sony and GoPro camera systems. 96	
Fig. 3.8 Kernel density estimates for fish community length-frequency distribution using the two different camera systems.....	96
Fig. 3.9 Exemples de dispositifs de recensement de la biodiversité sous-marine utilisant un montage vidéo en stéréoscopie	100
Fig. 4.1 Survey sites showing (A) locations of marine protected areas and (B) the shark species richness and abundance using Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and Underwater Visual Censuses (UVC)	108
Fig. 4.2 Summary of the relative contributions (%) of the four predictors used in Boosted Regression Trees (BRT) explaining shark species richness and abundance using Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and Underwater Visual Censuses (UVC)	110
Fig. 4.3 Shark species richness and abundance as a function of human proximity after controlling for other factors using BRT models.....	111
Fig. 4.4 Shark species richness and abundance as a function of six categories of areas after controlling for other factors using BRT models.....	113

Fig. S4.1 Survey sites showing the abundance of the 9 shark species recorded using Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and Underwater Visual Censuses (UVC).....	117
Fig. S4.2 Human proximity level in six categories of areas	120
Fig. S4.3 Shark species richness and abundance as a function of Sea Surface Temperature after controlling for other factors using BRT models.....	120
Fig. S4.4 Shark species richness and abundance as a function of the type of coral reefs after controlling for other factors using BRT models.....	121
Fig. 5.1 Map of New Caledonia showing the abundance of grey reef sharks (<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>) for (A) Marine Protected Areas and (B) Stereo Baited Remote Underwater Video Systems (S-BRUVS)	137
Fig. 5.2 Summary of the relative contribution (%) of the four predictors used in Boosted Regression Trees (BRT) explaining abundance and behavioural indices of grey reef sharks (<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>) using Stereo Baited Remote Underwater Video Systems (S-BRUVS).....	143
Fig. 5.3 Abundance and behavioural indices of grey reef sharks as a function of human proximity using a Proximal Human Index (PHI) after controlling for other factors using BRT models	145
Fig. 5.4 Abundance and behavioural indices of grey reef sharks as a function of five categories of areas after controlling for other factors using BRT models	147
Fig. S5.1 Abundance and behavioural indices of grey reef sharks as a function of Sea Surface Temperature (SST) after controlling for other factors using BRT models.....	151
Fig. S5.1 Abundance and behavioural indices of grey reef sharks as a function of reef type after controlling for other factors using BRT models.....	152
Fig. 6.1 Biomasses de requins enregistrées par S-BRUVS dans les récifs isolés et inhabités de Nouvelle-Calédonie, Tonga, Polynésie Française et à Pitcairn.....	163
Fig. 6.2 Tendence théorique de la biodiversité et de l'abondance d'un assemblage d'espèces le long d'un gradient d'anthropisation	165
Fig. 6.3 Biomasses de requins recensées par S-BRUVS et par UVC dans les récifs coralliens isolés de Nouvelle-Calédonie et dans la réserve Merlet.....	167
Fig. 6.4 a) Estimation du temps nécessaire pour restaurer les biomasse de poissons coralliens jusqu'au niveau référence en absence de pêche et b) estimations de la biomasse des groupes fonctionnels de poissons corallien au cours de ces restaurations.....	169
Fig. 6.5 Abondance de requins récifaux à l'extérieur (Mbéré) et à l'intérieur (Aboré) de la réserve dans les deux habitats échantillonnés sur cinq mois	173
Fig. 6.6 Requin bouledogue (<i>Carcharhinus leucas</i>) attendant des déchets de pêche au bord du quai du port autonome de Nouville, Nouméa	173
Fig. 6.7 Juvénile de requin pointe noire (<i>Carcharhinus melanopterus</i>) attrapé en prise accessoire dans un filet déployé sur un platier de Houailou.....	174
Fig. 6.8 Schéma conceptuel des altérations comportementales menant à des biais de recensement d'abondance de requin	177

Liste des tableaux

Tableau 1.1 Caractéristiques des zones d'interdiction de pêche au requin actuellement en place.....	39
Tableau 2.1 Résumé du nombre de déploiements de S-BRUVS selon le type de récif et les mesures de gestion en vigueur	69
Tableau 2.2 Résumé des bases de données utilisées dans cette thèse	75
Table 3.1 Measurements conducted as part of the GoPro pool trials	90
Table 3.2 Generalized linear model ranking result of St. John's error for each measurement versus distance to rig, angle to the optical axis and camera system	95
Table S3.1 Species measured during the in situ comparison.....	99
Table S4.1 Summary of Marine Protected Areas (MPAs) features sampled with Baited Remote Underwater Video Systems and Underwater Visual Censuses in New Caledonia.....	121
Table S4.2 Summary of shark species occurrence and abundance using Baited Remote Video System and Underwater Visual Census	122
Table S4.3 Summary of shark species richness and abundance as a function of management zone..	123
Table S4.4 Summary of the four explanatory variables used in the Boosted Regression Trees (BRT).	123
Table S4.5 Summary of the Boosted Regression Trees settings and output	123
Table S4.6 Summary of the exponential regressions between shark species richness or abundance and the net effect of human influence	124
Table S4.7 Coefficients of the most parsimonious exponential models between shark species richness or abundance and the net effect of human influence	125
Table S4.8 Summary of the p-values of the pairwise permutational analyses of variance (PERMANOVA) between categories of areas depending on their level of protection and their proximity to humans	126
Table S4.9 Total bycatches of Elasmobranchs reported over 14 years in New Caledonia	127
Table S5.1 Summary of Marine Protected Areas (MPAs) features in New Caledonia sampled with Stereo Baited Remote Underwater Video Systems	152
Table S5.2 Summary of the explanatory and response variables used in the Boosted Regression Trees.....	153
Table S5.3 Settings used in Boosted Regression Trees	153
Table S5.4 Summary of the Boosted Regression Trees results.	153
Table S5.5 Summary of the exponential and broken line regressions between shark abundance or behavioural indices and the net effect of human proximity.....	154
Table S5.6 Coefficients of the most parsimonious exponential and broken line models between shark abundance or behavioural indices and the net effect of human proximity	155
Table S5.7 Summary of the p-values of the pairwise permutational analyses of variance (PERMANOVA) between categories of areas depending on their level of protection and their proximity to humans	156
Table S5.8 Summary of the PERMANOVA tests performed on individuals traits	157

Chapitre 1. Introduction générale



Chapitre 1. Introduction générale

1.1 Les écosystèmes marins dans un monde en évolution

Les écosystèmes marins côtiers sont parmi les plus productifs de la planète. Ils hébergent une forte biodiversité et comprennent des habitats essentiels pour de nombreuses espèces (e.g. zones de nourrissage, reproduction, nurseries). Ces zones tampons entre les écosystèmes terrestres et océaniques sont capables d'atténuer l'impact de fortes perturbations (e.g. protection des côtes contre l'érosion en cas de fortes vagues). Ces écosystèmes fournissent des services essentiels tels que l'apport de produits alimentaires, des bénéfices culturels, esthétiques et récréatifs (Costanza 2014) qui attirent des populations de plus en plus importantes vers les littoraux. En 2010, environ 44% de la population humaine mondiale se concentrait à moins de 150 km du littoral (www.oceanatlas.org – Atlas des Océans des Nations Unies) et le taux de croissance démographique dans ces zones n'a cessé de s'accélérer. Cette démographie croissante induit de fortes perturbations anthropiques locales telles que la surexploitation des ressources, la destruction d'habitats, le déversement de polluants, l'apport massif de nutriments (eutrophisation) et l'introduction d'espèces invasives (Jackson et al. 2001). Parmi celles-ci, la surexploitation et la destruction d'habitat sont les plus importantes, respectivement responsables de 55% et 37% des extinctions d'espèces marines à l'échelle locale, régionale ou globale (McCauley et al. 2015, Jackson 2008, Dulvy et al. 2003).

Les activités humaines génèrent également des changements à l'échelle globale tels que le réchauffement climatique, l'augmentation du niveau des océans, l'acidification des eaux de surface et l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des cyclones (Harley et al. 2006, Jackson et al. 2001). Ces changements globaux altèrent la composition et la structure des communautés en modifiant les aires de répartition des espèces, augmentent les stress environnementaux (e.g. augmentation de la température de l'eau occasionnant le blanchiment des coraux), provoquent de fortes perturbations ponctuelles (e.g. destruction d'habitats par les cyclones) et menacent les services écosystémiques dont dépendent des millions de personnes (Deutsch et al. 2015, Molinos et al. 2015, Harley et al. 2006).

Les pressions locales et globales d'origine anthropique exercées actuellement sur les écosystèmes marins côtiers sont sans équivalents dans l'histoire de l'humanité. Ces pressions anthropiques se sont ainsi imposées comme la plus grande force évolutive à l'échelle globale dans un monde conditionné par l'humain (Sanderson et al. 2002, Vitousek et al. 1997). Aujourd'hui, assurer le maintien de la biodiversité et la pérennité des services écosystémiques nécessite à la fois des bases

de référence des écosystèmes considérés et un suivi à long terme pour optimiser de façon continue les mesures de gestion.

1.2 La lente extinction des bases de référence

En 1795, Le navigateur Britannique George Vancouver fait route vers les Galápagos et y décrit des requins d'environ 6m de long évoluant en bancs avec une grande proportion de requin tigre (*Galeocerdo cuvier*). Aujourd'hui, les requins tigres sont rares dans la plupart des mers et les individus rencontrés mesurent rarement plus de 5m (Roberts 2007). En 1798, le capitaine américain Edmund Fanning découvre l'atoll de Palmyra (Pacifique central) vierge de toute présence humaine et y décrit des grandes quantités de requins au comportement peu farouche ; ces derniers laissant des traces de dents sur la coque de la chaloupe le menant à terre (Roberts 2007). Aujourd'hui, grâce à des efforts de conservation, Palmyra est un des rares atolls à rester dans un état proche de celui vu par le capitaine Fanning et son équipage (Friedlander et al. 2010, Sandin et al. 2008). Beaucoup d'autres récifs isolés tels que les atolls proches des îles Phoenix sont les cibles de pêcheurs illégaux (Roberts 2007). De nombreux récits de navigateurs du XVIII^{ème} siècle décrivent des abondances, des tailles et des comportements de requins qui semblent inconcevables de nos jours. Avec la perte de la mémoire collective de l'état des écosystèmes avant leur exploitation par l'Homme, les bases de référence nécessaires pour évaluer l'impact des activités humaines ont été modifiées progressivement. Pauly (1995) a décrit ce phénomène qu'il a nommé le syndrome de "*shifting baseline*", littéralement la « dérive des référentiels ». Selon lui, les scientifiques et la population en général ont tendance à utiliser l'état d'un écosystème au commencement de leur carrière comme référence pour évaluer les changements qu'ils observent. Quand la nouvelle génération prend la relève, la nouvelle base de référence établie est déjà le résultat de dégradations et modifications liées aux activités humaines. L'exploitation d'une ressource ou d'une espèce affecte graduellement son abondance de sorte que ce sont souvent des ressources considérées comme rares par les dernières générations qui disparaissent. Ces disparitions discrètes ont retardé la prise de conscience de la nécessité d'une gestion soutenable des ressources et d'une conservation des référentiels.

En écologie, des bases de référence sont nécessaires pour évaluer de façon rigoureuse les effets des variables environnementales naturelles ou induites par les activités humaines. Il est difficile d'évaluer l'état d'un écosystème et de modéliser son évolution sous forçages environnementaux ou anthropiques sans connaître l'historique et la magnitude des perturbations qu'il a subies par le passé (Bruno et al. 2014, Lotze & Worm 2009). Concrètement, comment évaluer l'impact de l'homme sur un écosystème sans connaître l'état de ce dernier avant son anthropisation ou l'état d'un écosystème vierge d'impact humain sous les mêmes conditions environnementales ?

L'écologie historique est un domaine de recherche visant à reconstituer ces bases de référence via plusieurs approches (Lotze & Worm 2009). La première est la comparaison avec des données du passé selon l'intervalle temporel considéré. Les enregistrements paléontologiques ou archéologiques permettent d'évaluer la magnitude des changements écologiques sur de grandes périodes de temps. Les données issues de cartes, de journaux de bord, de rapports de pêches ou d'autres documents anciens peuvent être utilisés pour reconstituer les abondances et les répartitions spatiales d'espèces ainsi que l'historique de leur exploitation. Les suivis scientifiques peuvent remonter jusqu'à plusieurs dizaines d'années et permettent des comparaisons sur une échelle de temps plus courte. Les témoignages de pêcheurs encore vivants peuvent également fournir des informations sur l'évolution récente des écosystèmes. Cependant, l'ensemble de ces comparaisons reste difficile à utiliser compte tenu de la nature parcellaire des données historiques et de la grande quantité de données structurées que nécessitent les modèles et analyses statistiques modernes (Pinnegar & Engelhard 2008).

L'alternative à ces comparaisons historiques est la méthode « *space-for-time* », c'est à dire le remplacement d'une approche temporelle impossible par une approche spatiale réalisable. Celle-ci consiste à utiliser les régions actuellement les plus préservées de la planète comme référence pour évaluer l'impact des activités humaines sur d'autres régions (Sandin et al. 2008, Friedlander & DeMartini 2002). Cette évaluation peut porter sur l'ensemble des composantes biotiques telles que la composition d'espèce, la structure des populations (i.e. taille, sex-ratio, etc.), la diversité fonctionnelle et les réseaux trophiques. La notion d'écosystème "vierge ou quasi-vierge d'impact humain" est clairement discutable au vue de la difficulté de définir un site de référence de façon rigoureuse (voir Chap. 6 Discussion, Barr & Kliskey 2014). Néanmoins, lorsqu'un site est inhabité, isolé et suffisamment préservé d'impact humain, il constitue potentiellement une référence proche de l'état originel de l'écosystème. Cette référence est essentielle pour distinguer les effets de l'anthropisation de ceux induits par les variations naturelles. Cependant, ces sites de référence ont probablement disparus pour la plupart des écosystèmes de la planète, ou sont très rares. Par exemple, pour les récifs coralliens, seuls quelques sites préservés de l'influence humaine sont aujourd'hui connus: les atolls de Palmyra, Kingman et Jarvis dans l'archipel des îles de la Ligne (Sandin et al. 2008, Stevenson et al. 2007), les îles du Nord-Ouest de l'archipel Hawaïen (Friedlander & Demartini 2002) dans le Pacifique et les récifs des Rowley Shoals au large des côtes nord-ouest australiennes dans l'Océan Indien (Ruppert et al. 2013).

1.3 Le déclin des récifs coralliens

Les écosystèmes coralliens sont constitués de récifs bioconstruits à partir du squelette calcaire de coraux durs (ordre des Sclératiniaires). Ils couvrent une surface de 284 000 à 512 000 km² (selon les méthodes de calcul), soit moins de 0.15% de la surface marine globale, répartie dans la zone intertropicale (entre les latitudes 35° Nord et 32° Sud, IREMIA & LIM 2008). Les récifs coralliens comptent parmi les écosystèmes marins les plus productifs et hébergent environ 25% de la biodiversité marine (IREMIA & LIM 2008). Cette forte biodiversité concentrée sur une petite surface proche des littoraux rend les récifs coralliens particulièrement vulnérables aux perturbations d'origine naturelle (e.g. cyclones) ou anthropique (e.g. surpêche, pollution).

Aujourd'hui, l'impact anthropique sur les récifs coralliens est largement documenté, que ce soit sur la biodiversité qu'ils hébergent (Knowlton et al. 2010), leur diversité fonctionnelle (D'agata et al. 2014, Mouillot et al. 2014, Parravicini et al. 2014), les services écosystémiques qu'ils procurent (Moberg & Folke 1999) ou leur capacité de résilience (Roff & Mumby 2012, Hughes et al. 2003). Les altérations climatiques globales ou la pollution marine à grande échelle (e.g. matières plastiques, Cozar et al. 2014) diminuent l'effet protecteur de l'isolement. A l'échelle globale, les récifs sont en déclin et 60% de leur surface totale est sous menace immédiate (Burke et al. 2011, Wilkinson 2008).

La principale perturbation menant à l'effondrement des écosystèmes coralliens est la surexploitation de leurs ressources (Pandolfi et al. 2003, Jackson et al. 2001). La surpêche de groupes fonctionnels essentiels tels que les herbivores (notamment des Scaridae) stoppe le broutage des gazons algaux et empêche la mise à disposition de substrat pour l'installation de recrues coralliennes (Bellwood et al. 2004). Associé à d'autres perturbations (notamment la stimulation de la croissance algale par l'apport de nutriments), la suppression des herbivores, favorise les changements de phase vers des écosystèmes dominés par les algues (Fig. 1.1).

La diminution d'abondance des herbivores peut également être due à la modification des régulations trophiques. Par exemple, la suppression des prédateurs apicaux (au sommet du réseau trophique) et de leur régulation des niveaux trophiques inférieurs peut engendrer une explosion démographique des prédateurs inférieurs, les mésoprédateurs ("*mesopredator release*", Baum & Worm 2009, Ritchie & Johnson 2009), qui consommeront massivement les herbivores (Doropoulos et al. 2013).

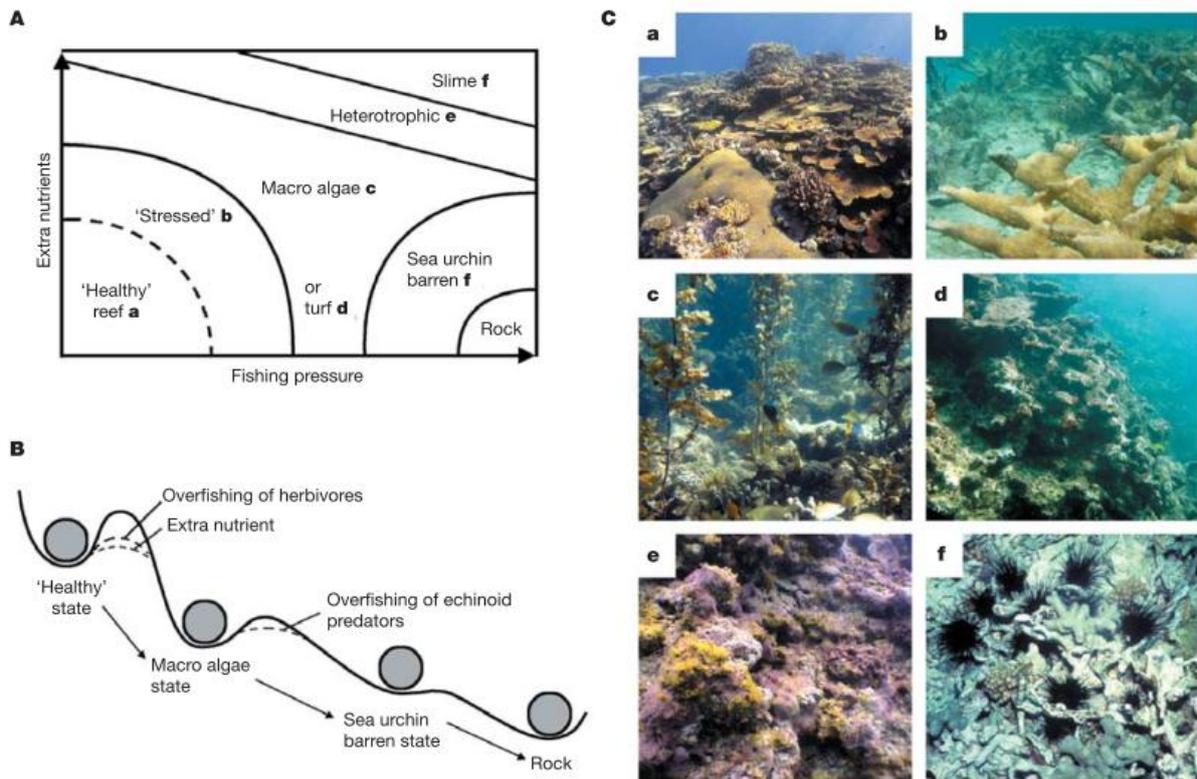


Fig. 1.1 Etats alternatifs des écosystèmes coralliens. A) Modèle conceptuel des transitions d'état basé sur des preuves empiriques d'eutrophisation et d'augmentation de la pression de pêche. L'état "stressed" illustre la perte de résilience et l'augmentation de la vulnérabilité aux changements d'état. B) Figure conceptuelle des transitions entre les différents états écologiques. Les récifs sains et résilients dominés par le corail deviennent progressivement vulnérables aux changements de phase à cause de la pêche, la pollution, des maladies et du blanchiment des coraux. Les lignes en pointillés illustrent la perte de résilience qui devient évidente quand les récifs ne parviennent plus à se rétablir après une perturbation et glissent vers des états moins désirables. C) Six états de récifs caractéristiques (correspondants au A) provenant de la Grande Barrière de Corail (a, c, d, e) et des Caraïbes (b, f) (Bellwood et al. 2004).

1.4 Les requins de récif: des prédateurs apicaux ?

Les prédateurs apicaux marins sont définis comme des piscivores de grande taille ayant un niveau trophique supérieur ou égal 4 (consommateur quaternaire, Essington et al. 2006), ayant un large domaine vital et n'ayant pas de prédateur à l'état adulte (Heupel et al. 2014). Ces caractéristiques sont intrinsèquement corrélées car la taille est une composante essentielle de cette définition particulièrement dans le milieu marin où les relations de prédation sont directement conditionnées par celle-ci (Trebilco et al. 2013, Blanchard et al. 2004). Plus un individu sera grand, plus il pourra ingérer des grosses proies de haut niveau trophique (Grubbs 2010, Scharf et al. 2000), plus il pourra parcourir de grandes distances (Jetz et al. 2004) et moins il sera vulnérable à la prédation. Cette définition à l'échelle individuelle soulève la question de la taille à partir de laquelle un individu est considéré comme un prédateur apical et non un mesoprédateur (Heupel et al. 2014).

Cette question est d'autant plus difficile dans le milieu marin où la prédation intra guildes est courante et les relations trophiques au sommet du réseau trophique mal connues (Fig. 1.2, Hussey et al. 2015, Heupel et al. 2014.). La séparation entre les compartiments trophiques des prédateurs apicaux et des mésoprédateurs est également dépendante du contexte d'étude (Wallach et al. 2015a). Par exemple, une même espèce peut être décrite comme apex ou mésoprédateur selon qu'elle se trouve ou non au sommet du réseau trophique dans le contexte d'étude (Rayner et al. 2007, Crooks & Soulé 1999). D'une manière générale, les traits d'histoire de vie et le rôle fonctionnel des requins de récif les incluent dans la catégorie des prédateurs apicaux, même si, selon leur taille, leur âge et le cas d'étude, certains requins, même les plus grands tel le requin tigre, peuvent être des proies (Fig. 1.2).

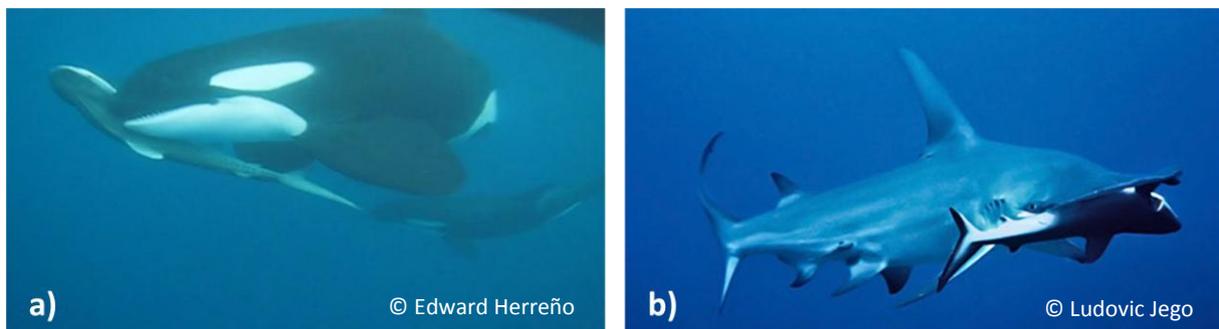


Fig. 1.2 Observations rares d'interactions interspécifiques au sommet de réseaux trophiques marins. a) Orque (*Orcinus orca*) tuant un requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) considéré comme un prédateur apical et b) grand requin marteau (*Sphyrna mokarran*) tuant un requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*, Mourier & Planes 2012). Ces rares observations permettent d'illustrer la difficulté de classer un prédateur apical selon sa vulnérabilité à la prédation à l'état adulte.

1.5 Traits d'histoire de vie, vulnérabilité et déclin des requins

La taille des différentes espèces de requin varie de 25 cm (requin pygmé, *Rhizoprionodon taylori*) à 12m (requin baleine, *Rhincodon typus*). Leur longévité peut aller de 20 ans (requin bleu, *Prionace glauca*) à 60/70 ans (requin taupe *Galeorhinus galeus*). Ces animaux ont des stratégies reproductives différentes. Ils peuvent être ovipares (requin léopard, *Stegostoma fasciatum*), vivipares (requin pointe blanche de récif, *Triaenodon obesus*) ou ovovivipares (requin tigre, *Galeocerdo cuvier*). Les requins sont également caractérisés par des traits d'histoire de vie conservateurs tels qu'un faible taux de croissance, une faible fécondité, une maturité sexuelle tardive et une grande longévité (Simpfendorfer & Wetherbee 2015, Cortés 2004, Smith et al. 1998). Par exemple, le requin pointe blanche de récif (*Triaenodon obesus*) atteint la maturité sexuelle vers 8-9 ans, et met bas de 1 à 6 petits par portée (habituellement 2-3 petits) après 10 à 13 mois de gestation (Robbins 2006). Ces caractéristiques induisent une faible résilience des populations et une forte

propension à un effondrement démographique dû au faible succès reproducteur (De Roos & Persson 2002). Les populations de requins sont donc susceptibles de décliner sévèrement, voir de disparaître localement, face aux pressions humaines telles que la surpêche (Worm et al. 2013, Myers & Worm 2003, Jackson et al. 2001).

Le déclin dramatique des requins à l'échelle du globe au cours du XXI^{ème} siècle est estimé à 90% voire 99% pour certaines espèces de requins pélagiques (Fig. 1.3, Baum et al. 2005, Myers & Worm 2005, Baum & Myers 2004). Sur 465 espèces de requin évaluées par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), 11 sont en danger critique d'extinction, 15 sont en danger et 48 sont vulnérables (Dulvy et al. 2014). Dans cette évaluation, 209 espèces, soit 45% des espèces évaluées, ne peuvent pas être classées par manque de données sur leurs populations. Cette vulnérabilité est d'autant plus préoccupante que même une pêche artisanale locale peut avoir un gros impact sur une population cible de prédateurs apicaux (Giglio et al. 2015). Les rares régions encore préservées de l'influence humaine présentent des biomasses de requins exceptionnelles par rapport à celles des régions anthropisées. Par exemple, les îles Nord-Ouest d'Hawaii compte une biomasse de prédateurs apicaux (majoritairement des requins) 65,5 fois supérieure à celle de l'île principale habitée (Friedlander & Demartini 2002). Cependant, ces populations exceptionnelles sont également sujettes à de la pêche illégale, les ailerons de requins ayant une valeur financière très importante sur les marchés asiatiques (e.g. 120\$US le kilogramme d'aileron de requin bleu sur le marché de Hong Kong en 2004, Clarke et al. 2007). Par exemple, les palangres déployées dans l'archipel des Cocos-Keeling ainsi que dans l'archipel des Galápagos et le braconnage dans l'archipel des Chagos ont largement décimé les populations de requins de ces sites pourtant exceptionnellement préservés par ailleurs (Schiller et al. 2015, White et al. 2015, Graham & McClanahan 2013). Ce déclin des prédateurs apicaux en général et des requins en particulier est inquiétant au regard de leur rôle essentiel au bon fonctionnement des écosystèmes (Myers et al. 2007).

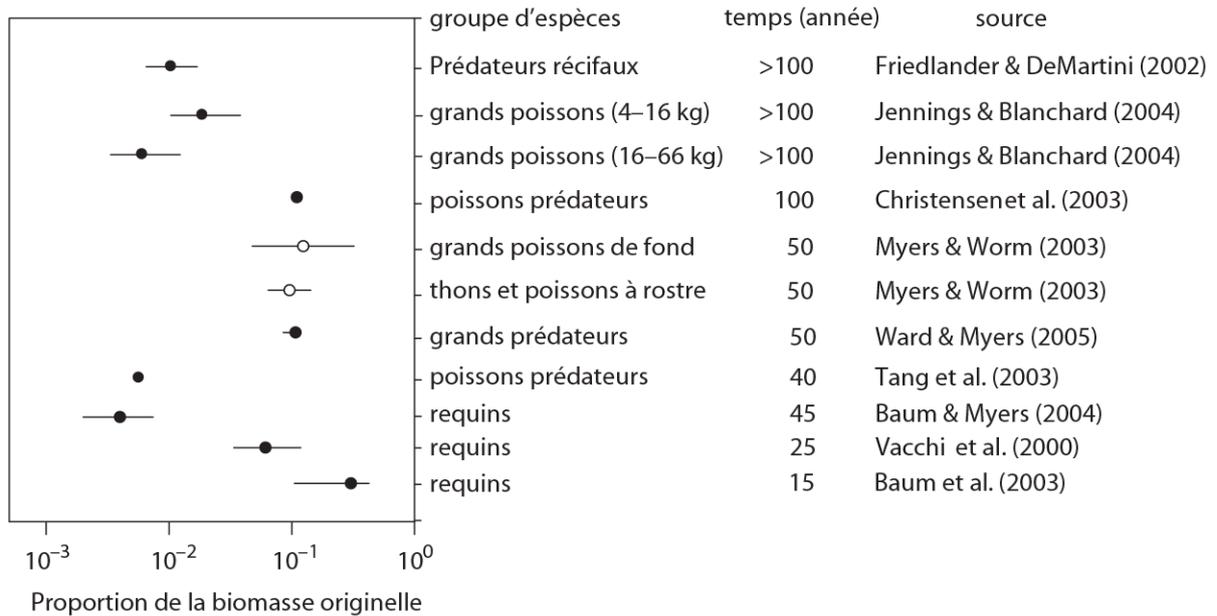


Fig. 1.3 Estimation de la proportion de la biomasse résiduelle pour les assemblages de prédateurs marins à différentes échelles spatiales et temporelles (Myers & Worm 2005). Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95% sauf pour les « grands poissons » (4-16 kg et 16-66 kg) où les barres d'erreur représentent la gamme des résultats possibles sous différentes hypothèses écologiques dans les modèles.

1.6 Le rôle fonctionnel des requins

Le paradigme actuel du rôle fonctionnel des prédateurs apicaux tels que les requins est que ces derniers structurent les niveaux trophiques inférieurs par le haut (« *top-down* », Prugh et al. 2009). Une conséquence de ce paradigme est que n'ayant pas de prédateurs supérieurs, les populations de prédateurs apicaux sont régulées par l'abondance de leurs proies via des processus "par le bas" ("*bottom-up*"; Wallach et al. 2015b). Cependant, de plus en plus d'études indiquent que cette régulation "par le bas" n'est pas effective et que l'abondance des prédateurs apicaux est d'abord conditionnée par des processus de régulation intrinsèque comme l'infanticide, la suppression de reproduction ou un fort taux de mortalité des juvéniles vulnérables à la prédation (Terborgh 2015, Wallach et al. 2015a). La régulation "par le haut" ("*top-down*") exercée par les prédateurs apicaux se fait par prédation directe ou par des effets comportementaux regroupés sous le terme "d'effet risque" qui conditionnent le comportement et la répartition spatiale des proies en fonction du risque de prédation encouru (Fig. 1.4 McLeod et al. 2014, Creel & Christianson 2008). Par exemple, les tortues vertes (*Chelonia mydas*), les dugongs (*Dugong dugon*) et les dauphins (*Tursiops aduncus*) utilisent des microhabitats différents en fonction de la présence de requins tigre (*Galeocerdo cuvier*) afin de réduire le risque de prédation (Heithaus & Dill 2002, Heithaus et al. 2007, 2008, 2009). Ce changement d'habitat diminue la quantité de nourriture ingérée, et la vigilance

accrue des proies engendre un coût énergétique supplémentaire. Le succès reproducteur et la condition générale ("*fitness*") des individus sont donc diminués. La suppression de cette structuration "par le haut" peut provoquer la prolifération d'espèces de niveau inférieur, un phénomène connu sous le terme de "*mesopredator release*" et entraîner des conséquences sur l'ensemble de la communauté via des cascades trophiques (Fig. 1.5, Baum & Worm 2009, Ritchie & Johnson 2009).

La présence de prédateurs de haut niveau trophique fournit également une assurance contre les espèces invasives qui ne seraient pas consommées en absence de ceux-ci. Par exemple, la surpêche des mérus de grandes taille aurait permis la prolifération de la rascasse volante (*Pterois volitans*) introduite dans les Caraïbes (Albins & Hixon 2011). La prédation opportuniste ciblant les proies affaiblies ou malades est courante chez les requins. Celle-ci présente l'avantage d'obtenir de la nourriture en réduisant les coûts énergétiques nécessaires à son obtention. Cette prédation sélective permet de maintenir des populations de proies saines et de réduire les risques de prolifération de maladies ou de parasites en éliminant les individus porteurs (Wallach et 2015b). Les prédateurs supérieurs ont donc un rôle essentiel de régulation et de structuration des communautés auxquelles ils appartiennent, certains auteurs suggérant même que leur élimination d'un écosystème aussi diversifié qu'un récif corallien se traduit par son effondrement (Fig. 1.6, Sandin et al 2008).

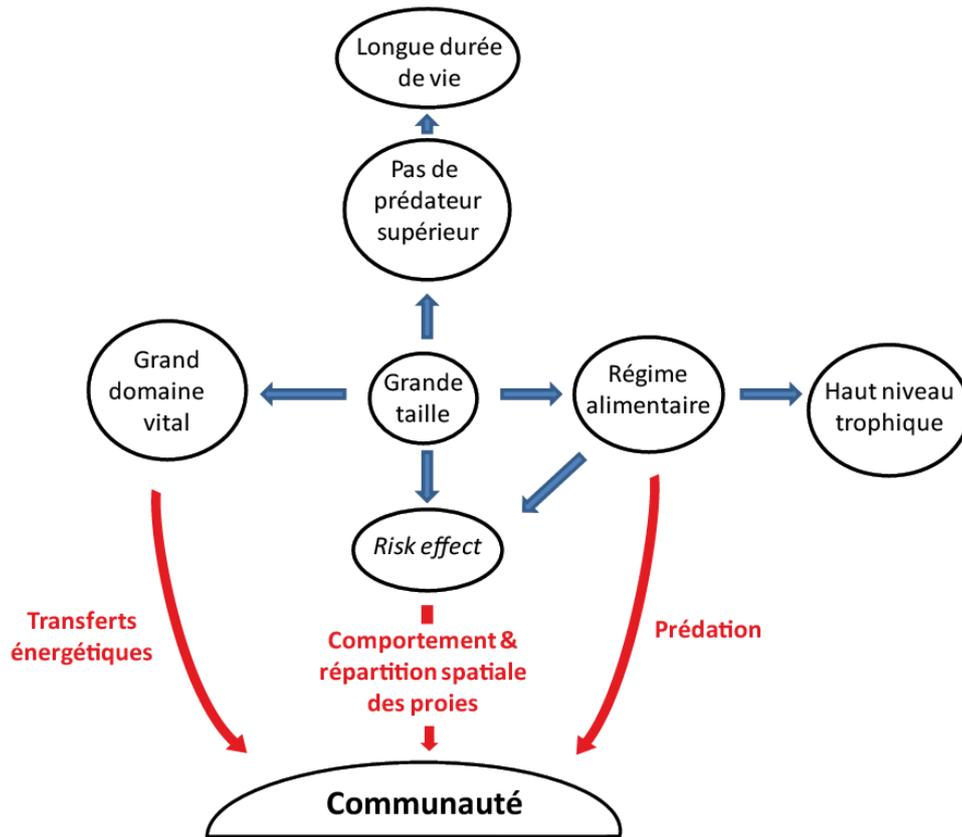


Fig. 1.4 Schéma conceptuel des caractéristiques des prédateurs apicaux et leurs impacts sur la communauté. Les flèches bleues représentent les relations causales entre les caractéristiques des individus et les flèches rouges représentent les conséquences écologiques sur la communauté. La grande taille des individus conditionne leur alimentation, l'absence de prédateurs supérieurs, leur position trophique et les distances qu'ils parcourent. Ils affectent la communauté par la pression de prédation, les comportements d'évitement imposés aux proies ("risk effect") et permettent les transferts énergétiques sur de grandes distances et entre plusieurs écosystèmes (e.g. récifs lagonnaires et domaine pélagique).

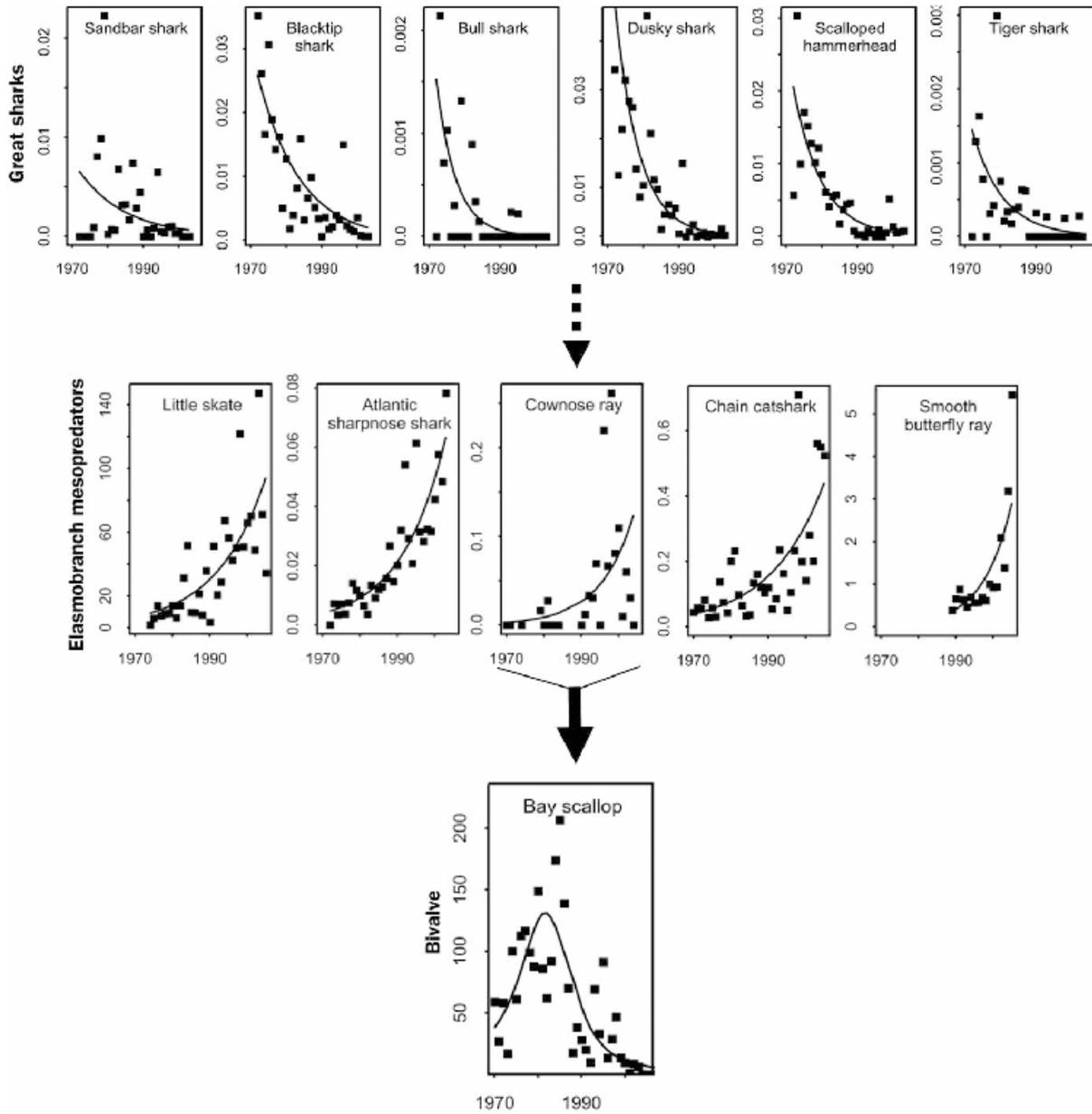


Fig. 1.5 Estimation des abondances de grands requins (prédateurs apicaux), de petits élasmobranches (mésoprédateurs) et de pétoncles (niveau trophique inférieur) en Caroline du Nord. La diminution des abondances de grands requins a réduit la pression de prédation sur les niveaux trophiques inférieurs provoquant des conséquences sur l'ensemble du réseau (adapté de Myers et al. 2007)

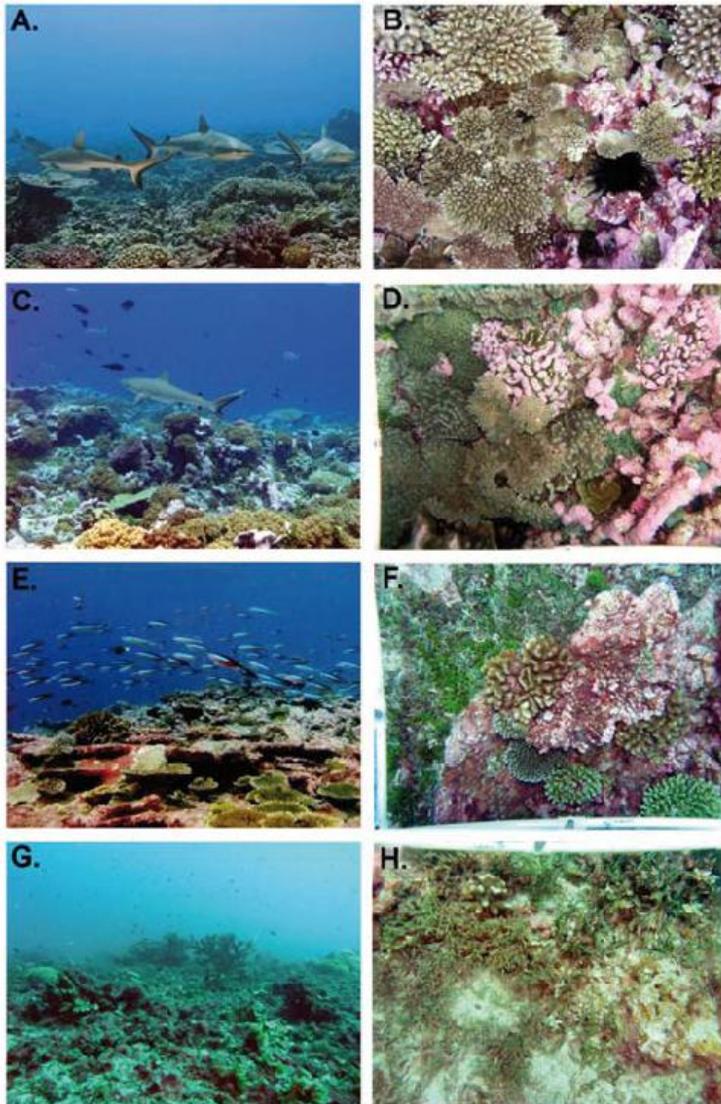


Fig. 1.6 Aspect général des habitats de récifs externes (colonne gauche) et photos représentatives du substrat à 0.5-2m (colonne de droite) à l'atoll de Kingman (A-B) dominé par les prédateurs apicaux, Palmyra (C-D) ou les prédateurs sont encore très abondants, Tabueran (E-F), et Kiritimati (G-H) où les prédateurs apicaux sont écologiquement éteint. Ces images illustrent d'après Sandin et al. (2008) la dégradation d'un récif dominé par des prédateurs apicaux et du corail (Kingman) vers un récif dominé par des petits planctonophages et des algues.

1.7 Les requins : ressource, compétiteurs ou partenaires économiques ?

Au delà de leur importance écologique, les requins ont également une place importante dans la société humaine. Les relations entre les hommes et les requins ont toujours été différentes selon les cultures et les époques. Dans beaucoup de sociétés insulaires du Pacifique, les requins ont une place culturelle importante et ne sont pas pêchés. En revanche, dans les cultures asiatiques ils sont traditionnellement pêchés et préparés pour des personnes de haut rang social (Dell'Apa et al. 2014). Bien que la culture joue encore fortement sur la demande du marché, l'exploitation des requins est courante dans de nombreux pays (Fig. 1.7, Dent & Clarke 2015).

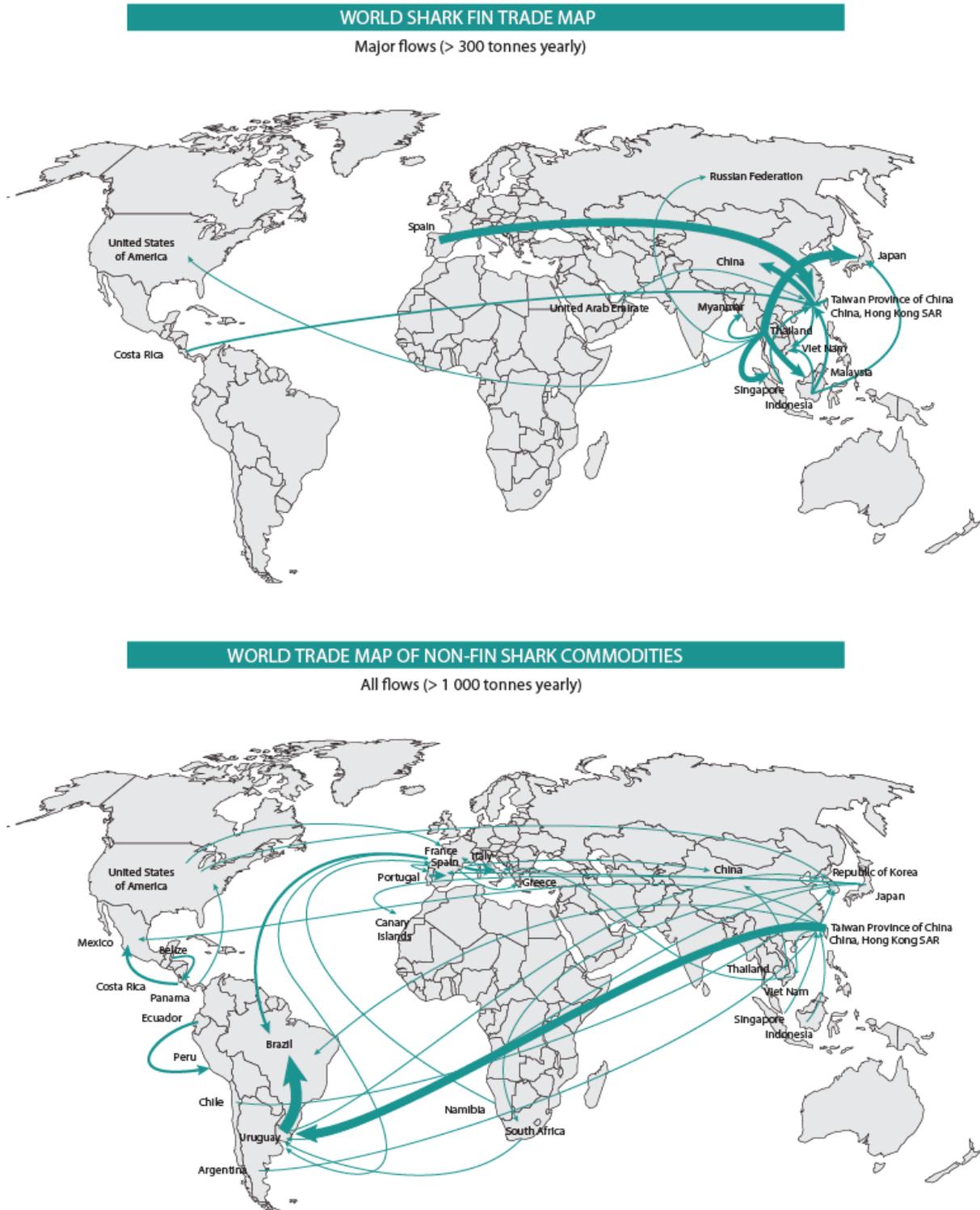


Fig. 1.7 Estimations des flux globaux du marché des ailerons et des produits dérivés de requins sur la période 2008-2011 (Dent & Clarke 2015)

Depuis 40 ans, les populations de plusieurs espèces de requins ont été lourdement affectées par l'exploitation de leur viande et de leurs ailerons (Fig. 1.8, Clarke et al. 2006), les prises accessoires (Mandelman et al. 2008) et la pêche récréative (Fisher & Ditton 1993). Plusieurs espèces,

surtout océaniques, sont par conséquent surexploitées (Dulvy et al. 2008, Baum et al. 2003). Au même titre que certains cétacés, plusieurs espèces de requins sont également impliquées dans des interactions de compétition avec les pêcheurs. Les individus endommagent les appâts et les équipements de pêche et s'infligent des blessures affectant ainsi leur condition ("*fitness*") et occasionnant des pertes économiques (MacNeil et al. 2009). Un important déclin des grands prédateurs est aujourd'hui largement documenté dans les écosystèmes pélagiques (Jackson 2001, Pandolfi et al. 2003) et dans les écosystèmes récifaux (Rizzari et al. 2014, Ward-Paige et al. 2010, Robbins et al. 2006).

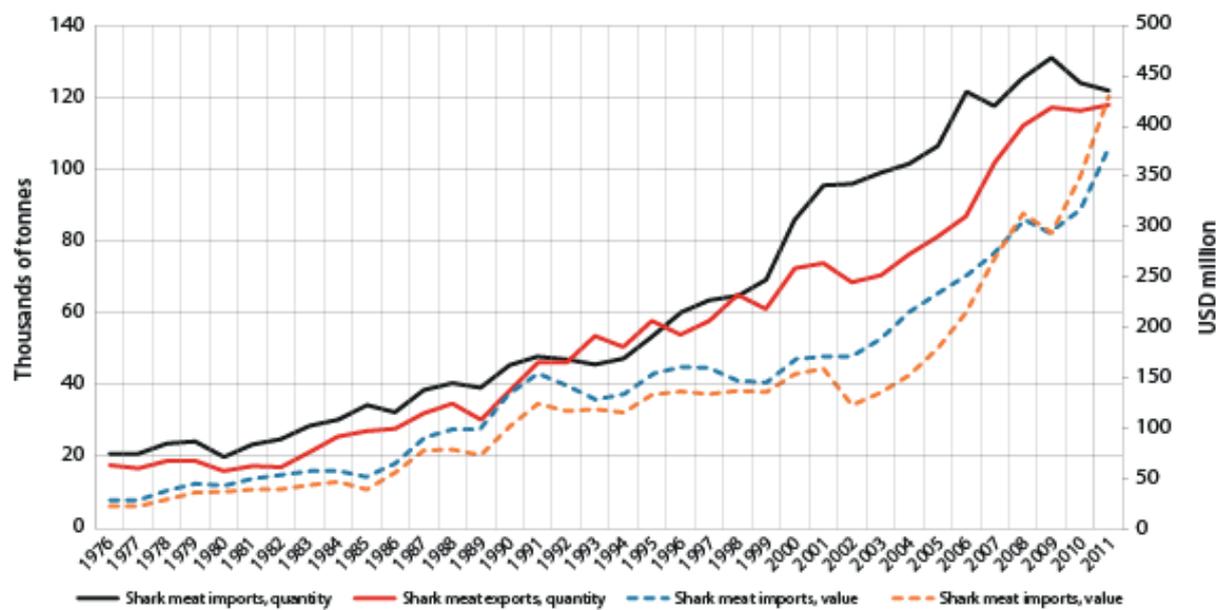


Fig. 1.8 Evolution du marché de la viande de requin à l'échelle mondiale de 1976 à 2011 (FAO, Dent & Clarke 2015).

Devant cette exploitation non soutenable, un intérêt grandissant se porte sur l'écotourisme qui consiste à générer des revenus grâce à l'observation *in situ* des individus. Cette forme d'exploitation se base sur l'idée qu'un requin rapporte plus d'argent tout au long de sa vie dans l'industrie touristique que mort dans l'industrie de la pêche (Brunnschweiler & Ward-Paige 2014, Vianna et al. 2012, Cisneros-Montemayor 2013). Par exemple, Vianna et al. 2012 estime qu'à Palau, un groupe de 100 requins gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*) interagissant avec l'industrie touristique génèrent 200 millions US\$ au cours de leur vie tandis qu'ils génèrent 10 800 US\$ (soit 0.006%) s'ils sont pêchés et vendus sur le marché international. Néanmoins, l'estimation de la valeur monétaire d'un requin et la démonstration d'une relation directe entre le nombre de requins présents et les apports financiers du tourisme sont difficiles (Brunnschweiler et al. 2014, Catlin et al. 2013). Ces estimations sont spécifiques à chaque localité et ne peuvent être faites que dans le cas où une industrie touristique est déjà en place. De plus, l'attraction touristique

d'une localité se base sur l'ensemble de sa biodiversité et rarement sur une seule espèce. Néanmoins, l'interdiction de pêche associée à un développement de l'activité touristique permet, d'après Gallagher et al. (2015), à la fois de protéger les populations de requins considérées dès lors comme partenaires économiques, de générer plus de revenus et d'accroître l'attrait touristique d'un pays.

Le développement de l'écotourisme appliqué aux requins soulève de nombreuses questions. En effet, beaucoup d'aspects sont à prendre en compte pour évaluer les bénéfices et les coûts d'une telle activité (résumés dans Gallagher et al. 2015). Les conséquences sur l'écologie et le comportement des individus concernent directement l'état des populations (Brunnschweiler & Barnett 2013, Fitzpatrick et al. 2011). Les conséquences socio-économiques sont également à prendre en compte pour assurer l'implication des populations locales et la pérennité d'une telle activité (Gallagher et al. 2015). Bien que l'idée d'attribuer une valeur économique à une composante de la biodiversité peut être séduisante, il convient d'être conscient qu'un écosystème est plus que la somme de ses composantes. Ainsi, la perte ou la réduction d'une composante peut impacter l'ensemble de l'écosystème bien au-delà de la valeur monétaire qu'on lui a attribué (Silvertown 2015).

1.8 Les mesures de protection pour les requins

Le déclin important des populations de requins à l'échelle globale, leur rôle écologique et leur importance économique font que les requins sont aujourd'hui au cœur des priorités de conservation. Parmi l'ensemble des mesures de gestion, l'établissement d'Aires Marines Protégées (AMP) est très utilisé. Cependant la mise en place d'AMP adaptées aux requins présente de nombreux défis relatifs aux traits d'histoire de vie des espèces ciblées (voir 1.2). En général, les requins parcourent de grandes distances allant de quelques kilomètres pour les espèces benthiques (e.g. requin nourrice *Ginglymostoma cirratum*, Chapman et al. 2005) à plusieurs centaines de kilomètres (e.g. requin tigre *Galeocerdo cuvier*, Lea et al. 2015). Certaines espèces sont migratrices (e.g. requin tigre), présentent des migrations partielles (e.g. requin gris de récif *Carcharhinus amblyrhynchos*, Heupel & Simpfendorfer 2015) ou sont relativement sédentaires (e.g. requin nourrice). De plus, les individus utilisent des habitats différents au cours de leur développement (e.g. nurseries). Pour assurer une protection effective, une AMP doit pouvoir supporter une population viable et fournir un refuge hors des pressions anthropiques. Ainsi, elle doit être de taille suffisante pour héberger des individus très mobiles et contenir les habitats nécessaires à tous les stades de développement (Rohr et al. 2014, Bonfil 1999). Pour les espèces migratrices telles que les requins tigres (*Galeocerdo cuvier*), les requins blancs (*Carcharodon carcharias*) ou les requins baleines

(*Rhyncodon typus*), cet objectif n'est clairement pas atteignable et nécessite de cibler des sites particuliers, notamment les sites d'agrégation où ces espèces se retrouvent en grand nombre à certaines saisons. Ces contraintes soulèvent la question de la planification des mesures de gestion: doit-on préférer une grande AMP ou plusieurs petites ciblant des sites particuliers ?

Quelques AMPs montrent des bénéfices pour les populations de requins, notamment en hébergeant des abondances supérieures aux zones exploitées de la même région (Goetze & Fullwood 2013, McCook et al. 2010). Ces mesures de protection peuvent même permettre un rétablissement des populations de requins exploitées (e.g. Parc National de Cabo Pulmo, Baja California, comm. pers. Enric Sala). Cependant, ces bénéfices sont observés dans un contexte d'exploitation des espèces de requin et peu d'informations sont données sur niveaux d'abondance présents avant celle-ci.

Actuellement, il existe très peu d'AMP spécialement mise en place pour des requins à l'échelle globale (e.g. Les Dry Tortugas en Floride pour la reproduction du requin nourrice *Ginglymostoma cirratum* de Mai à Aout, Carrier & Pratt 1998). Cependant, plusieurs pays ont récemment interdit la pêche aux requins et réglementé le matériel de pêche dans leur Zone Economique Exclusive (ZEE, Tableau 1.1, Fig. 1.9). La ZEE d'un pays s'étend sur une surface marine d'environ 370 km à partir des côtes (avec des réductions et des extensions possibles en fonction des compromis entre les pays adjacents et la surface du plateau continental). Ces zones de grande taille où la pêche aux requins est désormais interdite sont appelées sanctuaires et reflètent la volonté des états de préserver leurs ressources marines et l'équilibre des écosystèmes. Ces sanctuaires offrent un espoir d'atténuer le déclin important que subissent actuellement les requins à l'échelle mondiale. Cependant, beaucoup de scientifiques redoutent que de telles AMPs ne soient pas effectives car non réellement surveillées:

" [...] mais beaucoup d'AMPs ne valent guère plus que le papier sur lequel elles sont déclarées car rien n'est fait pour appliquer les règles ou pour contrôler la zone." (Cressey 2011)

En effet, l'immensité de ces zones protégées océaniques rend difficile et coûteuse la lutte contre la pêche illégale (Carr et al. 2013), une tâche presque impossible pour les pays ne disposant pas de moyens effectifs pour faire appliquer les lois (Singleton & Roberts 2014, Dulvy 2013). Aujourd'hui, les sanctuaires pour les requins sont trop récents pour en évaluer l'efficacité. De plus, les pêches attrapant des requins en prise accessoire (e.g. pêches de thons) ont lieu dans ces zones. La mise en place de contrôles et de suivis est donc nécessaire pour évaluer l'évolution des populations de requins.

Tableau 1.1 Caractéristiques des zones d'interdiction de pêche au requin actuellement en place.

Localisation	Superficie (km ²)	Année de création
Palau	600 000	2009
Maldives	900 000	2010
Bahamas	629 000	2011
Honduras	240 000	2011
Tokelau	300 000	2011
Iles vierges britanniques	80 117	2011
Venezuela	3 700	2012
Samoa américaines	128 000	2012
Iles Cook	1 900 000	2012
Polynésie Française	4 700 000	2012
Nouvelle-Calédonie	1 291 000	2013
Iles Marshall	2 000 000	2011
Egypte	au-delà de 12 milles nautiques	2006
Iles Marianne	au-delà de 3 milles nautiques	2011
Guam	au-delà de 3 milles nautiques	2011
Israël	27 346	En cours d'élaboration
Etats fédérés de Micronésie (Chuuk, Kosrae, Pohnpei, Yap)	2 780 000	En cours d'élaboration

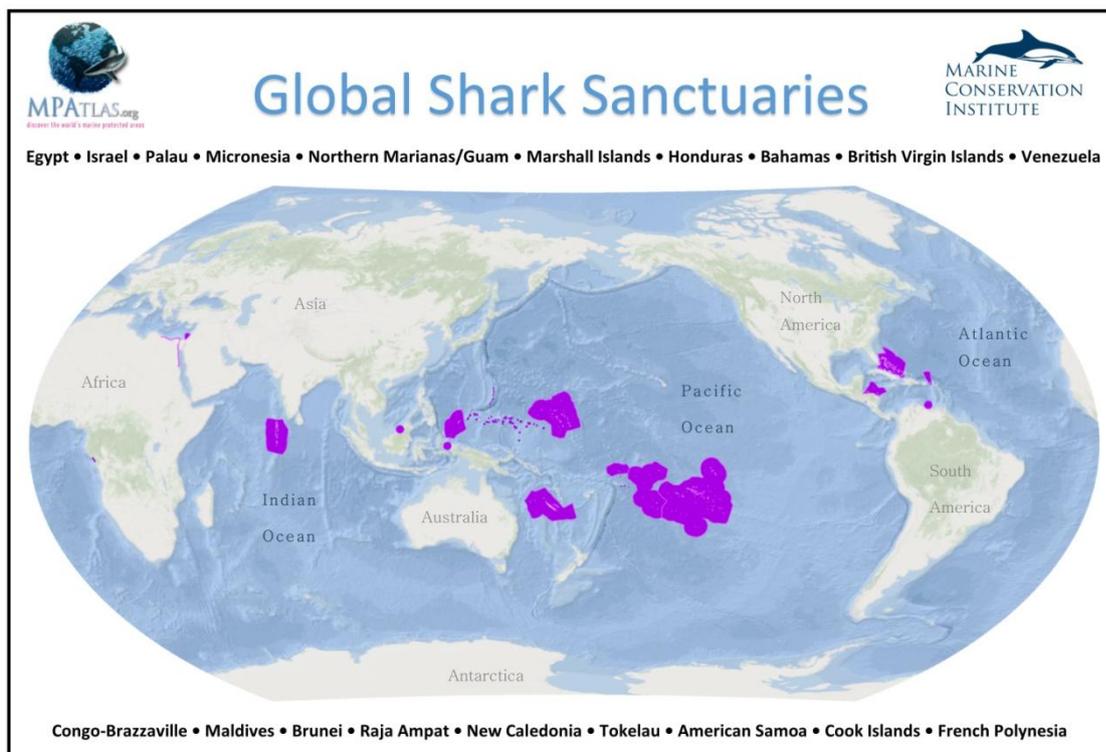


Fig. 1.9 Localisation des zones d'interdiction de pêche aux requins dans le monde.

1.9 Le contexte en Nouvelle-Calédonie

La Nouvelle-Calédonie, est un archipel composé d'une île principale, la Grande Terre, parmi les plus grandes du Pacifique océanien s'étirant sur 400 km de long selon un axe Sud-Est / Nord-Ouest par 40 à 65 km de large, et d'îles plus petites: les îles Loyautés (Maré, Lifou, Tiga, Ouvéa, Beautemps-beaupré) et les récifs d'Astrolabe et de Pétrie à l'Est, les atolls de Chesterfield-Bellona à l'Ouest, à mi-chemin avec l'Australie, les atolls d'Entrecasteaux au Nord, et une série de petites îles et récifs éloignés, l'île des pins, Matthew, Hunter et Walpole au Sud, (Fig. 1.10). Les constructions coralliennes qu'abrite la Nouvelle-Calédonie comptent parmi les plus remarquables du monde et couvrent une superficie de 4 537 km² sur l'ensemble du territoire (Andréfouët & Wantiez 2010, Andréfouët et al. 2009). Ces complexes récifaux comptent des atolls (e.g. atolls d'Entrecasteaux), des atolls surélevés (e.g. Ouvéa), des récifs frangeants, des massifs coralliens lagonaires et un des plus grands récifs barrières du monde s'étendant sur un linéaire de 1 600 km environ autour de la Grande Terre (Andréfouët et al. 2009, Andréfouët & Torres-Pulliza 2004). Beaucoup de ces constructions coralliennes sont relativement isolées de l'influence humaine et abritent potentiellement des grandes abondances de requins. Elles pourraient permettre d'établir une base de référence exceptionnelle pour évaluer l'impact anthropique sur les populations de requins dans le reste de la région.

La Nouvelle-Calédonie est proche du triangle corallien du Pacifique Sud et possède une biodiversité marine exceptionnelle (Fricke et al. 2011, Allen 2008, Payri et al. 2006). La démographie est relativement faible sur l'ensemble du pays, avec un total de 268 767 habitants recensés en 2014. Les deux tiers des habitants se concentrent autour de l'agglomération de Nouméa (179 509 habitants en 2014, soit 67% de la population du territoire). Cette répartition inégale de la population a la particularité de former un gradient démographique du sud peuplé vers la pointe nord de la Grande Terre et des îles. L'urbanisation du littoral, l'industrie minière et l'augmentation de la navigation de plaisance menacent cette biodiversité exceptionnelle à proximité des activités humaines et fait de ce territoire un point chaud de biodiversité ("*hotspot*", Myers et al. 2000). La Nouvelle-Calédonie, très riche en différents minerais (e.g. fer, chrome, cobalt, cuivre), compte parmi les trois plus grandes réserves mondiales de nickel avec l'Indonésie et l'Afrique du Sud. L'exploitation de ce minerai a une place très importante dans l'économie locale et constitue une source de pollution potentielle pour les écosystèmes marins (Baille & Jegat 2012, Labrosse et al. 2000). La Nouvelle-Calédonie possède une activité de pêche hauturière comptant 20 navires utilisant des palangres et ciblant principalement les thons. Cette activité a généré le débarquement de quantités de requins mako

(*Isurus oxyrinchus*) variant de 36 t en 2003 à 2 t en 2013¹. La pêche récifo-lagonaire est également importante dans l'économie du pays avec 189 navires armés pour la pêche et 325 titulaires d'une autorisation de pêche provinciale débarquant environ 2 500 t par an (Gontard & de Coudenhove 2013). Dans ce type de pêche, les requins ne sont pas ciblés mais peuvent constituer des prises accessoires notamment les juvéniles dans les zones de nurseries (voir 6.4.2).

Consciente de ces enjeux, la Nouvelle-Calédonie a mis en place de nombreuses réglementations, mesures de gestion et suivis visant à protéger et pérenniser ses ressources. Une grande partie de ses lagons sont inscrits au patrimoine mondial de l'UNESCO (surface de 15 743km²) et une large gamme d'aires marines protégées a été mise en place (Fig. 1.10). De plus, La Nouvelle-Calédonie a créé le Parc Naturel de la Mer de Corail sur l'ensemble de sa zone économique exclusive (Fig. 1.11, Tableau 1.1) le 23 avril 2014 au sein duquel la pêche des requins est interdite (décret n°2013-1007/GNC).

Par ses sites isolés de l'influence humaine, la diversité de ses constructions coralliennes, son gradient démographique et ses efforts de conservation et de suivi, la Nouvelle-Calédonie est un site exceptionnel pour l'étude des populations de requins et leur sensibilité aux activités humaines.

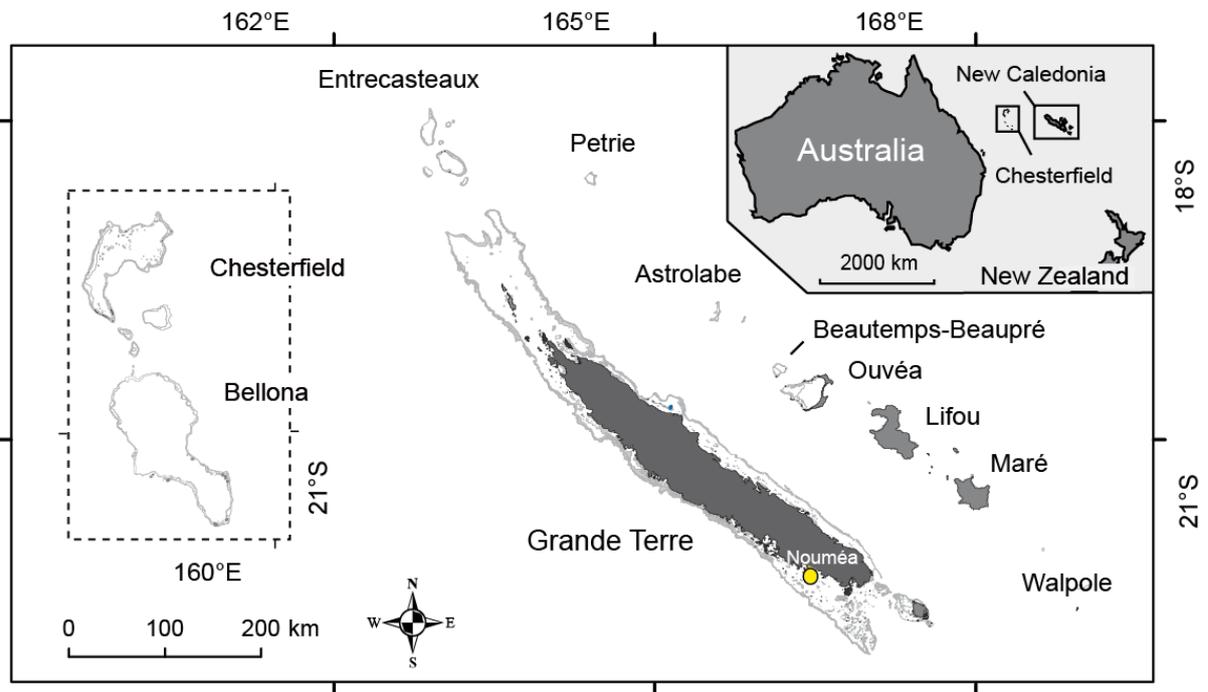


Fig. 1.10 Carte de l'archipel de Nouvelle-Calédonie. Les îles Matthew et Hunter sont situées à l'Est de la Grande Terre, hors des limites de cette carte.

¹ La filière hauturière calédonienne, rapport du service de la pêche et de l'environnement marin, Direction des Affaires maritimes, Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie.

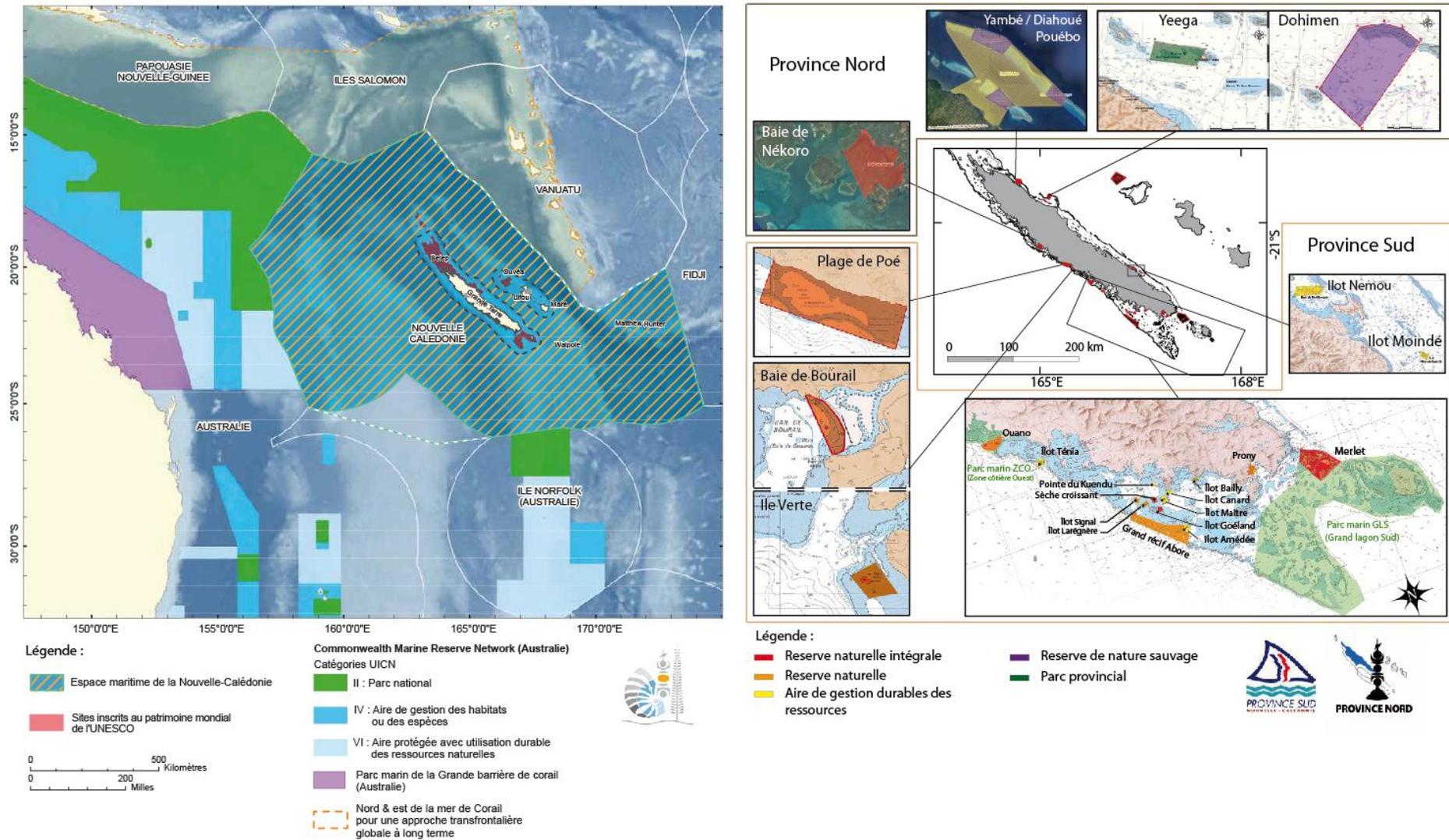


Fig. 1.11 Mesures de gestion dans A) la Zone Economique Exclusive (ZEE) de Nouvelle-Calédonie et des pays adjacents et B) dans les eaux sous juridiction provinciale (sources: Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie, www.georep.nc, gouvernement australien, IHO, GEBCO, VLIZ, SHOM).

1.10 Objectifs et articulation de la thèse

L'**objectif principal** de cette thèse est d'évaluer l'état des populations de requins récifaux de Nouvelle-Calédonie en comparant des récifs isolés de l'archipel, préservés de la plupart des pressions humaines, avec des récifs anthropisés. Cette évaluation portera sur l'effet de la proximité humaine sur la diversité et l'abondance des requins de récifs et sur leur comportement. Le **second objectif** de ce travail est d'évaluer la capacité des aires marines protégées à restaurer et préserver les populations de requins et leur comportement. Ces deux objectifs principaux nécessitant une méthodologie adaptée à l'étude des requins, **un troisième objectif** axé sur la méthodologie a été fixé. Celui-ci consiste à comparer les résultats des méthodes classiques d'échantillonnage des poissons de récifs coralliens, les comptages en scaphandre autonome (UVC, "*Underwater Visual Censuses*") avec des méthodes décrites comme plus adaptées à l'échantillonnage non-destructif des requins, les caméras stéréo appâtées (S-BRUVS, "*Stereo Baited Remote Underwater Visual Systems*"). Cet objectif méthodologique inclus un volet de recherche et développement avec une comparaison des performances des caméras Sony© utilisées jusqu'à aujourd'hui et celles des caméras d'action GoPro©.

Ce document s'articule en six chapitres. Après une introduction présentant le contexte général de l'étude (chapitre 1) et une description détaillée de la méthodologie utilisée (chapitre 2), les résultats sont présentés dans les chapitres 3, 4 et 5, puis discutés en chapitre 6.

Le chapitre 3 présente les résultats de la comparaison des dispositifs stéréoscopiques équipés de caméras Sony© avec ceux équipés de GoPro©. La méthode des caméras appâtées sous-marines a été développée depuis plus de 30 ans et est utilisée aujourd'hui par des équipes scientifiques du monde entier. Les systèmes utilisés peuvent être améliorés notamment par l'utilisation de nouveau matériel vidéo. Les technologies actuelles promettent de grandes avancées dans ce domaine avec l'apparition sur le marché de petites caméras peu coûteuses. En partenariat avec une équipe de recherche de la University of Western Australia, j'ai testé l'exactitude des mesures de taille effectuées à l'aide de caméras GoPro Hero 2 en piscine et *in situ*. Ces tests ont permis de préciser les conditions d'utilisation et les limites de ces nouvelles caméras en milieu naturel, notamment pour les études portant sur les requins.

Le chapitre 4 a pour objectif d'évaluer l'effet de la proximité humaine sur la diversité et l'abondance des requins récifaux et d'évaluer la capacité des AMPs à les protéger. Cet objectif a nécessité la mise en place d'une base de référence des populations de requins récifaux dans les sites les plus préservés d'impact humain, l'échantillonnage d'une grande diversité de sites plus ou moins anthropisés et l'échantillonnage d'une large gamme d'AMPs. Pour mener à bien cet échantillonnage étendu, j'ai exploré les récifs coralliens, atolls et îles parmi les plus isolés de Nouvelle-Calédonie, de Tonga et de Polynésie Française pour caractériser les populations de requins qu'ils abritent et déployé des caméras appâtées sur une grande partie de l'archipel de Nouvelle-Calédonie. Un travail de terrain intensif réparti sur 9 campagnes océanographiques a été nécessaire. Les données obtenues en Nouvelle-Calédonie ont été associées aux 2980 UVC de la base de données historiques IRD-UNC afin d'évaluer les impacts de la proximité humaine, de s'assurer de la robustesse des résultats et d'évaluer les biais de chaque méthode. Un ensemble de facteurs environnementaux et humains ont été pris en compte pour expliquer la répartition spatiale des requins. J'ai notamment modélisé l'influence de la proximité humaine en utilisant les foyers de populations géo-localisés sur l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie, l'accessibilité des récifs via leur répartition spatiale et la dispersion des usages sur la surface récifale. Les bases de référence élaborées en Polynésie Française et à Tonga ont ensuite été comparées avec les résultats de Nouvelle-Calédonie en discussion (Chapitre 6) afin de replacer la Nouvelle Calédonie dans son contexte régional.

Le chapitre 5 a pour objectif d'évaluer un potentiel impact de la proximité humaine sur le comportement des individus, et la capacité des AMPs à le protéger et le restaurer. La surpêche est souvent désignée comme responsable directe du déclin des abondances de requins. Cependant, d'autres impacts directs (interactions délétères) ou indirects (mauvaise condition physique) peuvent également être impliqués. Dans un contexte d'absence de pêche directe en Nouvelle-Calédonie, un déclin d'abondance souligne l'importance de ces impacts. Parmi ces derniers, le dérangement anthropique est un impact non léthal reconnu pour diminuer la condition ("*fitness*") des individus notamment dans les écosystèmes terrestres. J'ai testé cette hypothèse en évaluant les potentielles altérations comportementales et modifications des structures de taille en fonction de la proximité humaine. Je me suis concentré sur une espèce modèle, le requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*), connu pour son comportement inquisiteur envers la nouveauté.

Chapitre 2. Matériel et méthodes



Chapitre 2. Matériel et méthodes

2.1 Sites d'étude et campagnes en mer

Dans le cadre des travaux présentés dans cette thèse, 3 pays (Nouvelle-Calédonie, Tonga, Polynésie française) ont été échantillonnés au cours des 9 campagnes océanographiques du projet « Pristine » soutenu par la Fondation Total et d'une campagne Patrimoine Mondial soutenue par la Province Sud de la Nouvelle-Calédonie (Fig. 2.1). Ces campagnes de terrain ont été réalisées à bord de l'Amborella, navire du Territoire de la Nouvelle-Calédonie et à bord de l'Alis, navire océanographique de l'IRD. Pour la plupart des campagnes de déploiement de S-BRUVS, j'ai personnellement effectué les démarches d'information auprès des communautés locales et réalisé les coutumes aux tribus quand cela a été nécessaire.

Les récifs barrières externes et les récifs barrières internes ont été les principales cibles de déploiement de S-BRUVS. Les récifs intermédiaires ont été une cible secondaire d'échantillonnage et ont permis d'agrandir l'étendue spatiale des déploiements. Dans chacun de ces récifs, les déploiements ont été positionnés relativement près des passes pour permettre la mise à l'abri de l'embarcation en cas d'avarie.

Les S-BRUVS ont été déployés à partir d'embarcations entre le lever et le coucher du soleil les uns à la suite des autres le long du récif avec un espace d'environ 400m entre chaque dispositif. Les distances de séparation des S-BRUVS ont été un compromis entre la couverture spatiale souhaitée, le temps disponible pour les déploiements et les contraintes logistiques de la navigation. Les dispositifs ont été déposés sur le fond directement sur le récif ou près de celui-ci en évitant au maximum de dégrader l'habitat. Les reliefs inégaux ont également été évités pour limiter les risques d'ancrage et de perte des dispositifs. Le choix des points de déploiement s'est fait à l'aide d'un sondeur et d'une inspection visuelle à partir de l'embarcation. Une fois ceux-ci déterminés, les caméras ont été allumées puis synchronisées. Les dispositifs ont ensuite été déployés pendant une heure puis relevés manuellement ou à l'aide d'un treuil électrique. La profondeur des déploiements a varié entre 5 et 40m de profondeur en fonction de la topographie du récif, de la visibilité et du risque de perte de matériel. Les déploiements sur les pentes externes ont pour la plupart été réalisés dans environ 20 m de profondeur, et les déploiements dans le lagon (récifs intermédiaire et barrière interne) le plus profond possible sur le récif, en général dans moins de 10 m de fond. Les vidéos ont ensuite été stockées dans des disques durs externes jusqu'à leur traitement. Dans ce travail de thèse, 621 S-BRUVS ont été déployés dans l'ensemble des sites d'étude.

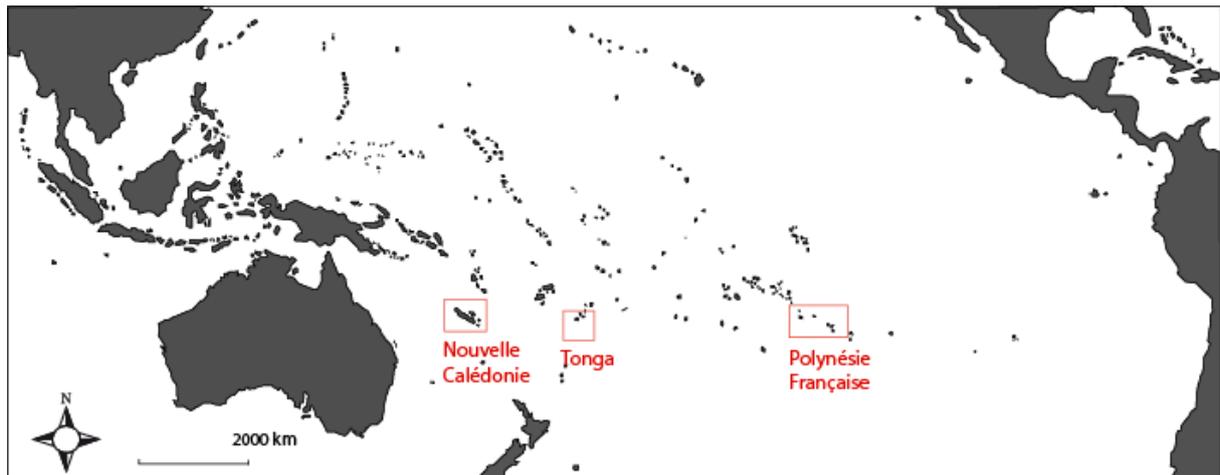


Fig. 2.1 Ensemble des pays échantillonnés par S-BRUVS au cours de cette thèse.

2.1.1 La Nouvelle-Calédonie

La Nouvelle-Calédonie a été la principale cible d'échantillonnage de ce travail. Un total de 6 campagnes de terrain de 7 à 15 jours chacune y ont été menées ainsi qu'un suivi temporel dans la zone de Nouméa (Fig. 2.3) :

- **Campagnes PRISTINE Astrolabe et Grand Lagon Nord.** Ces deux campagnes ont été menées en septembre et octobre 2012 avant le début de cette thèse par Laurent Vigliola (IRD Nouméa) et Tom Bech Letessier (Centre for Marine Futures, University of Western Australia) à bord de l'Amborella.
- **Campagne Merlet.** Cette campagne a eu lieu en Mars 2013, dans le cadre d'une mission de recensement du patrimoine mondial UNESCO soutenue par la Province Sud. J'ai pu embarquer à bord de l'Amborella avec Laurent Wantiez (Université de Nouvelle-Calédonie) et déployer un total de 36 S-BRUVS dans la réserve intégrale Yves Merlet.
- **Campagne Chesterfield.** Cette campagne a été réalisée par les marins de l'Amborella en septembre 2013 lors d'une mission météo aux îles Chesterfield. Ces vidéos réalisées de manière opportuniste ont été intégrées au travail de thèse.
- **Campagne COBELO-PRISTINE.** En Novembre 2013, un échantillonnage de terrain concernant plusieurs projets d'études a été réalisé suite à une disponibilité imprévue du navire Alis. J'ai pu embarquer avec des scientifiques d'autres spécialités et effectuer 74 déploiements de S-BRUVS.
- **Campagne APEX.** Cette campagne, réalisée en janvier 2014 à bord de l'Alis, a été entièrement dédiée au recensement des assemblages ichthyologiques par caméras.

J'ai participé à cette campagne en tant que chef de mission embarqué, déployé 128 S-BRUVS et encadré une stagiaire de Master 2.

- **Campagne PRISTINE 3.** Il s'agit de la dernière des campagnes PRISTINE avec pour objectif principal l'échantillonnage des récifs d'Entrecasteaux, considérés comme très préservés. J'ai pu déployer un total de 113 S-BRUVS. Cette campagne a été réalisée en novembre 2014 à bord de l'Alis.
- **Suivi temporel requin.** J'ai effectué des déploiements de S-BRUVS tous les 3 mois à l'intérieur et à l'extérieur de la réserve Aboré, près de Nouméa. L'échantillonnage s'est fait à la journée à partir d'embarcations légères (bateau aluminium de 7 à 9 m). Dix jours de terrain ont été nécessaires pour la collecte de données. Un total de 64 S-BRUVS a été déployé.

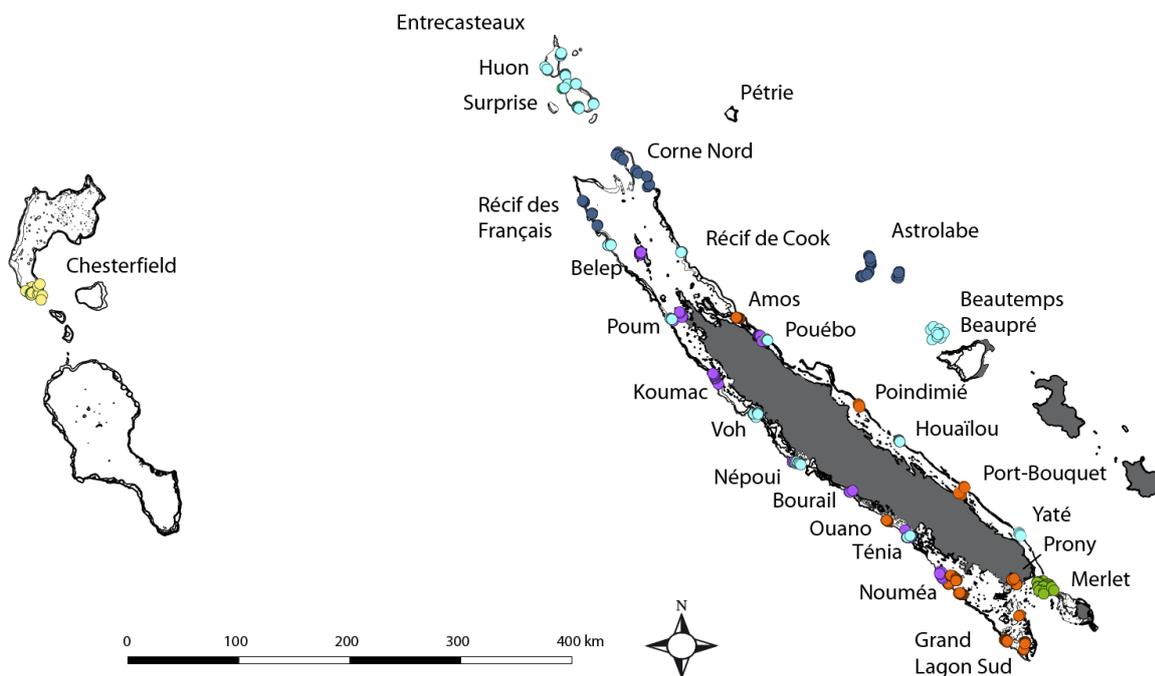


Fig. 2.2 Ensemble des déploiements de S-BRUVS effectués en Nouvelle-Calédonie. Chaque couleur représente une campagne différente: Pristine (bleu foncé), Merlet (vert), Chesterfield (jaune), COBELO-PRISTINE (violet), APEX (orange), PRISTINE 3 (bleu clair).

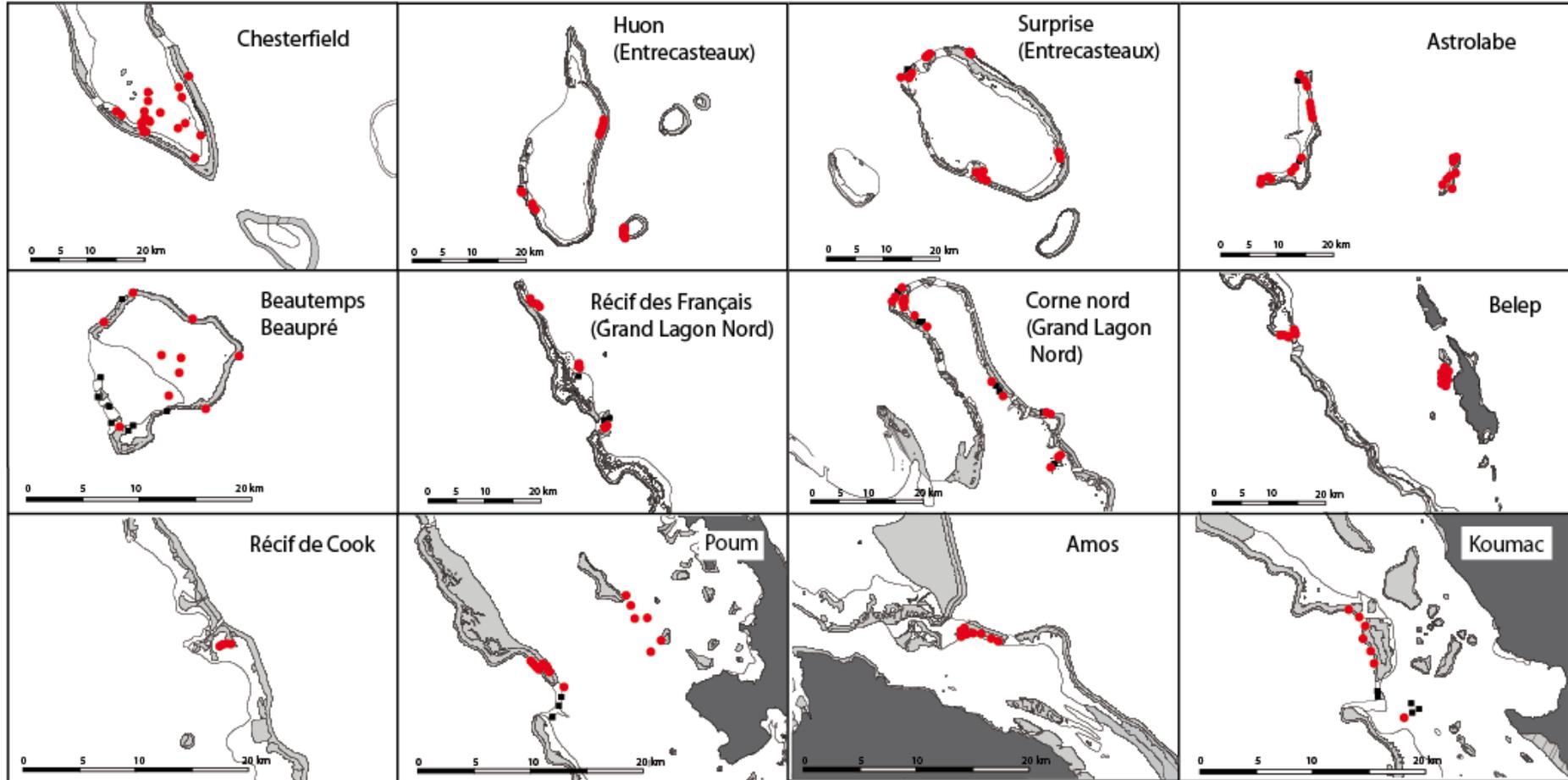


Fig. 2.3 Détails des sites échantillonnés en Nouvelle-Calédonie. Les points rouges représentent les déploiements de S-BRUVS conservés pour analyse et les carrés noirs représentent les déploiements écartés des analyses (e.g. défaillance des caméras, mauvaise visibilité).

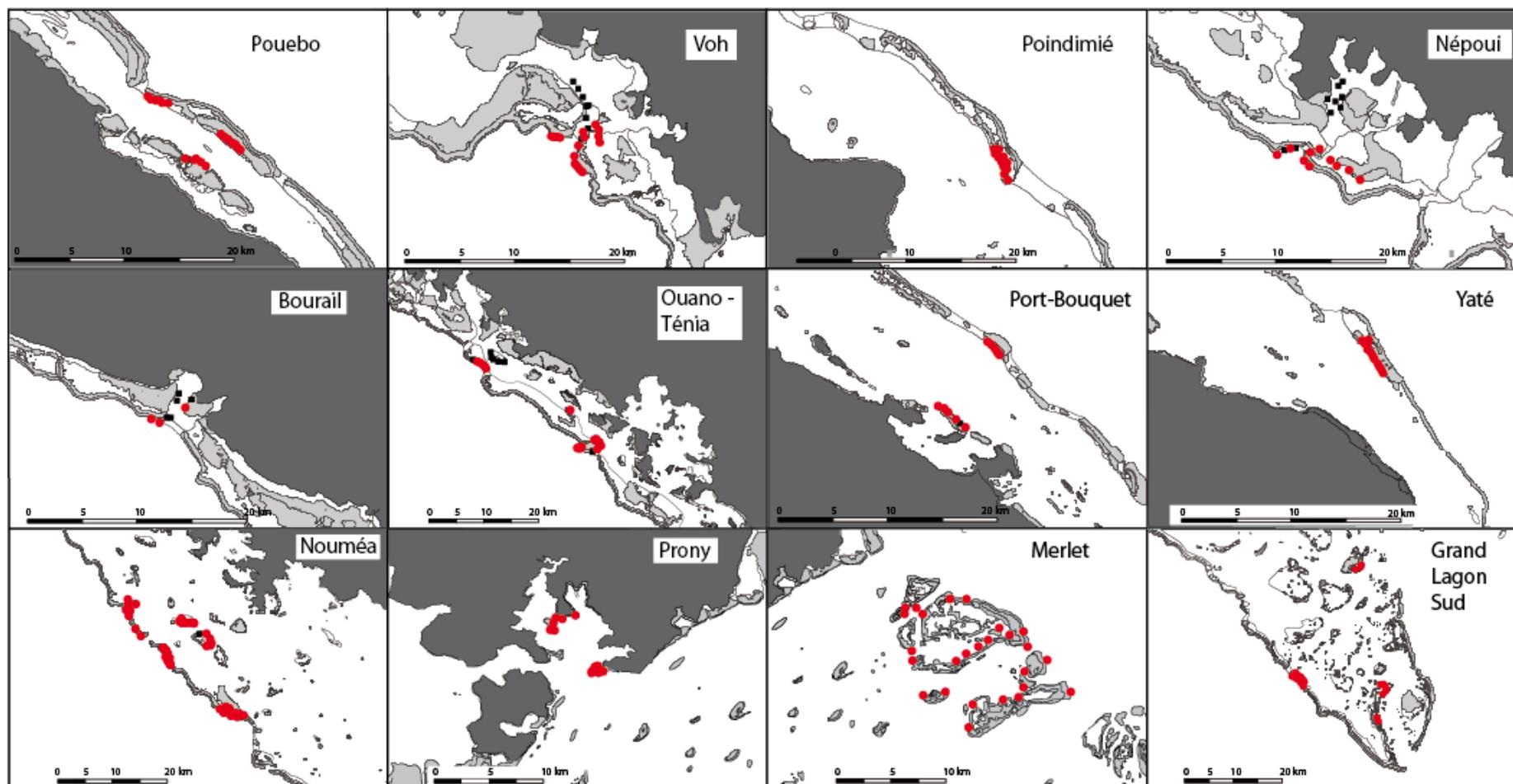


Fig. 2.3 (suite) Détails des sites échantillonnés en Nouvelle-Calédonie.

2.1.2 La Polynésie Française et Tonga

Les campagnes du projet PRISTINE ont eu pour objectif d'échantillonner des récifs parmi les plus isolés du Pacifique Sud afin de déterminer une base de référence pour la faune des récifs coralliens non modifiée par les activités humaines. Ces données ont permis de comparer les assemblages de requins dans les différents pays et de replacer la Nouvelle-Calédonie dans son contexte régional. Les résultats de cette comparaison seront présentés dans la partie discussion de ce manuscrit (Chap. 6). La campagne menée en Polynésie Française a eu lieu en Juin 2013 et a permis l'échantillonnage de 10 atolls au sud de l'archipel des Tuamotu et dans l'archipel des Gambier (Fig. 2.4). Au cours de ces campagnes, des comptages en plongée et des déploiements de caméras appâtés benthiques (S-BRUVS) et pélagiques (SISSTA) ont été réalisés. Le déploiement des caméras s'est fait avec l'aide de Tom Bech Letessier (Centre of Marine Future, University of Western Australia). La campagne menée à Tonga a été réalisée en Juillet 2013 et a permis l'échantillonnage d'une île haute (Ata) et de deux atolls (Minerve nord et sud) inhabités (Fig. 2.5). Ces deux atolls servent d'abri pour les bateaux pendant leur route à destination de la Nouvelle-Zélande. J'ai été responsable de l'ensemble des déploiements de caméras benthiques (S-BRUVS) et pélagiques (SISSTA) pendant la campagne de Tonga. Un observateur Tongien (Mr Sione Mailau, département des pêches du royaume de Tonga) a apporté son aide pour les manœuvres de déploiement.

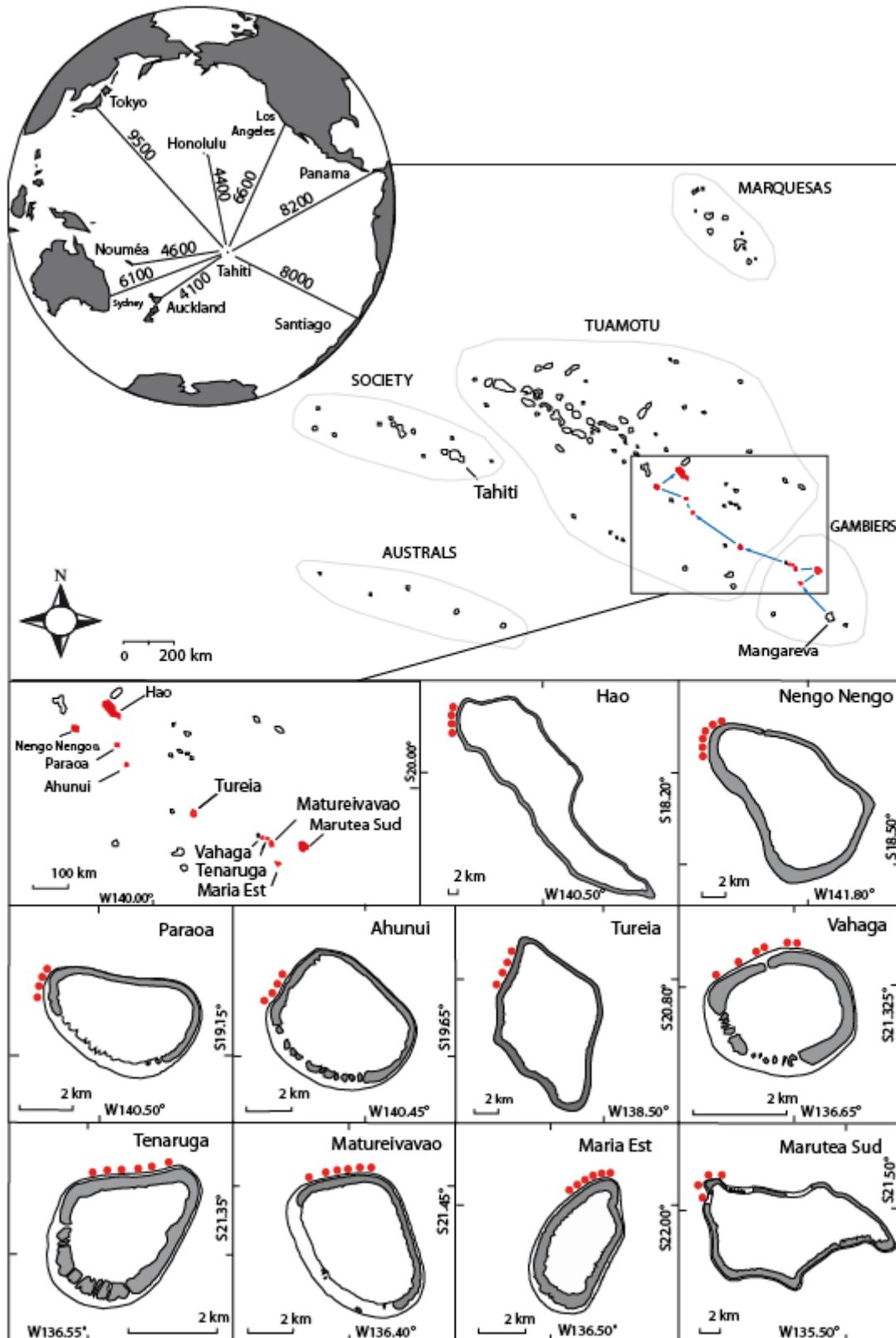


Fig. 2.4 Carte des déploiements de S-BRUVS sur 10 atolls de Polynésie. Les récifs des atolls sont délimités par des traits continus, les parties émergées sont grisées. Les points rouges représentent l'emplacement des S-BRUVS et les traits bleus représentent le trajet effectué en bateau.

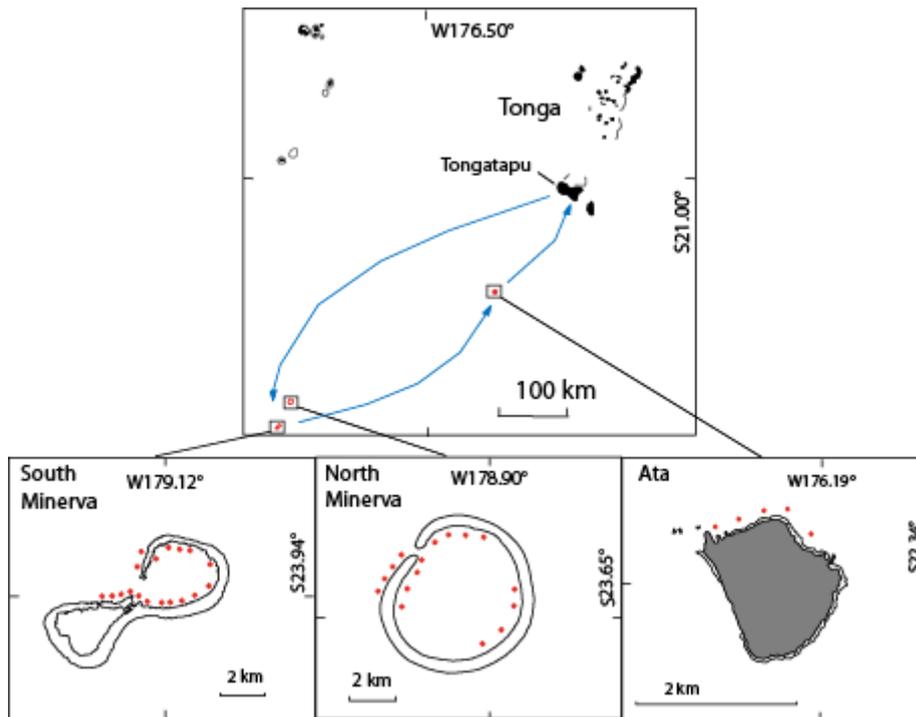


Fig. 2.5 Carte des déploiements de S-BRUVS réalisés à Tonga. Les récifs sont délimités par des traits continus, les parties émergées sont grisées. Les points rouges représentent l'emplacement des S-BRUVS et les traits bleus représentent le trajet effectué en bateau.

2.2 La vidéo sous-marine appâtée

Décrire la composition des communautés ichthyologiques est la première étape pour étudier leur fonctionnement, leur dynamique et la mise en place de mesures de gestion adaptées. Les recensements et suivis peuvent être réalisés par diverses méthodes ayant chacune des avantages et des inconvénients. Choisir la méthode la plus adaptée aux objectifs de l'étude est un compromis entre la couverture spatio-temporelle idéale, la précision nécessaire des mesures et les limitations de cette méthode (Katsanevakis et al. 2012). Parmi l'ensemble des méthodes de recensement de la biodiversité marine, les comptages visuels ont été très utilisés. Ceux-ci ont l'avantage de ne pas être invasifs et sont adaptés aux suivis d'Aires Marines Protégées (AMP). Les techniques de comptages comprennent les comptages en scaphandre autonome par des plongeurs (*Underwater Visual Census*, UVC) et les techniques utilisant des images de caméras vidéo (Hill & Wilkinson 2004).

2.2.1 Les avantages et inconvénients de la vidéo sous-marine

Plusieurs méthodes d'échantillonnage par vidéos sous-marines ont été développées depuis les années 1950 impliquant de nombreux dispositifs différents (Mallet & Pelletier 2014). La méthode des caméras stéréoscopiques appâtées benthiques (*Stereo Baited Remote Underwater Visual*

Systems, S-BRUVS) (Harvey et al. 2010) a été utilisée dans cette thèse. Celle-ci a été initialement développée pour améliorer les estimations de taille faites par les plongeurs (Harvey & Shortis 1995). Elle consiste à filmer la zone autour d'un appât à l'aide de deux caméras afin d'identifier et de recenser les espèces présentes. L'utilisation de deux caméras permet d'effectuer des mesures en trois dimensions (3D) comme la taille des poissons ou leur distance à l'appât. Cette méthode présente de nombreux avantages répartis en 4 grands domaines:

- Elle permet un recensement non extractif de la faune sous-marine et ne cause pas de dégâts majeurs sur le benthos. Elle est donc bien adaptée aux recensements ou suivis dans les aires marines protégées (Cappo et al. 2004). L'absence de plongeurs pendant le recensement supprime les modifications comportementales qu'ont certaines espèces face à l'homme (Watson & Harvey 2007, Willis et al. 2000).
- Le montage des caméras en stéréo a prouvé son efficacité en produisant des mesures de tailles plus précises que les estimations des plongeurs ou celles issues des caméras uniques (Harvey et al. 2002b, Harvey & Shortis 1995, 1998). L'utilisation de deux caméras permet de limiter les faux négatifs (espèces présentes mais pas filmées) par une augmentation du champ visuel et fait également office d'assurance si une des deux caméras a un problème technique lors de l'enregistrement.
- Les S-BRUVS, comme toutes les méthodes vidéos, ne sont pas soumises aux restrictions des plongeurs en terme de profondeur et de temps de déploiement. Cela permet un plus grand nombre de réplicas, une couverture spatiale et temporelle accrue et un échantillonnage à grande profondeur (e.g. White et al. 2013). De plus, ces dispositifs peuvent être déployés par des personnes non qualifiées après une courte formation.
- Cette méthode permet l'acquisition d'enregistrements permanents qui peuvent être analysés plusieurs fois par des spécialistes absents lors de l'échantillonnage. La base de données standardisée ainsi créée peut fournir des images utiles aux communications scientifiques et à l'entraînement de reconnaissance d'espèces.

Le principal inconvénient de cette méthode est l'importance du temps de traitement des vidéos. Typiquement, dans le cadre de cette thèse, 1 heure de vidéo a nécessité 5 heures d'analyses pour fournir les identifications d'espèces, leurs abondances et leurs tailles. L'emploi de techniciens a été nécessaire pour mener à bien le traitement de toutes les vidéos. Par ailleurs, les vidéos à haute définition acquises demandent un temps supplémentaire de conversion avant leur traitement (environ 1h30 par déploiement) et requiert une capacité de stockage très importante et couteuse. En considérant les sauvegardes, ≈600 heures de vidéo ont généré environ 25 To de données. De plus,

une station de travail spécialement dédiée à la conversion et au traitement de vidéo a du être mise en place. L'autre inconvénient majeur des approches vidéos est la difficulté d'identifier et de quantifier les petites espèces faisant l'essentiel de la biodiversité dans les récifs coralliens surtout lorsque la visibilité est réduite. Néanmoins, cet inconvénient est sans conséquence pour l'étude des grands prédateurs tels que les requins.

2.2.2 Les avantages et inconvénients d'un appât

L'utilisation d'un appât permet d'attirer et d'enregistrer les espèces mobiles et élusives dans une zone en générant un stimulus olfactif. L'appât concentre les poissons dans le champ visuel des caméras et permet d'améliorer les performances des dispositifs non appâtés en terme d'abondance et d'identification (Hardinge et al. 2013). Outre le stimulus alimentaire, l'activité autour de l'appât (e.g. comportement de nourrissage, interactions) peut attirer d'autres espèces (Harvey et al. 2007).

Le potentiel biais d'échantillonnage vers une plus grande proportion de prédateurs et charognards par rapport aux herbivores a été testé par Harvey et al. (2007). Leurs résultats indiquent que les caméras appâtées enregistrent plus d'espèces prédatrices que les caméras non appâtées mais enregistrent des abondances d'espèces non prédatrices similaires (e.g. herbivores). Cela suggère qu'un appât permet d'enregistrer une proportion plus importante de l'assemblage ichtyologique et d'enregistrer des espèces non observées sur les dispositifs non-appâtés. De plus, les vidéos appâtées ont montré des variances plus faibles entre leurs répliques par rapport aux caméras sans appât permettant des comparaisons entre sites/habitats statistiquement plus robustes (Harvey et al. 2007). L'utilisation de systèmes vidéos non appâtés nécessite donc un effort d'échantillonnage et un coût supérieur (Willis et al. 2000).

Le principal inconvénient est la difficulté de calculer la surface d'attraction d'un appât. La diffusion du panache odorant est directement dépendant des phénomènes d'advection lors du déploiement et les capacités de détection varient entre les espèces. Ainsi, la zone échantillonnée par un dispositif appâté peut difficilement être déterminée et doit tenir compte des espèces considérées (Taylor et al. 2013). Cette limitation rend difficile le calcul de densités des espèces enregistrées (abondance ou biomasse par surface de récif).

2.2.3 Dispositif utilisé

Le dispositif utilisé dans cette thèse a été constitué de deux caméras Sony© HDR CX-7 ou Sony HDR CX- 12 placées dans des caissons étanches en aluminium anodisé (Fig. 2.6). Celles-ci ont

été placées à 70 cm l'une de l'autre, orientées vers l'appât avec un angle convergent de 8°. L'ensemble est porté et protégé par une structure en acier permettant le lestage du système et évitant les dommages liés aux déploiements sur les fonds (Fig. 2.7 & Fig. 2.8). L'appât est situé à environ 1,70 m des caméras et porté par un ou plusieurs tubes en PVC. Il est composé de 1 kg de sardines (*Sardinops sp.*) préalablement décongelées, broyées puis placées dans un sac de grillage métallique. L'ensemble du dispositif pèse approximativement 40 kg. Chaque S-BRUVS a été relié par une corde (\varnothing 12 mm) à une bouée de surface permettant sa localisation et sa récupération.



Fig. 2.6 Caméras Sony HDR CX-7 /CX-12 utilisées dans le dispositif S-BRUVS (*Stereo Baited Remote Underwater Video System*). Les caméras sont fixées sur un hublot permettant de les maintenir complètement immobiles et garantissant le maintien de leur calibration.

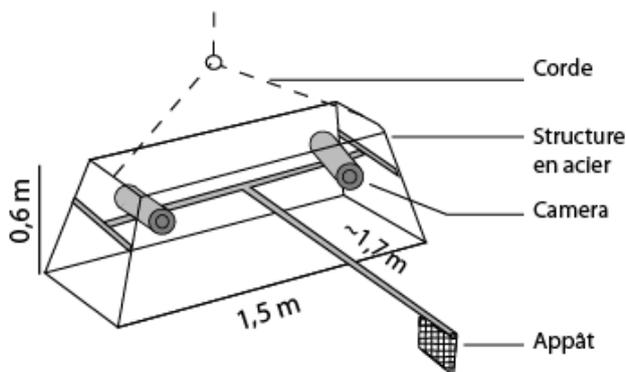


Fig. 2.7 Schéma du dispositif S-BRUVS.

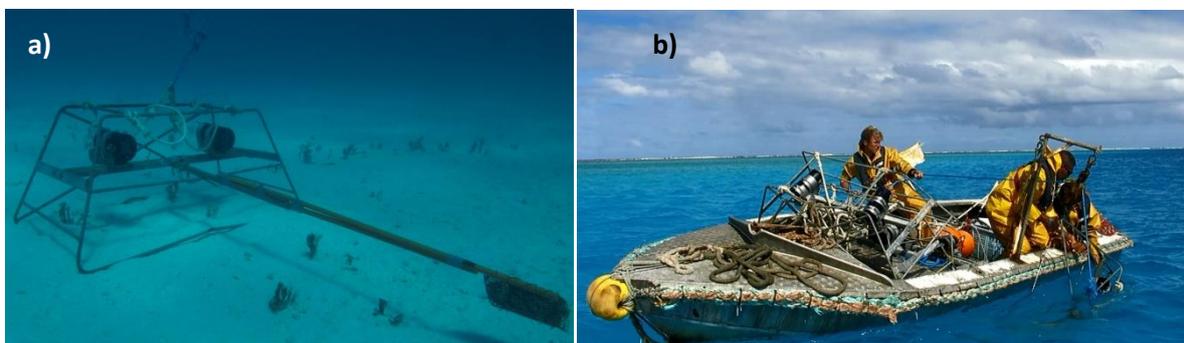


Fig. 2.8 a) Dispositif S-BRUVS déployé *in situ* et b) sa récupération manuelle.

2.3 Traitement des vidéos

Une fois l'acquisition terminée, les vidéos ont du être converties pour former un seul fichier par enregistrement et soumises à une sélection selon des critères de pose du dispositif (pose horizontale), visibilité (> 3 m, peu d'obstacles obstruant le champ visuel) ou temps d'enregistrement (> 45 min). Les vidéos ne respectant pas ces critères n'ont pas été retenues. Les vidéos sélectionnées ont été analysées à l'aide du logiciel EventMeasure (Seagis 2008, www.seagis.com.au). Celui-ci permet d'enregistrer des événements en associant des données aux vidéos (voir 2.3.1 & 2.3.2.) et d'effectuer des mesures en 3D (voir 2.3.3). L'analyse des vidéos s'est faite en plusieurs étapes.

- 1) Des repères ont été placés sur chaque individu (ou banc d'individus) observé sur la caméra gauche. Ces repères renseignent sur la position dans la vidéo, sur l'image et les caractéristiques des individus repérés (famille, genre, espèce, sexe, stade de développement, activité).
- 2) Chaque individu pointé est identifié à l'espèce ou au niveau taxonomique le plus précis le cas échéant.
- 3) Le temps de la vidéo correspondant au maximum d'individus d'une espèce donnée (MaxN) est déterminé.
- 4) L'image de la caméra de droite est ajoutée et la taille de chaque individu est mesurée aux alentours du temps où le maximum d'individus d'une espèce donnée a été enregistré (MaxN).

Les données acquises peuvent ensuite être exportées puis analysées avec des logiciels de traitement (e.g. Excel, R, etc).

2.3.1 Mesures d'abondance

Les entrées et sorties des individus du champ visuel des caméras peuvent biaiser les estimations d'abondance. Pour éviter de compter plusieurs fois les mêmes individus, l'indice MaxN a été utilisé. Il s'agit du nombre maximum d'individus d'une famille, genre ou espèce présents sur une même image à un instant donné de la vidéo (Fig. 2.9). Cette mesure est conservative et ne peut que sous estimer l'abondance des individus présents.

L'ensemble des mesures effectuées sur la vidéo est stocké et résumé dans un tableau qui peut être exporté (Fig. 2.9). Une mesure de MaxN a été générée pour chaque espèce dans chaque station avec une attention particulière pour les requins.

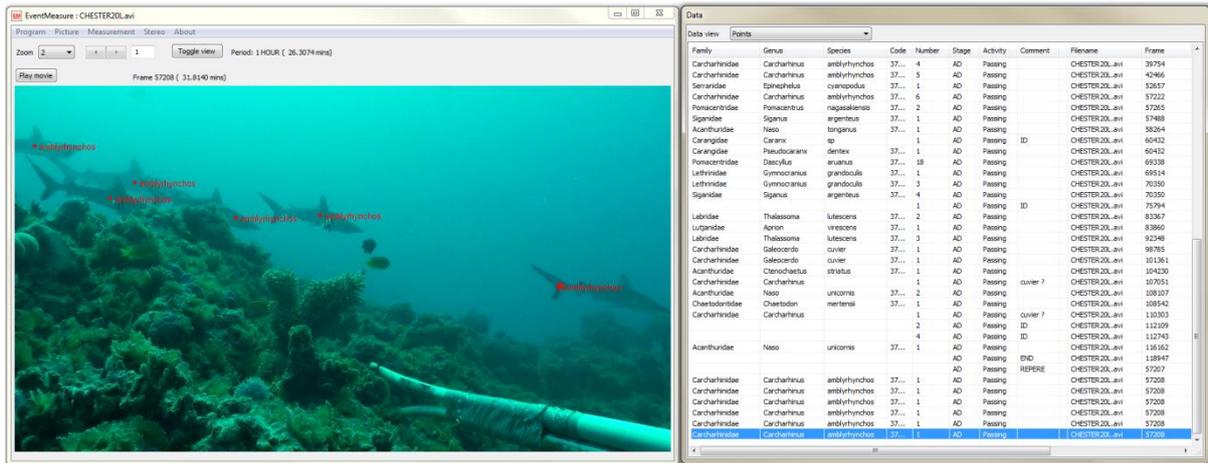


Fig. 2.9 Capture d'écran d'une mesure de MaxN pour l'espèce requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*) à l'aide du logiciel EventMeasure. Dans cette image, l'identification des individus a déjà été réalisée.

2.3.2 Identifications taxonomiques

Cette tâche a nécessité une expertise de haut niveau. Chaque individu a été identifié jusqu'à l'espèce ou au niveau taxonomique le plus précis par un spécialiste de la reconnaissance d'espèces de poissons du Pacifique. En cas de doute, une image a systématiquement été envoyée à d'autres spécialistes pour confirmer l'identification.

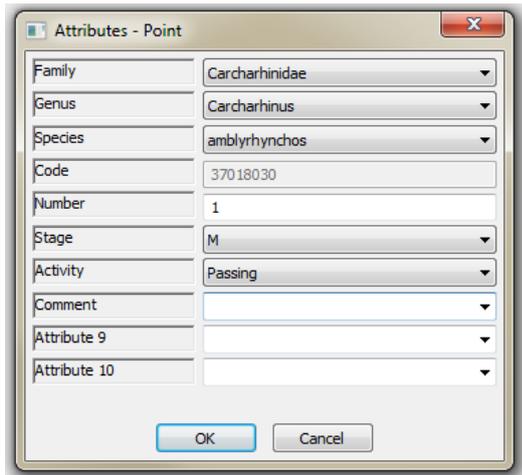


Fig. 2.10 Encart d'attributs d'un point permettant l'identification de chaque individu sur le logiciel EventMeasure. Dans cette thèse, l'activité des individus (*passing / attracted / feeding*) n'a pas été prise en compte car jugé trop subjective.

2.3.3 Indices comportementaux

L'étude de l'impact de la proximité humaine sur le comportement des requins face à la nouveauté d'un appât à l'aide de S-BRUVS est totalement novatrice. La seule étude comportementale de requin face à un appât a été menée en aquarium et en présence de plongeurs pendant la prise de données (Hobson 1963). Evaluer le comportement des requins en utilisant des indices qualitatifs et quantitatifs permet de tester les effets des facteurs environnementaux et anthropiques sur les populations de façon plus précise qu'un simple recensement de leur abondance. Parmi l'ensemble des requins récifaux enregistrés, le requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*) est le plus abondant en Nouvelle-Calédonie. Celui-ci présente un comportement inquisiteur envers la nouveauté (Martin 2007, Nelson et al. 1986) et a été sélectionné comme espèce modèle.

Pour réaliser cette étude, il a été nécessaire d'évaluer quels indices comportementaux liés au nourrissage étaient susceptibles d'être modifiés par la présence de l'homme et quels étaient les facteurs biotiques ou abiotiques pouvant avoir un impact sur ceux-ci. Dans un premier temps, un éthogramme (i.e. répertoire de comportements, Sperone et al. 2012) a été élaboré dans les zones les plus préservées de Nouvelle-Calédonie afin de connaître le comportement des requins face à un appât dans une zone où l'homme est absent. Cette base de référence comportementale a permis d'évaluer, d'une part, comment la présence humaine dans une zone pouvait altérer le comportement des requins gris de récif face à la nouveauté et, d'autre part, la capacité des AMP à protéger/restaurer ce comportement naïf. L'acquisition des données s'est faite avec des critères de visibilité plus rigoureux (> 5 m) que les mesures d'abondance pour permettre une meilleure observation des différents indices comportementaux.

Afin de mieux comprendre comment les activités humaines pouvaient affecter le comportement de nourrissage, un cadre conceptuel de prise de décision individuelle a été élaboré (Fig. 2.11). Celui-ci est basé sur l'idée qu'un requin face à un dispositif appâté inconnu sera d'abord attiré par la nourriture puis méfiant face à la nouveauté. Le compromis entre la motivation de l'individu à obtenir de la nourriture et la prise de risque d'aller au contact d'un dispositif inconnu est conditionné par plusieurs facteurs liés aux traits individuels et aux conditions environnementales. La motivation d'obtenir de la nourriture est fonction de la disponibilité des proies dans le milieu environnant (i.e. rapport entre densité de proie et densité de compétiteurs) et des besoins énergétiques de l'individu. La crainte de la nouveauté est, quant à elle, fonction de l'expérience de l'individu (i.e. un individu naïf se méfiera moins qu'un individu ayant subi des expériences délétères par le passé) et du niveau de risque présent dans son environnement. Les activités humaines

affectent ces aspects en modifiant la disponibilité des proies du milieu (i.e. modification de la densité des proies et des compétiteurs) et en infligeant des interactions délétères aux requins (i.e. prises accessoires de la pêche). Les activités humaines générant une attraction des requins (e.g. chasse sous marine, nourrissage) n'ont pas été prises en compte et peuvent potentiellement produire des altérations comportementales opposées.

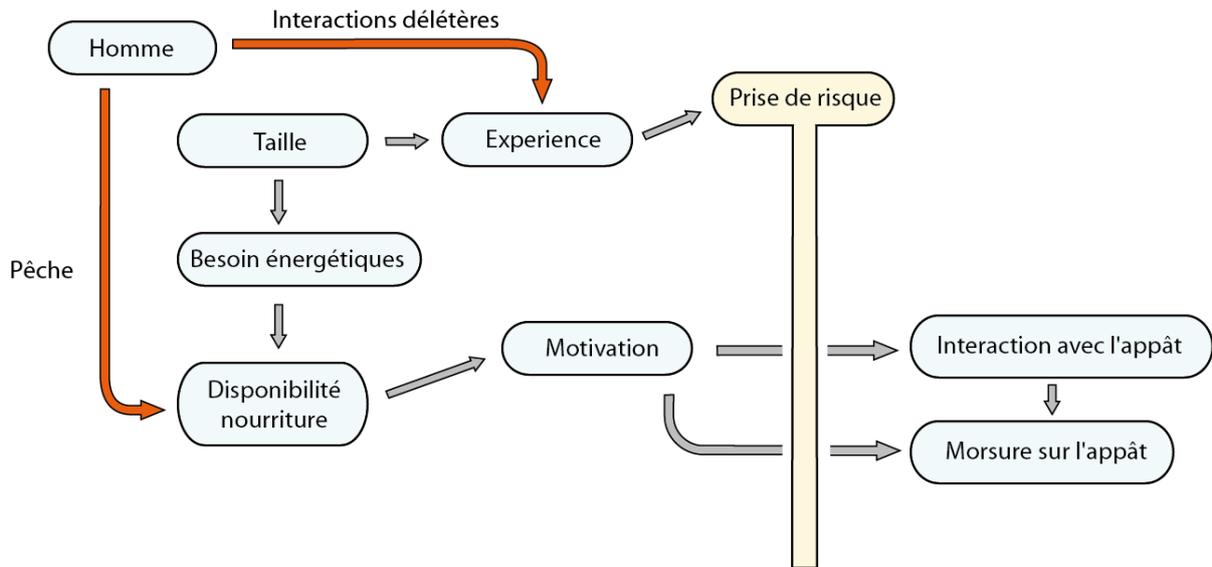


Fig. 2.11 Schéma conceptuel de prise de décision d'un individu pour interagir avec l'appât et l'impact des activités humaines sur celle-ci. Une interaction avec l'appât est le résultat d'un équilibre entre la motivation d'obtenir de la nourriture et la crainte de la nouveauté (prise de risque). Ces deux aspects sont conditionnés par l'expérience de l'individu et ses besoins physiologiques. Les activités humaines agissent à la fois sur l'expérience de l'individu par les interactions qu'il a pu subir et sur les besoins énergétiques en réduisant (pêche) ou en augmentant (nourrissage) la quantité de nourriture disponible dans le milieu.

Quatre indices comportementaux révélant à la fois la motivation du requin pour obtenir la nourriture et leur méfiance face à la nouveauté ont été sélectionnés et mesurés le long du gradient de proximité humaine:

- **La présence d'interactions et de morsures.** Une interaction est un contact volontaire d'une partie du corps du requin avec le dispositif ou l'appât. Deux types d'interactions (hors morsure) ont été observés: le "*bump*" qui consiste en un contact ponctuel généralement effectué avec le museau poussant légèrement le dispositif ou l'appât ; le "*brush*" qui consiste en un frottement du museau ou du flanc de l'individu contre le dispositif ou l'appât. Différents types de morsures ont été observés: la morsure simple où le requin place une partie de l'appât dans sa gueule et ferme la mâchoire, la morsure avec extension du palato carré et la morsure avec agitation où le requin saisit l'appât et le secoue vigoureusement. Ces divers types d'interaction ont renseigné l'éthogramme préliminaire mais n'ont pas été pris en

compte dans l'étude. Seul la présence/absence de morsure de l'appât a été pris en compte afin de simplifier les modèles.

- **L'approche du premier requin enregistré** à partir de son entrée dans le champ visuel des caméras jusqu'à ce qu'il pénètre dans un rayon de 1 m autour du dispositif (Fig. 2.12). Cette approche a été classée en 5 types codés de -1 à 3 en fonction de la motivation et de la crainte reflétée par l'individu. Une approche codée -1 correspond aux individus s'approchant de l'appât puis s'éloignant sans tenter d'obtenir la nourriture. Une approche codée 0 est un comportement neutre d'un individu passant dans le champ visuel sans s'approcher de l'appât. Une approche codée 1 est une approche en zigzag avec plus de 3 virages de plus de 90°. Généralement les individus effectuant ce type d'approche tournent plusieurs fois autour du dispositif avant d'interagir avec l'appât. Une approche codée 2 est une approche plus directe avec 1 à 3 virages de plus de 90°. Une approche codée 3 est une approche en ligne droite sans crainte apparente.
- **Le temps entre l'arrivée du premier requin et sa morsure de l'appât.** Cet indice a été mesuré uniquement dans les cas où le requin enregistré est le premier requin à mordre l'appât.
- **La distance minimale à l'appât du premier requin enregistré** (Fig. 2.13). Si ce dernier interagit avec l'appât, la distance est notée 0.

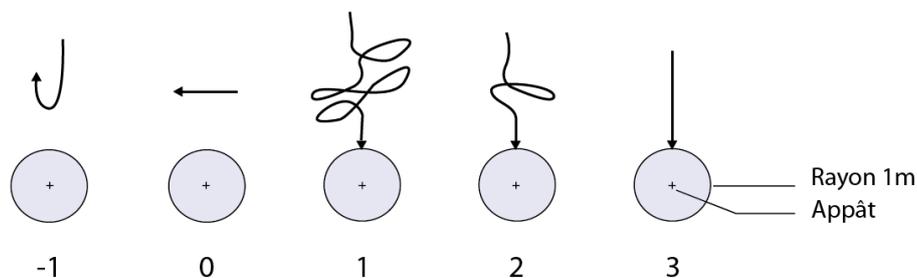


Fig. 2.12 Schéma des différents types d'approches affichées par les individus enregistrés par S-BRUVS. Chaque type d'approche est codé par un chiffre reflétant la motivation et la prudence de l'individu face au dispositif allant de la répulsion (-1) ou un comportement neutre (0) jusqu'à la ligne droite (3). Les types d'approche (1) et (2) reflètent des approches plus ou moins tortueuses et distinguées par le nombre de virages serrés effectués par l'individu.

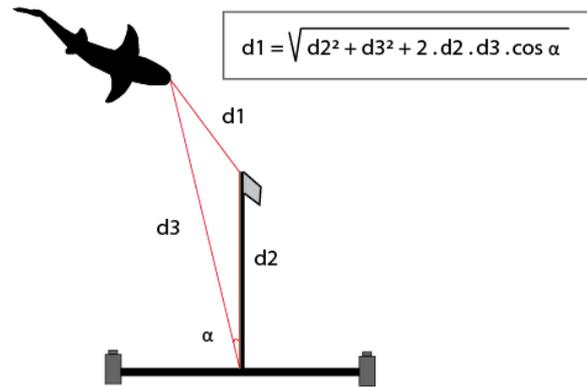


Fig. 2.13 Calcul de la distance minimale à l'appât (vue de dessus). Le logiciel de mesure en 3D EventMeasure fournit la distance entre le point marqué sur l'individu et le centre du dispositif ($d3$) ainsi que l'angle formé (α) entre cette distance et le bras appâté ($d2$). En utilisant la loi des cosinus (ou théorème d'Al-Kashi), la distance ($d1$) est calculée entre le bout de museau de l'individu et l'appât. Les deux rectangles gris représentent les caméras et le losange gris représente l'appât.

Dans cette étude comportementale, je me suis également intéressé, d'une part, à l'effet des caractéristiques individuelles (taille et sexe) et, d'autre part, à l'effet de la présence de conspécifiques et d'hétérospécifiques lors de la prise de données. Chaque requin dont le comportement a été évalué a été mesuré et sexé dans la mesure du possible. De plus, le nombre de *C. amblyrhynchos* (conspécifiques) et de requins d'autres espèces (hétérospécifiques) entre l'arrivée du premier *C. amblyrhynchos* et la première morsure sur l'appât a été compté. Les mesures en 3 dimensions (taille, distance) réalisées grâce au montage des caméras en stéréoscopie ont nécessité une calibration du matériel préalable aux déploiements de S-BRUVS.

2.3.4 Calibration et mesures de taille

Les mesures de taille effectuées dans le logiciel EventMeasure sont basées sur le principe de la triangulation. Ce dernier permet de déterminer la position d'un point dans un repère tridimensionnel à partir de sa projection sur deux images à deux dimensions. Sur chacune de ces images, un point représente la projection d'une ligne dans l'espace 3D. Dans l'absolu, en prenant une paire de points correspondants sur les deux images (e.g. le bout du museau d'un requin sur l'image de gauche et de droite), le croisement des lignes associées à ces points représente la position du point réel dans l'espace tridimensionnel. En réalité, les points projetés sur les images ne peuvent pas correspondre parfaitement au point réel à cause des distorsions de l'image par les caméras et d'autres facteurs inhérents à la projection en 2D. Des algorithmes doivent donc être appliqués pour donner la localisation la plus fidèle du point et estimer des marges d'erreurs de mesure.

Pour appliquer les algorithmes de mesure en 3D, il est nécessaire de paramétrer le logiciel en fonction des caméras utilisées. Ces paramètres sont groupés en 2 catégories: intrinsèques et extrinsèques. Les paramètres intrinsèques des caméras sont liés à la formation de l'image sur le capteur optique et ne sont pas modifiés lorsque la caméra est déplacée. Ces paramètres sont: la distance focale, l'origine du repère 2D de l'image (i.e. coordonnées du centre optique), les facteurs d'agrandissement de l'image et le facteur de non-orthogonalité de l'image (souvent négligé et considéré comme nul). La calibration des paramètres intrinsèques des caméras utilisées dans cette thèse a été réalisée par l'entreprise Seagis, créatrice du logiciel EventMeasure (Seagis 2008, www.seagis.com.au). Les paramètres extrinsèques sont liés au montage du dispositif et au non alignement du repère de la caméra avec le repère tridimensionnel réel. Il s'agit de la translation du centre optique par rapport à l'origine du repère 3D réel et de la rotation des axes caméras par rapport au repère 3D réel. Calibrer des caméras appariées sur un dispositif stéréoscopique revient à définir les valeurs des paramètres extrinsèques de celles-ci.

La calibration des caméras des S-BRUVS a nécessité l'acquisition d'un ensemble d'images sous différents angles d'un objet de dimensions connues. La calibration a été réalisée dans une piscine à l'aide d'un cube de calibration. Celui-ci consiste en une structure métallique noire parsemée de pastilles blanches réfléchissantes (Fig. 2.14). Chaque cube produit par Seagis possède ses propres dimensions et est fourni avec un fichier contenant ses caractéristiques. Le cube de calibration a été placé devant les caméras montées en stéréoscopie puis a été manipulé pour être filmé sous différents angles. Une fois cette manipulation réalisée, la vidéo a été traitée à l'aide du logiciel CAL également fourni par Seagis. Dans celui-ci, chaque pastille a été pointée et numérotée sur chaque image selon plusieurs angles de vue. Les algorithmes géométriques ont ensuite déterminé les valeurs des paramètres extrinsèques du montage stéréoscopique. Chaque caméra a été individualisée et associée à son dispositif. Changer de caméra sur un S-BRUVS a donc nécessité une nouvelle calibration. Une calibration a été réalisée avant chaque campagne d'échantillonnage pour garantir des mesures correctes.

Une fois les paramètres du dispositif renseignés dans EventMeasure, les mesures de tailles ont pu être effectuées. Il s'agit de sélectionner une (mesure simple) ou plusieurs (mesure composée) paire(s) de points sur les deux images pour calculer la distance qui les sépare (Fig. 2.15).

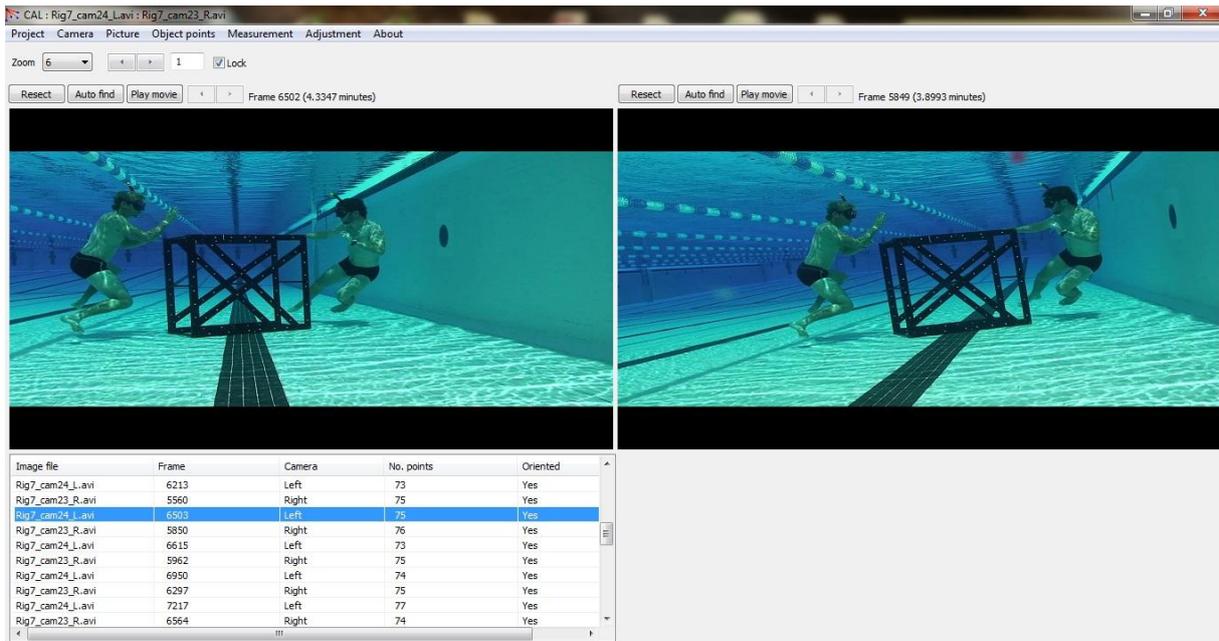


Fig. 2.14 Calibration d'un dispositif S-BRUVS en piscine à l'aide d'un cube de calibration.

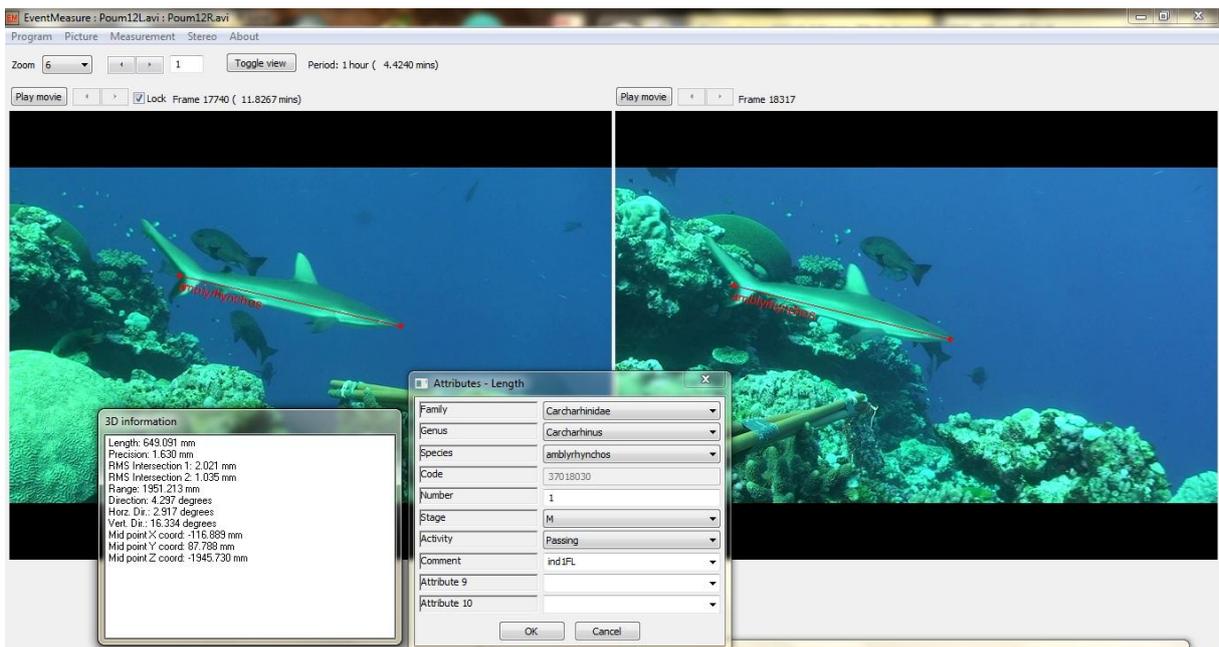


Fig. 2.15 Capture d'écran d'une mesure de taille effectuée à l'aide du logiciel EventMeasure sur un requin gris de récif. Deux encadrés sont produits. Le premier résume les informations sur la mesure 3D, notamment la taille, sa précision et sa position dans l'espace. Le second rappelle les informations sur l'individu.

Une mesure de taille effectuée dans EventMeasure donne les renseignements suivants (Fig. 2.15 & 2.16):

- **Computed length.** Il s'agit de la distance calculée entre les points, donnée en mm.
- **Precision.** Il s'agit de la précision de la mesure effectuée, donnée en mm. Elle est estimée à partir des paramètres de la caméra, la géométrie tridimensionnelle des intersections (voir paragraphes précédents) et la précision de la sélection par l'opérateur (ici, 1 pixel de précision).
- **RMS intersection.** L'erreur "*Root Mean Square*" (RMS) est une valeur d'erreur représentant la qualité de la mesure. Idéalement, la RMS devrait être égale à 0. En pratique, une mesure ayant une RMS inférieure à 10 mm est bonne et celles ayant une RMS supérieure à 20 mm sont problématiques (Manuel d'utilisation EventMeasure).
- **Range.** Il s'agit de la distance entre le milieu du montage stéréo (i.e. entre les deux caméras) et le milieu de la longueur mesurée, donnée en mm. En pratique, cela représente la distance des individus au dispositif.
- **Direction.** Il s'agit de l'angle formé entre l'axe Z du système et le centre de la longueur mesurée dans un repère tridimensionnel, donné en degrés (°).
- **Horz. Dir.** L'"*horizontal direction*" représente l'angle formé entre l'axe X du système et le milieu de la longueur mesurée, en degré. Cet angle indique comment l'individu mesuré est tourné horizontalement par rapport au système. Une "*Horizontal direction*" de 0 signifie que l'individu est parfaitement parallèle à la barre portant les deux caméras.
- **Vert. Dir.** La "*vertical direction*" représente l'angle formé entre l'axe Y du système et le milieu de la longueur mesurée, en degrés.
- **Mid point X coord. & Mid point Y coord.** Il s'agit des coordonnées X et Y du milieu de la longueur mesurée.

Pour aider l'utilisateur, EventMeasure dessine les lignes épipolaires lorsqu'un point est créé (Fig. 2.17). Celles-ci donnent la position des points théoriques correspondants au point tracé à l'aide des informations issues de la calibration du système. Ces courbes peuvent également révéler un problème de calibration si elles ne sont pas positionnées près de l'emplacement du point attendu.

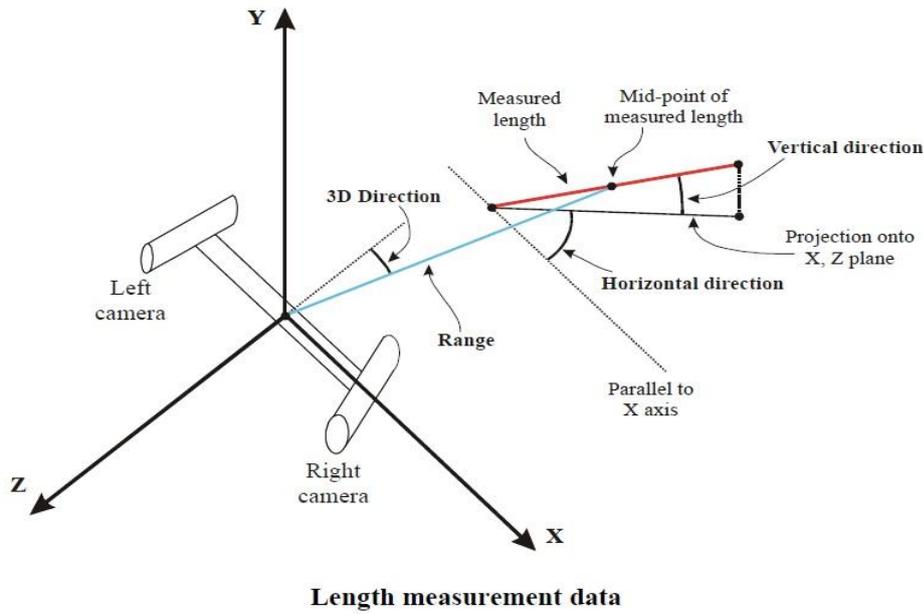


Fig. 2.16 Schéma du dispositif avec l'ensemble des paramètres relevés lors d'une mesure 3D (issue du manuel d'utilisation d'EventMeasure).

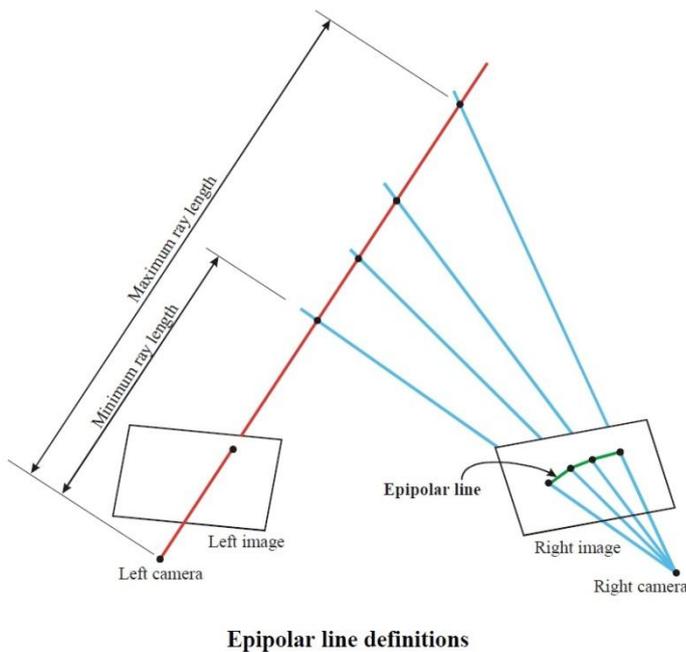


Fig. 2.17 Schéma de création des lignes épipolaires pour un montage stéréoscopique sur EventMeasure (issue du manuel d'utilisation d'EventMeasure). Lorsqu'un point est tracé sur l'image de gauche et projeté dans l'espace (ligne rouge), le logiciel projette les points correspondants sur l'image droite (ligne bleue). Après la création d'un point sur l'image de gauche, une série de points correspondants (permettant le croisement des projections dans l'espace) est automatiquement affichée sur l'image de droite. L'ensemble de ces points forme une ligne dite "épipolaire" (ligne verte).

Les individus recensés sont mesurés en utilisant la longueur à la fourche ("Fork Length", FL) représentant la longueur entre le point le plus antérieur de l'animal et la fourche formée par la nageoire caudale (Fig. 2.18). Pour les individus ne présentant pas de fourche à la nageoire caudale, la longueur totale ("Total Length", TL) a été utilisée. Cette dernière représente la longueur entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur du corps. Pour les requins, les longueurs totales (TL), à la fourche (FL) et pré-caudale ("Precaudal Length", PL) ont été mesurées. La longueur à la fourche n'a pas pu être mesurée sur les requins nourrices (*Nebrius ferrugineus*) et léopard (*Stegostoma fasciatum*) car ils ne présentent pas de fourche à leur nageoire caudale. La longueur totale a été privilégiée dans les analyses pour homogénéiser les données. Dans les cas où aucune de ces longueurs n'a pu être mesurée, la longueur totale a été calculée à partir d'une relation allométrique déterminée à partir d'une partie du jeu de données taille utilisant la longueur pré-pectorale ("Pre Pectoral Length", PPL).

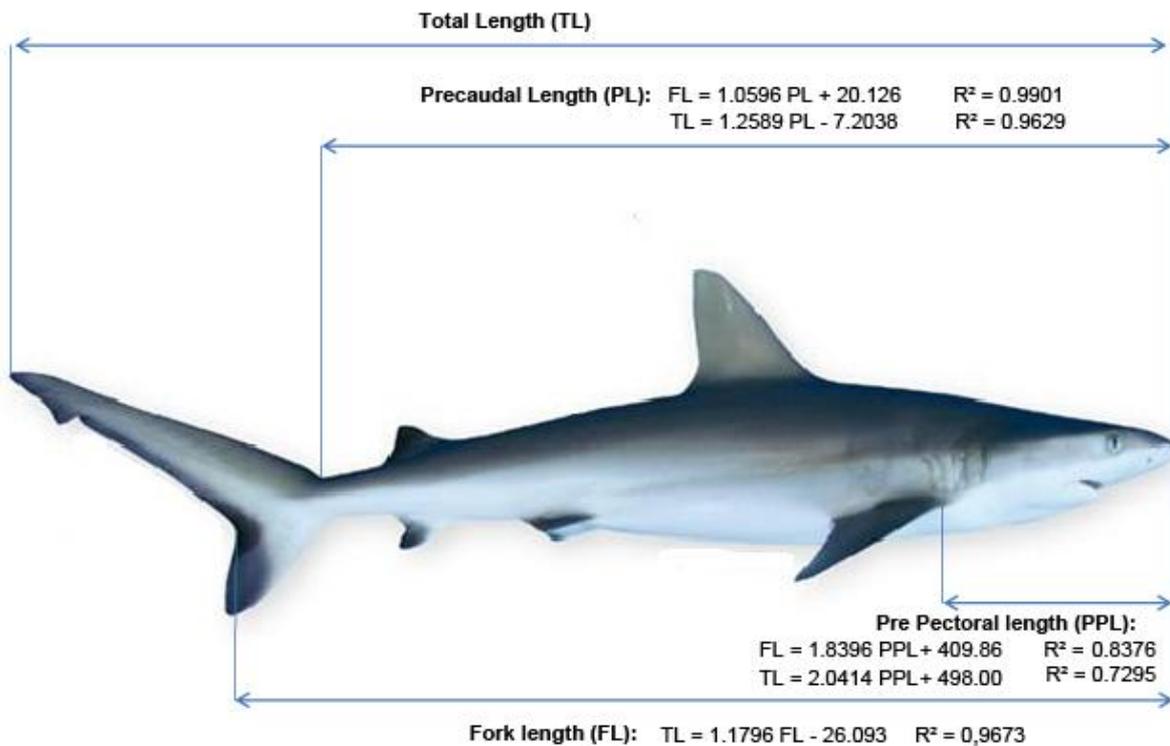


Fig. 2.18 Mesures de taille effectuées sur les requins et les relations allométriques pour *Carcharhinus amblyrhynchos* déterminées à partir de 22 individus issus du jeu de données récolté dans cette thèse. L'image initiale de requin gris de récif provient du Muséum d'histoire naturelle de Floride.

2.4 Les facteurs environnementaux

Plusieurs facteurs environnementaux ont été relevés pendant les campagnes d'échantillonnage ou acquis lors du traitement de données. Ces facteurs peuvent éventuellement agir sur la répartition des populations de requins. Les facteurs relevés *in situ* sont: le type de récif, la profondeur, l'heure de déploiement et la saison. Les facteurs obtenus après l'échantillonnage sont: le type et la diversité du substrat et la température de l'eau.

Une grande diversité de récifs est présente en Nouvelle-Calédonie. La typologie des récifs peut être envisagée selon une classification hiérarchique (Andréfouët & Torres-Pulliza 2004). Dans ces travaux de thèse, la classification des grands types de complexe récifaux a été utilisée (niveaux 2 et 3 dans Andréfouët & Torres-Pulliza 2004). Le récif barrière, généralement linéaire et entrecoupé de passes sépare le lagon de l'océan. Deux zones de ce récif ont donc été considérées: la pente externe, soumise aux influences océaniques et l'arrière récif (formations coralliennes en arrière du grand récif), soumis aux influences lagunaires (Tableau 2.1). Le récif barrière a été la cible principale de l'échantillonnage par S-BRUVS. Les récifs intermédiaires sont des patchs coralliens situés dans le lagon entre le récif barrière et le récif frangeant. Le récif frangeant est accolé au trait de côte d'une île haute et il est donc le plus susceptible de subir l'influence des activités humaines. Les récifs intermédiaires et frangeants ont été des cibles secondaires d'échantillonnage.

Tableau 2.1 Résumé du nombre de déploiements de S-BRUVS selon le type de récif et les mesures de gestion en vigueur. Les AMPs ouvertes ("*no-take*") autorisent la présence humaine mais interdisent la pêche tandis que les AMPs intégrales ("*no-entry*") interdisent la présence humaine.

Réglementation	Pente externe	Barrière interne	Intermédiaire	Frangeant
Ouvert	97	134	42	12
AMP ouverte	17	33	11	3
AMP intégrale	25	11	0	0
Total	139	178	53	15

La saison, l'heure et la profondeur de déploiement des S-BRUVS, ont été consignées dans la base de données mais n'ont pas été utilisées dans les analyses car la stratégie d'échantillonnage n'a pas été équilibrée pour ces facteurs. En effet, la pente externe a préférentiellement été échantillonnée le matin, les sites à faible influence humaine ont été principalement échantillonnés en saison chaude et la profondeur a été fortement corrélée au type de récif échantillonné.

Le type d'habitat (typologie de substrat) et sa diversité ont été déterminés dans un rayon de 3 et 30 km à l'aide des données du *Millenium Coral Reef Mapping Project* (Andrefouët et al. 2006) où tous les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie sont géoréférencés. Ces facteurs ont été consignés dans la base de données S-BRUVS créée dans cette thèse. Cependant, ceux-ci n'ont pas été utilisés dans les modèles finaux car ils n'ont montré ni de forte contribution à la construction de ceux-ci ni de tendances particulières dans la richesse spécifique, l'abondance ou le comportement des requins.

La température de l'eau de surface ("*Sea Surface Temperature*", SST) est issue du projet *Group for High Resolution Sea Surface Temperature* (GHRSSST, <http://podaac.jpl.nasa.gov/>). Elle correspond à une moyenne des températures mensuelles sur 10 ans, de 1998 à 2008 avec une résolution spatiale de 0,011° de latitude et 0,011° de longitude (Fig. 2.19). La température de l'eau est un facteur conditionnant la répartition, le mouvement et l'activité des espèces marines (Lea et al. 2015). Cela s'applique particulièrement pour les espèces ectothermes, comme les requins de récifs, qui régulent leur température corporelle avec la température du milieu extérieur (Papastamatiou et al. 2015). Ce facteur conditionne également les performances et l'activité des individus notamment dans les comportements de chasse (Gannon et al. 2014). Ce facteur est également lié au métabolisme des individus par la théorie métabolique de l'écologie (Brown et al. 2004, Allen et al. 2002). La température de surface océanique a donc été utilisée dans les modèles pour déterminer dans quelle mesure celle-ci conditionne la répartition et l'abondance des requins (Chap. 4) et leur comportement face à un appât (Chap. 5).

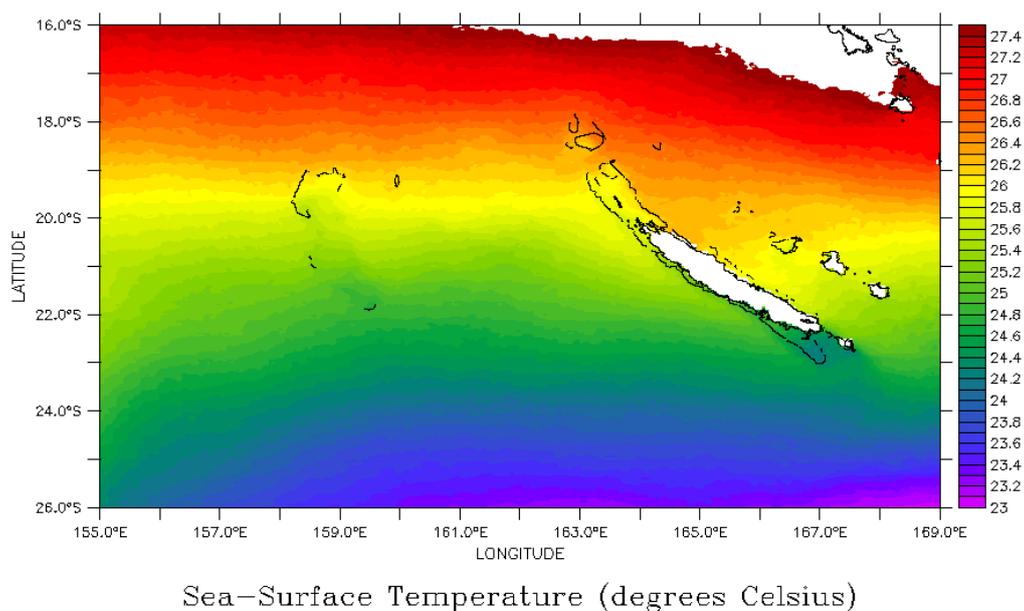


Fig. 2.19 Moyenne des températures mensuelles des eaux de surface océaniques en Nouvelle-Calédonie de 1998 à 2008.

2.5 Modélisation de l'impact anthropique

Un indice d'influence humaine proximal (*Proximal Human Influence*, PHI) a été créé pour modéliser l'impact des populations locales sur les récifs alentours. Cet indice prend en compte 3 composantes: la population humaine locale, la surface de récif et le temps de trajet. L'influence de la densité de population (nombre d'habitant/km² de récif, éq. 1) est pondérée par le temps de trajet (éq. 2) suivant une formule exponentielle négative analogue à la formule de connectivité IFM ("*Incidence Function Model*") selon laquelle la connectivité entre populations est une fonction exponentielle décroissante de la distance (Moilanen & Nieminen 2002).

$$\text{Densité humaine} = \frac{\text{population}}{\text{reef surf}} \quad (\text{éq. 1})$$

$$\text{Diminution de l'influence avec le temps de trajet} = (e^{-\alpha \text{ tps}}) \quad (\text{éq. 2})$$

$$\text{Temps de trajet total (tps)} = \sum \text{dist}_i v_i \quad (\text{éq. 4})$$

$$\text{Indice d'influence humaine proximale (PHI)} = (e^{-\alpha \sum \text{dist}_i v_i}) \frac{\text{population}}{\text{reef surf}} \quad (\text{éq. 5})$$

population : population humaine dans un rayon de 25 km centré au point de la côte le plus proche du point échantillonné.

reef surf : surface de récif dans un rayon de 20 km autour du point échantillonné (km²)

α : constante de diminution d'influence humaine

tps : temps de trajet total (somme des segments de trajets) entre le point échantillonné et la côte la plus proche (h)

dist_i : longueur de chaque segment de trajet (km)

v_i : vitesse de voyage associée à chaque segment de trajet (km/h)

La population humaine locale a été déterminée en utilisant les recensements de population à l'échelle du pays (www.isee.nc). La base de données historique de comptages en plongée couvre une période de 30 ans. Les recensements de populations de 1989, 1996, 2004 et 2009 ont été utilisés pour obtenir les données démographiques correspondant aux années des plongées effectuées. Dans le calcul d'indice proximal (PHI), la population présente dans un rayon de 25 km autour du point de côte le plus proche du point échantillonné a été utilisée (Fig. 2.20). Cette surface couvre la zone comprise du littoral à la chaîne de montagne considérée comme une barrière séparant la partie Ouest et Est de la Grande Terre.

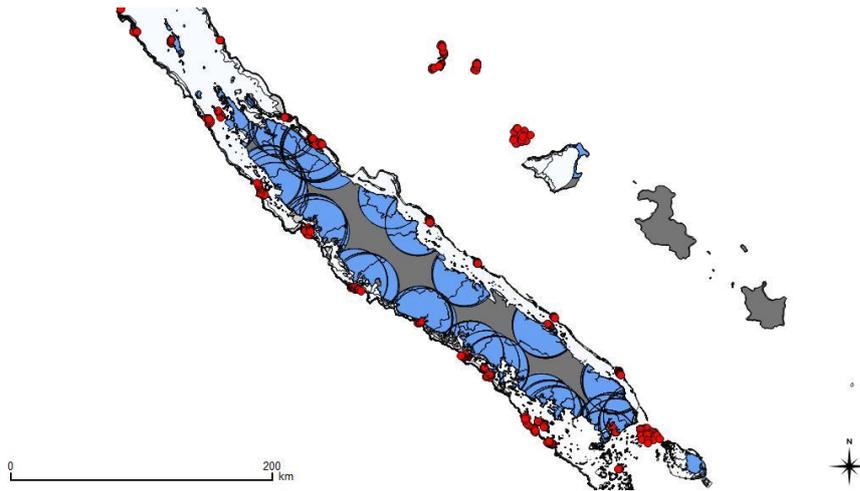


Fig. 2.20 Couverture spatiale des zones tampons utilisées pour calculer la population locale exerçant une influence sur les points de récif échantillonnés. Les zones tampons sont représentées en bleu et les sites de déploiements de S-BRUVS sont représentés par des points rouges.

La constante α utilisée dans l'équation est une constante représentant la diminution de l'influence humaine avec l'éloignement (Fig. 2.21). Cette équation suppose une diminution exponentielle de celle-ci quand le temps de trajet entre la côte et le point de récif augmente. Afin de construire le meilleur modèle, 26 valeurs de cette constante entre 0.5 et 3 ont été évaluées. Pour chaque valeur de α , plusieurs modèles de *Boosted Regression Trees* (BRT, voir 2.2.6) ont été implémentés. La valeur de α produisant le meilleur modèle (i.e. ayant la plus grande valeur de validation croisée) a été 2,5 (Annexe 2). Cette valeur de constante a été conservée pour tous les calculs de PHI.

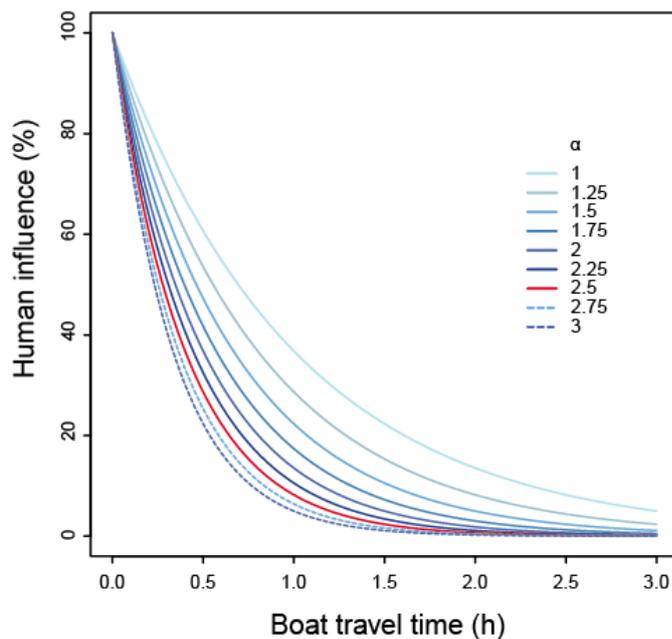


Fig. 2.21 Diminution de l'influence humaine proximale (PHI) dans un modèle exponentiel négatif pour plusieurs valeurs de la constante α . La valeur de α de 2.5 a été utilisée dans les modèles (Annexe 2).

Le temps de trajet du point échantillonné à la côte la plus proche a été divisé en plusieurs segments pour représenter le trajet réellement emprunté par les usagers. Ainsi, le calcul de trajet pour les points situés à l'extérieur du lagon a pris en compte un passage par une passe pour rejoindre la côte. La vitesse de transport a été fixée à 10 nœuds (18.52 km/h) pour la navigation extérieure et à 15 nœuds (27.78 km/h) pour la navigation à l'intérieur du lagon pour se rapprocher des conditions réelles.

La surface de récif environnant le point d'échantillonnage a été calculée en utilisant les données du *Millenium Coral Reef Mapping Project* (Andrefouët et al. 2006). Cette surface permet d'évaluer l'intensité de l'influence humaine proximale sur un récif en fonction de sa superficie. Pour une même taille de population humaine, plus la superficie du récif sera grande plus l'influence humaine par unité de surface sera faible. En outre, plus une surface de récif est grande, plus elle pourra héberger d'individus et de ressources et plus la capacité de résilience du milieu sera préservée. Des surfaces de récif dans un rayon de 3, 20, 30 et 100 km ont été successivement testées pour déterminer la superficie la plus significative. La surface de récif dans un rayon de 20 km autour du point échantillonné a montré la plus forte contribution aux modèles et a donc été utilisée pour pondérer l'influence humaine locale.

L'ensemble des distances et surfaces utilisées dans les calculs d'influence humaine a été calculé à l'aide des logiciels ArcMap 10.2.2 et QGIS 2.4.0.

2.6 Synopsis des bases de données

Un des objectifs de cette thèse a été la création de plusieurs bases de données rassemblant les observations menées sur les S-BRUVS. Aucune étude n'avait encore été menée sur la répartition des requins en Nouvelle-Calédonie ou dans les sites isolés du Pacifique Sud en utilisant une méthode adaptée à ces espèces. Dans l'ensemble des travaux présentés, un total de 13 bases de données a été utilisé (Tableau 2.2). Parmi elles, 8 ont été construites dans le cadre de cette thèse incluant 6 bases de données obtenues par S-BRUVS et 2 bases de données anthropiques construite sous logiciel d'information géographique.

Les différentes bases récoltées en comptage en plongée UVC sont ici détaillées mais sont utilisées sans distinction sous une seule base dans les analyses (Chap. 4). La méthode utilisée pour réaliser ces comptages est le "*distance sampling*" (D-UVC, voir Encadré 1).

Encadré 1: Les comptages en plongée à l'aide du "distance sampling" (D-UVC)

Le "distance sampling" consiste à recenser tous les individus ou groupes d'individus le long d'un transect de 50 m de longueur découpé en 5 secteurs de 10 m. Les individus sont recensés de part et d'autre du transect sans limite de largeur par 2 plongeurs notant des espèces complémentaires (Fig. 2.19).

Pour chaque individu, l'espèce, la taille, le secteur et la distance perpendiculaire au transect sont notés. Pour un groupe d'individus, la distance de l'individu le plus proche et celle du plus éloigné sont notées. Le groupe est divisé en plusieurs sous groupes de tailles afin de produire des estimations de biomasse plus précises. Cette méthode est basée sur la détectabilité de chaque espèce en fonction de sa distance au transect. Par exemple, les espèces de grande taille et mobiles comme les requins auront une probabilité de détection qui diminuera plus lentement en fonction de la distance au transect.

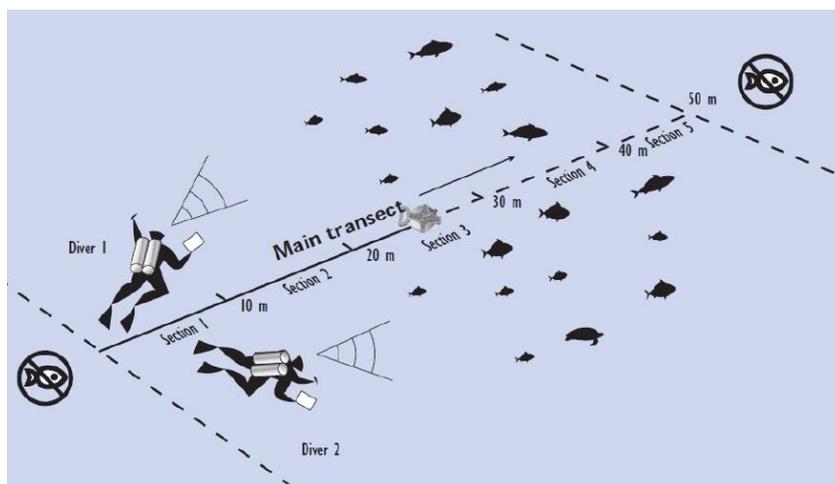


Schéma de comptage en plongée par la méthode de "distance sampling" (Labrosse et al. 2002).

Tableau 2.2 Résumé des bases de données utilisées dans cette thèse. Les bases de données que j'ai personnellement construites (ou participé à construire pour la comparaison du matériel vidéo) dans le cadre de cette thèse sont colorées en bleu.

	Base de données	Gestionnaire	Pays	Période d'échantillonnage	# Déploiements / # Transects	# Familles	# Espèces	Chapitre
S-BRUVS	S-BRUVS Nouvelle-Calédonie	Jean-Baptiste Juhel (IRD/UNC/UM)	Nouvelle-Calédonie	Sept. 2012 - Oct. 2014	457 (385 valides)	63	423	4
	Comportement <i>C. amblyrhynchos</i> NC	Jean-Baptiste Juhel	Nouvelle-Calédonie	Sept. 2012 - Oct. 2014	457 (372 valides)	1	1	5
	Requin Aboré temporel	Jean-Baptiste Juhel	Nouvelle-Calédonie	Nov. 2013 - Nov. 2014	64	2 (requins uniquement.)	5 (requins uniquement)	6
	Pristine Polynésie Française	Jean-Baptiste Juhel	Polynésie Française	Juin 2013	52	35	169	6
	Pristine Tonga	Jean-Baptiste Juhel	Tonga	Juillet 2013	39	39	171	6
	S-BRUVS Pitcairn	Tom Letessier (UWA)	Pitcairn	Mai - Juil. 2014	42	23	78	6
	Comparaison matériel vidéo	Jessica Meeuwig (UWA)	NC (& en piscine)	Nov. 2012	2 <i>in situ</i> / 1 en piscine	15	27	3
D-UVC	Historique NC	Michel Kulbicki (IRD)	Nouvelle-Calédonie	1986 - 2005	2511	77	835	4
	AMP / Patrimoine mondial UNESCO	Laurent Wantiez (UNC)	Nouvelle-Calédonie	2006 - 2012	159	53	521	4
	ProcFish NC	Laurent Vigliola (IRD)	Nouvelle-Calédonie	2002	120	33	260	4
	Pristine	Laurent Vigliola	Nouvelle-Calédonie	2012-2014	128	48	442	4

Tableau 2.2 (suite) Résumé des bases de données utilisées dans ces travaux de thèse. IRD: Institut de Recherche pour le Développement, UNC: Université de la Nouvelle-Calédonie, UM: Université de Montpellier, UWA: University of Western Australia.

Influence anthropique					
Base de données	Licence	Pays	Description	Sources	Chapitre
Population Nouvelle-Calédonie	ISEE	Nouvelle-Calédonie	Construction d'un fichier unique regroupant les données des différents recensements de population de Nouvelle-Calédonie (1989, 1996, 2004, 2009) et les coordonnées GPS des foyers de population correspondants.	ISEE (www.isee.nc)	4 & 5
Distance et temps de trajet aux foyers de population et à Nouméa	IRD/UNC/UM2	Nouvelle-Calédonie	L'indice d'influence humaine développé dans le paragraphe 2.5 a permis la compilation des distances entre les points échantillonnés, les foyers de population et la capitale. L'ensemble de ces données a été calculé à l'aide de logiciel SIG (ArcMap 10.2.2 et QGIS 2.4.0) et d'un logiciel de traitement de données (R 2.15.2)	<i>Millenium Coral Reef Mapping Project</i> et DITTT (Direction des Infrastructures, de la Topographie et des transports Terrestres) (www.dittt.gouv.nc)	4 & 5

2. 7 Modélisation multivariée: Boosted Regression Trees (BRT)

Un des objectifs de ce travail a été d'explorer l'impact de la proximité humaine sur la répartition des requins (Chap. 4) et leur comportement (Chap. 5) en tenant compte des facteurs environnementaux.

Les relations entre ces différentes variables sont souvent non linéaires, ont des effets de seuil et présentent des interactions (e.g. McClanahan et al 2011). Dans cette approche multivariée complexe, des arbres de régression ont été utilisés pour démêler ces relations. Le principe de ce type d'analyse est d'expliquer et prédire la valeur d'une variable continue à partir de variables explicatives (e.g. expliquer l'abondance d'une espèce de requin en fonction de facteurs environnementaux et anthropiques). Cette méthode est basée sur un algorithme d'apprentissage des valeurs du jeu de données collectées. Elle permet, entre autres, de déterminer les variables expliquant le mieux la variable réponse.

Un arbre de régression est construit par un ensemble de séquences de conditions logiques dichotomiques qui s'appliquent successivement sur chaque variable prédictive (Fig. 2.22). Chaque test logique sur une variable est modélisé par un nœud. A chacun de ces nœuds, deux groupes (ou branches) décrivent un résultat du test logique, de façon à maximiser la variance intergroupe et à minimiser la variance intragroupe. Enfin, chaque terminaison des branches (ou feuilles) contient la valeur prédite de la variable réponse.

Les arbres de régression sont capables de prendre en compte des variables de nature différente (continues, discrètes, binaires ou catégorielles), de gérer leurs interactions et les effets de seuil dans la modélisation. Ils sont donc particulièrement adaptés au traitement de variables écologiques pour lesquelles les relations non-linéaires, les interactions et les effets de seuils sont fréquents.

Le "*boosting*" est une technique d'apprentissage automatique basée sur un ensemble de classifieurs binaires. Les "*Boosted Regression Trees*" (BRT) associent les algorithmes de "*boosting*" et les algorithmes des arbres de régression (Elith et al 2008). Cette technique consiste à générer un grand nombre d'arbres simples pondérés par leurs erreurs de classification. Les arbres successifs sont basés sur les résidus (erreur de classification) des arbres précédents. Le procédé itératif se fait par niveau: à chaque arbre, le modèle est agrandi en laissant les arbres précédents inchangés.

Les BRT présentent de nombreux avantages. Ils ne nécessitent pas de transformations de données ou l'élimination des points aberrants, ils sont capables de modéliser des relations non-linéaires et permettent une grande amélioration du pouvoir de prédiction des arbres de régression. Le processus de construction de la série d'arbres inclut un composant stochastique par l'utilisation d'un échantillon aléatoire du jeu de donnée d'apprentissage ("*Out of bag*"). Cette stochasticité réduit la variance du modèle final et le surapprentissage en fournissant des jeux de données d'apprentissage différents (Friedman 2002). La taille du jeu de données d'apprentissage est déterminée par le "*bag fraction*" (bg). Un bg de 0.5 est utilisé dans les analyses comme recommandé par Elith et al. (2008).

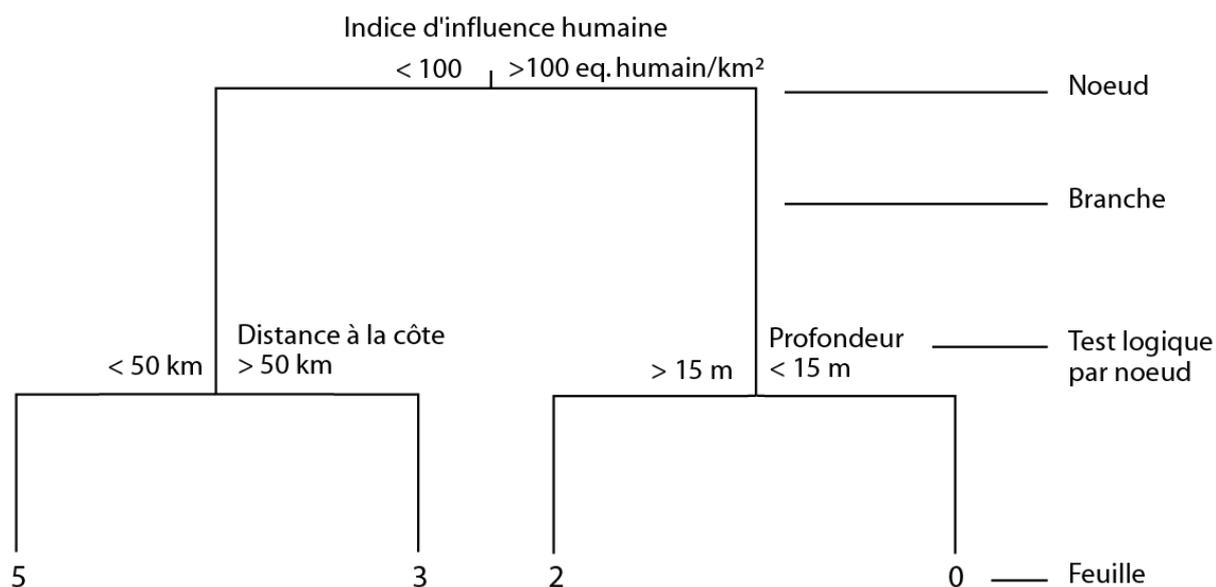


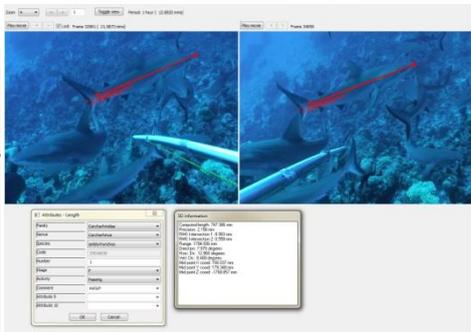
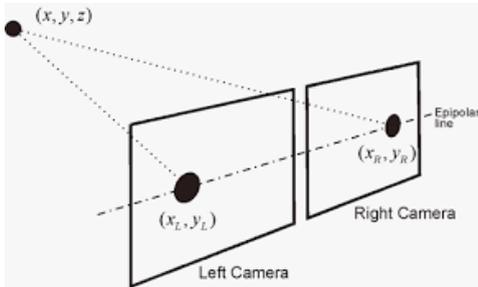
Fig. 2.22 Schéma d'un arbre de régression hypothétique à 3 nœuds. L'abondance de requins (feuille) est ici modélisée par un indice d'impact humain, la distance à la côte et la profondeur. Par exemple, dans une station présentant une pression humaine inférieure à 100 (équivalent humain /km²) et une distance à la côte supérieure 50km, une abondance de 3 requin est prédite par le modèle.

Deux autres paramètres sont à déterminer dans un modèle BRT. Le taux d'apprentissage ("*learning rate*", lr) détermine la contribution de chaque arbre au modèle et la complexité des arbres ("*tree complexity*", tc) détermine le nombre de nœuds des arbres et contrôle les interactions dans le modèle (e.g. Si tc = 1, aucune interaction n'est modélisée, modèle additif. Si tc = 2, jusqu'à 2 interactions sont modélisées). Ces deux paramètres agissent de concert et conditionnent le nombre d'arbres créés dans le modèle. Plus le taux d'apprentissage est faible, plus le nombre d'arbres générés est grand. A l'inverse, plus la complexité des arbres est grande, plus le nombre d'arbres générés est petit. Un fort coefficient de détermination en validation croisée (CV) et un nombre d'arbres supérieur à 1 000 sont deux critères importants pour un BRT (Elith et al. 2008).

Afin de déterminer les valeurs optimales pour le taux d'apprentissage (lr) et la complexité des arbres (tc), différentes combinaisons de lr et tc (de 0.001 à 0.1 et de 1 à 5 respectivement) ont été utilisées pour générer une multitude de BRT (environ 100 simulations pour chaque variable réponse modélisée). Le modèle ayant le plus fort coefficient de détermination en validation croisée (CV) ayant un nombre d'arbre compris entre 1 000 et 5 000 a été retenu. Les variables explicatives n'améliorant pas significativement le pouvoir explicatif (contribution inférieure à 10%) ont été éliminées. Si des variables étaient fortement corrélées entre elles, la variable ayant la plus forte contribution au modèle a été conservée et les autres ont été éliminées.

La contribution relative de chaque variable explicative est le nombre de fois où celle-ci est choisie pour séparer la variable réponse (i.e. nœuds des arbres), pondérée par l'amélioration au carré du modèle à chaque création d'arbre et moyennée sur l'ensemble des arbres (Elith et al. 2008). L'effet marginal d'une variable explicative sur la variable réponse est produit en prenant en compte les effets moyens de toutes les autres variables explicatives du modèle. L'effet marginal d'une variable explicative peut être considéré comme l'effet pur de celle-ci sur la variable réponse.

Chapitre 3. Comparaison des cameras d'action et des caméras traditionnelles en vidéo stéréoscopique sous-marine



Chapitre 3. Comparaison des caméras d'action et des caméras traditionnelles en vidéo stéréoscopique sous-marine

Les méthodes de recensement de la biodiversité sous marine basées sur la vidéo connaissent une grande diffusion depuis plusieurs décennies grâce aux améliorations technologiques successives (Mallet & Pelletier 2014). Depuis 2005, des petites caméras simples d'utilisation et fournies avec des caissons étanches (camera d'action) sont produites en série et connaissent un large succès. Leur coût réduit, leur petite taille, leur caisson standardisé, leur simplicité d'utilisation et leur disponibilité sur le marché promettent des avancées importantes pour la recherche scientifique, notamment en écologie marine.

Avant de pouvoir être utilisé pour des mesures stéréoscopiques, tout nouveau matériel vidéo doit néanmoins être validé par expérimentation. Dans ce chapitre, nous évaluerons les capacités du modèle GoPro Hero 2 à générer des mesures de taille correctes dans un montage en stéréoscopie. Ces mesures seront comparées avec celles du modèle Sony Hdr CX-12 fréquemment utilisée dans les dispositifs stéréoscopiques de mesures de taille de poissons. Cette comparaison sera effectuée à l'aide de mesures simultanées avec les deux modèles.

Ces tests seront menés à la fois en piscine et *in situ* pour, d'une part, tester les capacités de ces caméras à mesurer correctement des cibles de taille connues à des distances, angles et vitesses variables, et d'autre part, tester leur capacité à générer des distributions de tailles correctes sur des populations de poissons en milieu naturel.

Manuscript 1 : Low-cost small action cameras in stereo generates accurate underwater measurements of fish

Tom B. Letessier ^a, Jean-Baptiste Juhel ^{b,c,d}, Laurent Vigliola ^b, Jessica J. Meeuwig ^e

^a Centre for Marine Futures, Oceans Institute, The University of Western Australia, M470, 35 Stirling Highway, Crawley, WA 6009, Australia.

^b UMR 9220 ENTROPIE, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Laboratoire Excellence LABEX Corail, Nouma, New Caledonia, France.

^c Université de la Nouvelle-Calédonie, LIVE EA4243, BPR4, Nouma, New Caledonia 98841, France.

^d UMR 9190 MARBEC, Université de Montpellier, CC 093, Montpellier Cedex 5 34095, France.

^e Centre for Marine Futures, Oceans Institute and School of Animal Biology, The University of Western Australia, M470, 35 Stirling Highway, Crawley, WA 6009, Australia.

Citation : Letessier TB, Juhel JB, Vigliola L, Meeuwig JJ (2015) Low-cost small action cameras in stereo generates accurate underwater measurements of fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 466 : 120-126. DOI : 10.1007/s12526-014-0246-z

Abstract

Small action cameras have received interest for use in underwater videography because of their low-cost, standardised housing, widespread availability and small size. Here, we assess the capacity of GoPro action cameras to provide accurate stereo-measurements of fishes in comparison to the Sony handheld cameras that have traditionally been used for this purpose. Standardised stereo-GoPro and Sony systems were employed to capture measurements of known-length targets in a pool to explore the influence of the type of camera, distance to camera rig, angle to the optical axis and target speed on measurement accuracy. The capacity to estimate fish length *in situ* was also compared by measuring the same fishes on a coral reef with two baited remote underwater video systems, each fitted with both a GoPro and a Sony camera system. Pool trials indicated that the GoPros were generally less accurate than the Sonys. Accuracy decreased with increased angles and distance for both systems but remained reasonably low (<7.5%) at 5 m distance and 25° angle for GoPros. Speed

of target movement did not result in any consistent decrease in accuracy. *In situ* measurements revealed a strong correlation ($R^2 = 0.94$) between Sony and GoPro length measurements of the same individual fish, with a slope not different from 1 and an intercept not different from 0, suggesting that GoPro measurement errors do not result in a consistent bias at the level of an individual fish. Moreover, the investigation of kernel density functions of the length distribution of the entire fish assemblage indicated that difference in measurement accuracy becomes negligible for purposes of comparing population size structure. We suggest a measurement protocol for the use of GoPro stereo-camera systems that improves accuracy, where distance to target is limited to 5 m and angle to optical axis is restricted to 25°. For distances up to 7 m, angles should be restricted to 15°. This protocol supports the use of small action cameras such as the GoPro system, providing reductions in cost and increases in effective sampling efforts, compared with traditional rigs based on relatively expensive handheld cameras.

Keywords : Body size, length, monitoring, stereo-photogrammetry, videography.

3.1 Introduction

Accurately measuring change in diversity, relative abundance and population characteristics is a key component of successful marine ecology and conservation. Body size is a particularly important phenotypic metric with a fundamental role in population ecology, providing insights to condition, physiology and behavior (Peters 1986) and reflecting variability in age structure (Olsen et al. 2004), genetic variability (Olsen et al. 2009) and environmental conditions (Sarma et al. 2008). In marine fishes, size is also closely related to reproductive output and recruitment (Beldade et al. 2012). Moreover, size is a sensitive response to anthropogenic influences such as fishing (Olsen and Molan, 2010), climate change (Genner et al. 2010) and pollution (Farkas et al. 2003).

Low-cost, non-destructive methodologies that enable accurate size estimates of the individual animals that comprise marine communities are increasingly sought. Lethal sampling can be inappropriate if sampling: (1) inside no-take marine protected areas (MPAs); (2) rare or red listed species; (3) species that are restricted by quotas; or (4) in circumstances where the killing of animals to study them raises ethical questions. Traditional Underwater Visual Census (UVC) has provided a wealth of coverage on shallow reef communities but is limited due to depth restrictions imposed by safe SCUBA practices and the need for highly specialised skills for *in situ* species identification and length estimation. In temperate and tropical reefs, stereo Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) are increasingly utilized to assess the diversity and abundance of fish over time and space (Harvey et al. 2007) and to assess impact of anthropogenic activity and management and

conservation strategies (McLean et al. 2011). Stereo-camera systems also provide relatively accurate estimates of individual body lengths (Harvey & Shortis 1998) and thus provide information related to fish population structure. Customized software (www.seagis.com.au) applies trigonometric principles and generates estimates of horizontal and vertical orientation (Letessier et al. 2013a), lengths of target (mm), 3-dimensional positioning (x, y, z coordinates) and angle to the optical axis. Estimates of lengths using stereo-BRUVS are demonstrably more accurate and precise than those derived using single cameras (Harvey et al. 2002b) and those estimated during UVC (Harvey et al. 2004).

A great strength of stereo-BRUVS is their ability to generate large data sets with extensive spatial coverage in relatively short time periods across a wide range of depths. For instance, up to 45 one-hour samples can be generated per day with the deployment of 15 individual rigs (Meeuwig, unpublished data), with typical surveys collecting on the order of 200 samples over a week of vessel time. Stereo-BRUVS do have a number of limitations including (1) the length of time potentially required to process videos (Holmes et al. 2013); (2) undersampling of small (e.g., Pomacentridae), relatively cryptic (e.g., Apogonidae, Holocentridae) or similar (e.g., *Ctenochaetus striatus* vs *Ctenochaetus binotatus*) species (Mallet 2014); and (3) general uncertainty surrounding the area of the bait odor plume, such that fish abundance is recorded as a proxy (MaxN) rather than as densities or biomass per square meter (but see Priede & Merrett 1996). Nevertheless, stereo-BRUVS can cover large areas at a high temporal frequency and are very efficient at surveying highly mobile species such as large predators that are attracted by the bait. Such properties are particularly critical where animals are rare and patchily distributed as is the case for pelagic ecosystems (Letessier et al. 2013b) and/or where top-order predators are of interest. Sampling in these cases can require a high number of replicates for elucidation of spatial and/or temporal patterns. However, potential for broader adoption of stereo-BRUVS has been limited, in part, by costs associated with the acquisition of stereo-camera rigs (approx US\$ 4500 per rig; www.seagis.com.au; accessed August 2014). This cost is primarily linked to the cost of purchasing customized housing and mid- to high range handheld video cameras.

Small action cameras such as GoPros are a relatively novel range of cameras that are receiving interest in their capacity to be used in underwater videography studies because they are of relatively low cost and because they are supplied with a standard underwater housing rated to 60 m. Housings rated to greater depth are also available commercially (see for example <http://www.camdo.com/GoProUnderwaterSolutions.html>) such that the total cost of a stereo-camera rig based on GoPros is approximately \$1300. Moreover, their shape and size make them well suited for use in stereo (Schmidt 2012). As they are small and lightweight, they can also be easily and cheaply mobilized to remote field sites in large numbers, as well as fit to lightweight rigs (Letessier et al.

2013a). Moreover, GoPros in particular are widely available, which makes their adoption attractive. However, concerns have been raised with respect to their capacity to generate robust lengths estimate (Letessier et al. 2013a, 2013b), in part because they utilize rolling shutters and because they have curved 'fish-eye' lenses. Rolling shutters can distort the image during moments of rapid motion (Liang et al. 2005), and fish-eye lenses result in greater field of view than flat lenses, but with a barrel distortion, where magnification decreases with distance to the optical axis (Shah & Aggarwal 1994).

Here we assess the capacity of stereo-GoPros to accurately measure lengths compared with a traditional Sony-based stereo rig using two experimental approaches:

1. Standardized stereo-GoPro and Sony systems were employed to capture measurements on targets of known lengths in a pool to explore the influence of camera system, distance to camera system, angle to the optical axis and target movement speed on accuracy of length measurements. This experiment was aimed at determining the technical limits of both camera systems to measure size underwater.
2. Two BRUVS rigs, each fitted with a GoPro and Sony camera system, were deployed on a coral reef in order to estimate the lengths of fish appearing simultaneously in the sampling fields of both camera systems. This experiment aimed at determining the capacity of both systems to measure fish size in real conditions of use at sea based on a standard BRUVS protocol.

3.2 Methods

3.2.1 Camera systems

Our assessment of stereo-measurements accuracy were conducted using Sony HDR-CX12 and GoPro Hero 2 cameras, both in a pool and on a coral reef. Cameras on each stereo pair system were situated 800 mm apart, with an inward convergent angle of 8°. GoPros were set to record at medium field of view (127°), 1080p and 30 FPS. The vertical field of view was set at 93°. Sonys were recording at 1080p, set at 30 FPS, with a horizontal field of view of 68.8° and a vertical field of view of 46°. Both systems were calibrated prior to the experiment using a standard calibration cube (SeaGIS 2008). Images between each stereo camera pair were synchronized by reference to a clapperboard clapping three times. Measurements were conducted using the EventMeasure software (SeaGIS 2008) following the protocol outlined in McLean et al. (2011).

3.2.2 Pool trial

A series of measurements was conducted inside a freshwater pool at the University of Western Australia using a Sony and a GoPro camera system. Our pool-based trial was specifically designed to determine whether GoPros can be used for stereo-measurements and to identify conditions in which accuracy could be improved. Measurement accuracy—how close the measurement is to the actual value—was reported as the ratio of the measured length over the known length of the target (St. John et al. 1990). The error was derived by subtracting the accuracy from 1. Since we were interested in the magnitude of the error, the absolute value reported and used hereafter.

A series of measurements was conducted using fixed target lengths of 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800 and 900 mm and were taken at 1, 2, 3, 4, 5 and 7m distance. The targets were always presented perpendicular to the optical axis. The lengths of the targets were chosen as representative of typical body lengths of fish observed on reefs. The cutoff of 7 m was chosen because measurements of fish further away are already conventionally discarded as part of the EventMeasure BRUVS stereo-measurement standard protocol due to water visibility, fish detectability and camera accuracy issues in real conditions of use at sea (www.seagis.com.au). Each fixed length target was composed of several lengths of black masking tape upon a white board. Measurements of fixed targets were also conducted at different angles from the optical axis (from 0° to 40°, Fig. 3.1), which varied with distance to the camera systems (Table 3.1). Half the measurements were conducted to the left, and half to the right from the optical axis.

To explore the effect of target movement speed on the accuracy of camera measurements, a series of measurements were conducted while moving the targets at speeds of 0.4 m/s (slow), 0.9m/s (medium) and 1.4 m/s (fast), speeds that are typical of fish observed on stereo-BRUVS in the field. Measurements were conducted at 3 and 5 m distance, between a 0° and 40° angle. The target speeds were achieved by manually increasing the speed at which the target was moved. Attempts were made to keep the speeds consistent. Replicated movements (n = 9) showed relatively high accuracy was achieved (coefficient of variation = 0.16, 0.25 and 0.21 for 0.4, 0.9 and 1.4 m/s respectively) by the operators.

Measurements of each target were taken at each distance and angle (Fig. 3.1) for each camera system, by two different video-analysts in order to assess inter-observer error. EventMeasure provides an internal measure of accuracy, in the form of residual mean square (RMS, Letessier et al. 2013b), which calculates the difference between the predicted and the observed stereo position of the object measured. While RMS is a useful index *in situ* when the lengths of the objects is unknown,

the St. John's error is more appropriate because we here had access to the true lengths of the targets (St. John et al. 1990). The effect of speed category (slow, medium or fast) on GoPro measurement accuracy was explored in a one-way ANOVA. The influence of target speed was only tested for the GoPro system due to logistic restrictions and because it has not been raised as a concern for Sony-based rigs. For all ANOVAs, deviation from normality and heteroscedasticity were explored by visually assessing Q-Q and residual diagnostic plots.

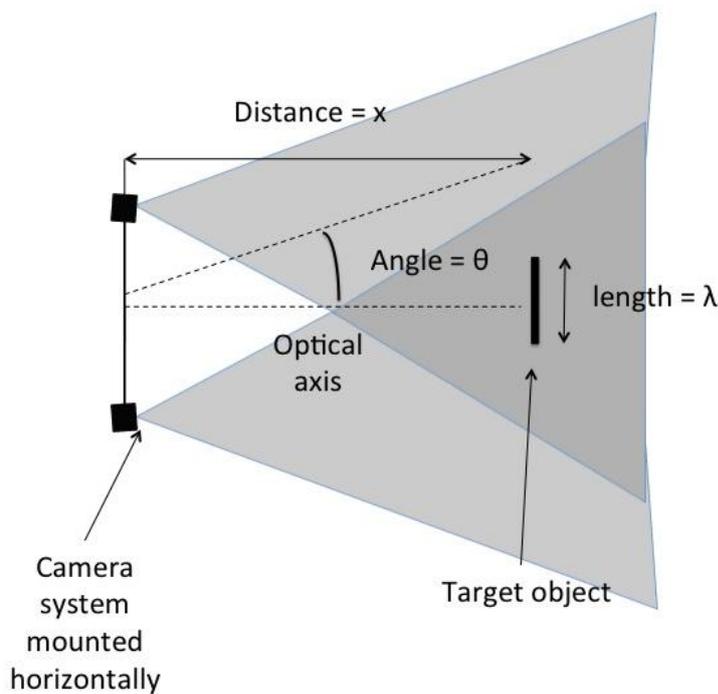


Fig. 3.1 Variables explored during in-pool trials of GoPro rigs. See Table 3.1 for values of angle to optical axis and distances to the rig explored here. Shaded area denotes field of view of the cameras.

To explore the relative effect of camera system, distance to target and angle, we assessed the effect of these variables on accuracy using a generalized linear model (GLM). Since the distribution of absolute errors was positive, continuous and heavily right skewed with many (25%) small (<1%) values, the model was fitted using the log-normal value of the absolute errors. The models were evaluated according to the percent deviance explained (%DE), Akaike's information criterion (Akaike 1973) and the Bayesian information criterion (Sakamoto et al. 1988).

3.2.3 Fish measurement *in situ*

The relative capacity of small action cameras and handheld video cameras to accurately measure fish length *in situ* was assessed by conducting two deployments on a coral reef habitat in Le Grand Lagon Nord, New Caledonia (19° 22'S, 163° 12'E). Each BRUVS rig was piggybacked with both a single pair of GoPro Hero 2 cameras and a single pair of Sony HDR-CX12 cameras (Fig. 3.2). The rigs were baited with 1 kg of crushed pilchards (*Sardinops sp.*).

Table 3.1 Measurements conducted as part of the GoPro pool trials. The angles reported here were measured directly.

Distance to camera system (x , in meters)	Angle to optical axis (θ , in degrees)	Number of measurements (n)	
		Sony camera systems	GoPro camera systems
1	0	10	43
2	0, 30	150	150
3	0, 21, 30	150	200
4	0, 16.3, 40.8*	150	250
5	0, 13, 34.6*	214	250
7	0, 26.2, 39.4*	250	325

All fishes observed during the 60-minute deployment were measured first in the Sony field of view (using the Sony footage) and then in the GoPro field of view, resulting in paired measurement for each individual fish. Measurements were only conducted on fish closer than 7 m, following standard Sony stereo-camera measuring protocol (www.seagis.com.au). Measurements for each individual fish from each camera system were compared using linear regression. The Sony measurements—assumed to be the closest to the true values—were modeled as the independent variable, while the GoPro were modeled as the dependent response variable. We also tested for the effect of rig (1 and 2) as a covariate. Residual homoscedasticity was evaluated using a Harrison-McCabe test (Harrison & McCabe 1979). The model slope was compared with a restricted null model with a slope of 1 using a Wald-test based comparison (Fox & Weisberg 2011).

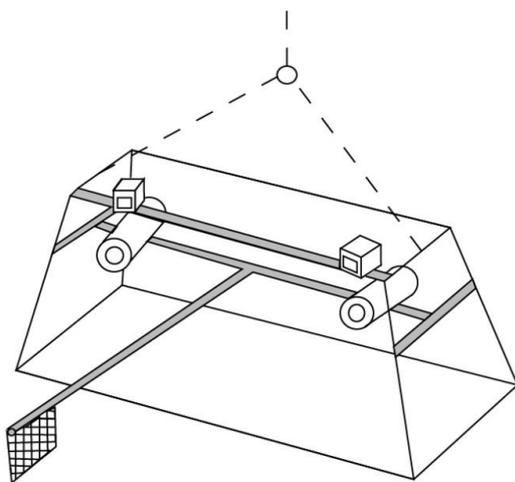


Fig. 3.2 Schematic of a baited remote underwater video system fitted with both Sony (cylinders) and GoPro (square boxes) paired cameras.

Length-frequency distributions across all species were measured by each camera system and compared using kernel density estimates (KDEs). KDE bandwidth selection was based on the recommendations of Sheather and Jones (1991), using a ‘plug-in’ data driven bandwidth selection process. KDE analysis was conducted in the package KernSmooth (Wand & Jones 2014) and ‘sm’ following the recommendations of Langlois et al. (2012). The null hypothesis tested was that there was no difference between the pair of distributions generated by each camera systems. KDEs were plotted using the ‘sm.density.compare’ function in R, where the shaded area—where no difference is assumed between the pair of KDEs- shows the null model.

3.3 Results

3.3.1 Pool trial

Pool trials resulted in 924 and 1213 measurements with the Sony and GoPro systems, respectively. The overall greater number of measurements obtained with the GoPro system was due to the larger field of view, which enabled measurements at greater angles to the optical axis than the Sony systems (>34°, Table 3.1). In general, errors in length estimates were smaller for Sony than GoPro systems (Fig. 3.3 and 3.4) but were, for both camera systems, low (<5%) at angles to the optical axis less than 10° and distance less than 3 m. For both camera systems, errors differed significantly with distance (Fig. 3.3, Sony: ANOVA, $F_{5, 918}=9.26$, $p < 0.001$; GoPro: ANOVA, $F_{5, 1207}=14.45$, $p < 0.001$) and angle (Fig. 3.4, Sony: ANOVA, $F_{7,916}=6.9$, $p < 0.001$; GoPro: ANOVA, $F_{10, 1202} = 53.71$, $p < 0.001$). In general, errors increased with increased angles and distance for both systems but remained reasonably low (<7.5%) at 5 m distance and 25° angle for GoPros.

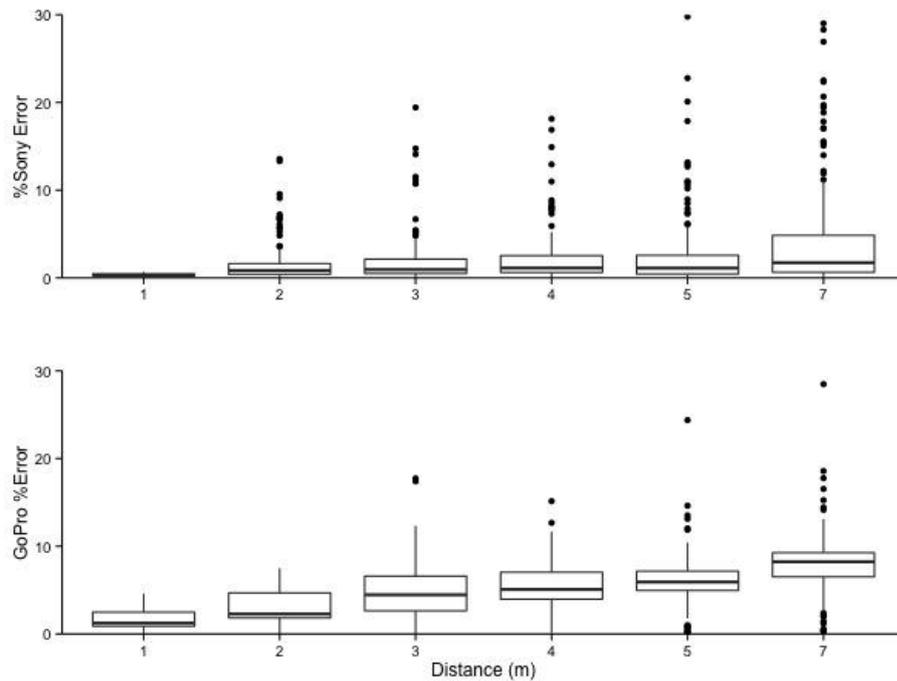


Fig. 3.3 Effect of distance on stereo-measurement errors performed using Sony and GoPros. Only measurement errors at angles of less than 25° are shown.

Speed trials resulted in 68 ‘slow’ speed measurements, 60 ‘medium’ measurements and 66 ‘fast’ with mean errors across all angles and distances ranging from 6% to 7% (Fig. 3.5). No effect of target speed on error size was detected (ANOVA, $F_{2, 191} = 2.65$; $p = 0.07$). Speed was thus omitted from further investigation.

The GLM identified significant influences of camera system, angle to the optical axis and distance to rig on the magnitude of the measurement errors (Fig. 3.6, Table 3.2) with no influence of analyst or target length. These significant variables and their interactions explained the most deviance (55.4%). Reduced models indicated that an interaction between distance to the camera system and angle explained more variance than camera system alone (47.2 and 33.7%, respectively). Distance by itself was shown to have relatively little influence on the deviance (6.8%). Measurement errors predicted by the GLM were always smaller than 5% for Sony systems within the range of angle (0–30°) and distance (1–7 m) (Fig. 3.6). For GoPros, predicted errors could be very large depending on angle and distances. However, error was limited to a maximum of 10% when objects were measured at less than 5 m and within an angle smaller than 25° (Fig. 3.6).

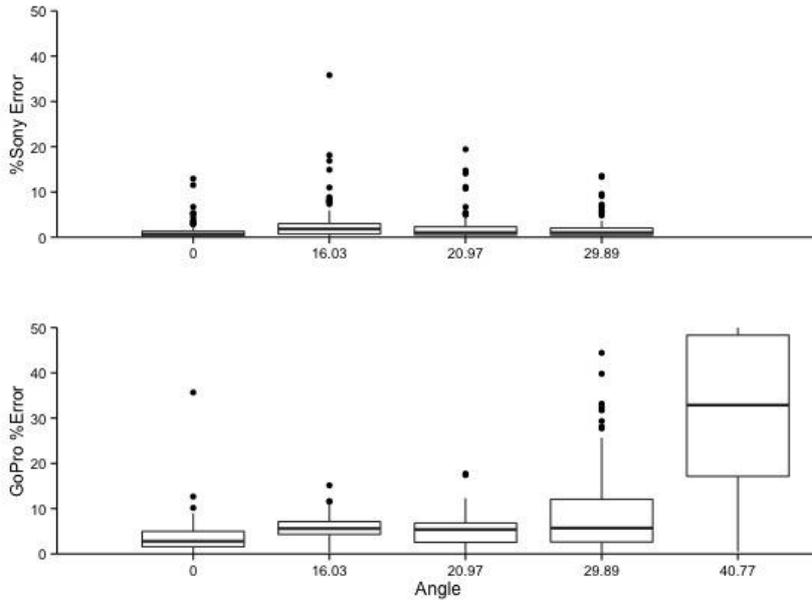


Fig. 3.4 Effect of angle to the optical axis on stereo-camera measurements errors performed using Sony and GoPros. Only values for up to distance of 4 m are shown.

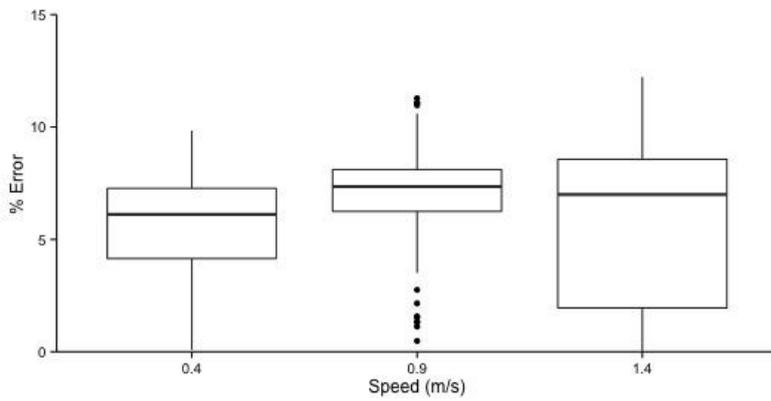


Fig. 3.5 Box plots of recorded GoPro errors in stereo-measurement under different target speeds.

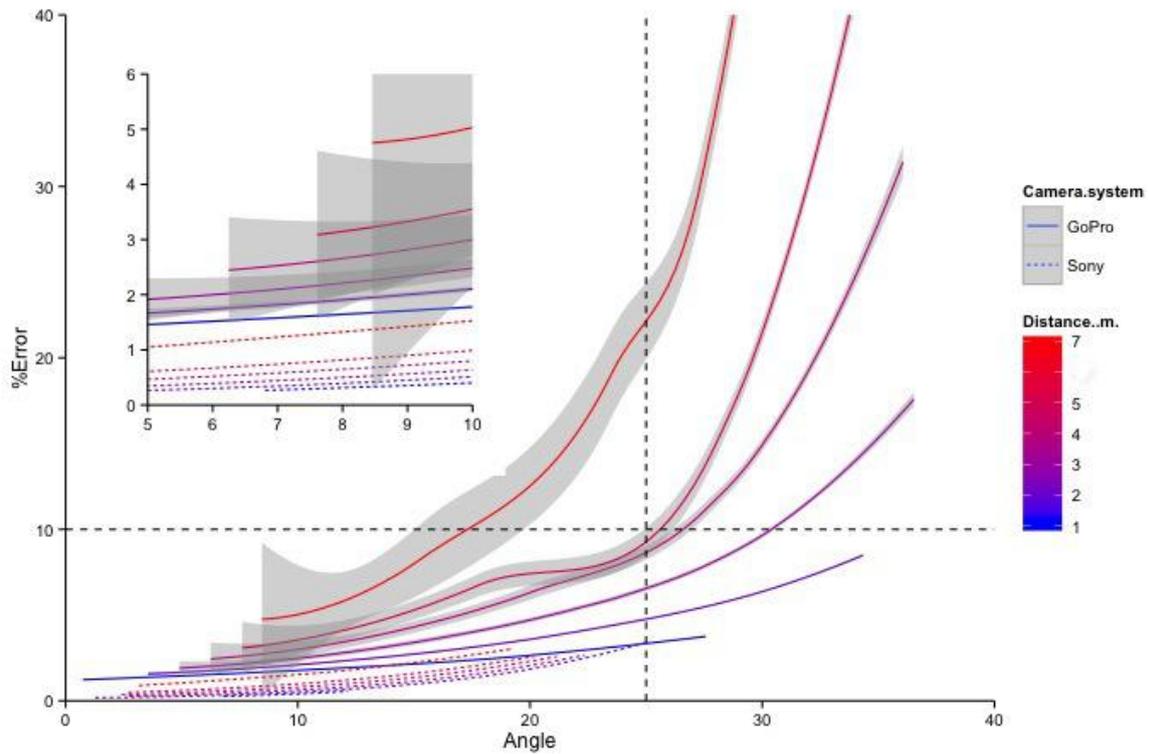


Fig. 3.6 Generalized linear model predictions of % error and confidence intervals associated with Sony and GoPro stereo-camera systems at increased distance and angle from camera rigs. The dashed vertical line denotes the recommended cutoff angle of 25° to generate acceptable measurement error of less than 10% for targets at less than 5 m distance using GoPro stereo rigs. Inset: expanded view for %Error < 6% and angle between 5° and 10°.

Table 3.2 Generalized linear model ranking result of St. John's error for each measurement versus distance to rig, angle to the optical axis and camera system. BIC, Bayesian information criterion; AIC, Akaike information criterion.

Model	LL	df	AIC	BIC	%Dev
Log(Error) ~ 1 (null)	-4163	0	8331	8342	0
Log(Error) ~ Camera.system	-3724	1	7455	7472	33.7
Log(Error) ~ Angle	-3636	1	7279	7296	38.9
Log(Error) ~ Distance	-4087	1	8181	8198	6.8
Log(Error) ~ Angle + Distance	-3537	2	7083	7106	44.3
Log(Error) ~ Angle + Camera.system	-3480	3	6968	6991	47.2
Log(Error) ~ Angle * Camera.system	-3480	3	6970	6999	47.2
Log(Error) ~ Angle + Camera.system + Distance	-3327	3	6665	6693	54.2
Log(Error) ~ Angle *Camera.system + Distance	-3324	4	6660	6694	54.4
Log(Error) ~ Angle *Camera.system * Distance	-3300	7	6619	6670	55.4

3.3.2 *In situ* comparison

The two rigs deployed with piggy-backed Sony and GoPro camera systems identified 87 individual fishes, representing 27 species from 15 families (supplementary info). Individual fish length measurements from the Sony camera systems ranged from 69 to 1325 mm while length estimates from the GoPro camera systems ranged from 61 to 1260 mm. Paired length measurements from the two systems were highly correlated (Fig. 3.7, $R^2 = 0.94$), and there was no significant effect of individual rig ($p = 0.43$). The F-statistics of the linear regression indicated that the slope was not significantly different from 1 ($p = 0.75$), and that the intercept was not significantly different from 0 ($p=0.19$). Lengths distributions across the entire fish community were not significantly different between camera systems ($p =0.98$), and KDE plots identified near identical smooth distributions between the two samples (Fig. 3.8).

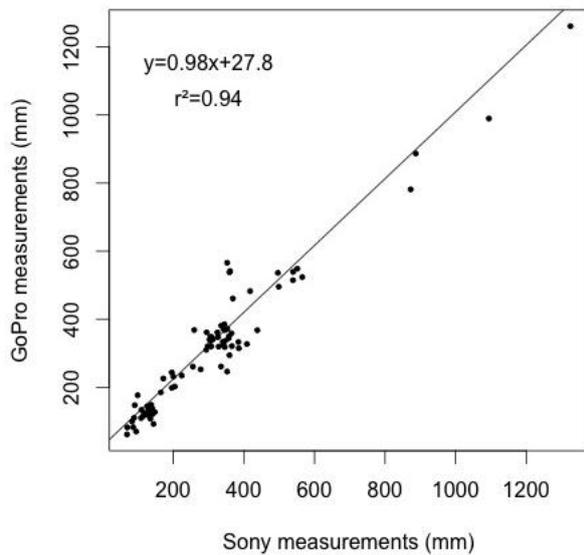


Fig. 3.7 Linear regression between fish lengths as determined by Sony and GoPro camera systems.

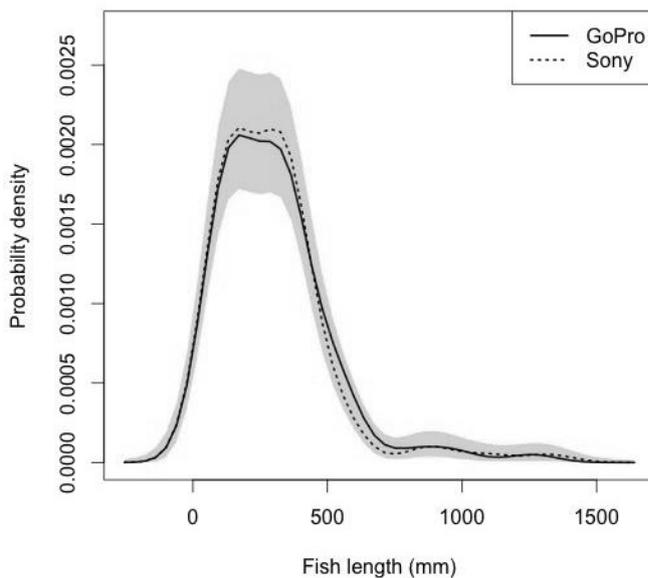


Fig. 3.8 Kernel density estimates for fish community length-frequency distribution using the two different camera systems. Bandwidth 'h' of each KDE was chosen following the recommendations of Sheather and Jones (1991). Shaded area represents one standard error in either side of the null model of no difference between the KDEs for each camera system.

3.4 Discussion

Stereo-camera-based methodologies are becoming increasingly common as a standardized method of surveying fish communities and are showing promise for studies in the mid-water (Letessier et al. 2013b, Santana-Garcon et al. 2014b) and for experimental monitoring of captive populations (Letessier et al. 2013a). The growing application of stereo technology to assess body length has been hampered by relatively high costs, partly associated with acquisition of underwater camera technology. Here we demonstrate that low-cost, readily available action cameras such as GoPros can provide accurate stereo-measurements, with error estimates that are comparable (3–5%) to those

associated with Sony cameras (2%) and with maximum mean errors that are lower than those incurred by expert fish observer estimates during underwater visual surveys, typically around 12% (Harvey et al. 2002a). We were unable to detect any significant effect of speed, which suggests that video distortion caused by rolling shutters have limited influence on error, at least when targets are moving at speeds typical of fish and sharks (Wardle 1975). The *in situ* analysis was devised and conducted at the end of a research trip, in which the GoPro had been utilized many times already and had subsequently been removed for battery charging and downloading. The systems were designed to constrain movement of the housing. This experiment, therefore, shows in robust terms that the removal of the camera from the housings does not affect the measurements in any noticeable way (a concern that has been raised by researchers, Seager, personal communication) at least not at the ecological level relevant for marine research.

While our in-pool trials identified GoPros as generating less accurate measurements than Sonys, our *in situ* data demonstrated that this lack of accuracy has few ecological implications and is unlikely to result in a consistent bias, either at the level of individual fish or at the community level. This is probably due to the fact that most fish measured in BRUVS are near the bait, and so both close to the camera and at a small angle. However, should high accuracy measurements be required (<10%), for example, during experimental monitoring of captive individuals or populations (Letessier et al. 2013a), a conservative approach would be to apply a more restrictive measuring protocol for stereo-GoPros than for Sonys. Because error estimates increase with angle and distance on the GoPros, we propose that such a protocol restricts measurements to when the target is at an angle to the optical axis less than 25° and at distances closer than 5 m. Measurement from 5 to 7 m should be restricted to less than 15°. This will keep the error at less than 10 % for measurements with GoPros. The area sampled by an arc of 25° and 5 m corresponds to 25% of the total area where GoPro stereo-measurements were possible (and arc of 40°, extending up to 7 m). However, measurements of objects at angles greater than 34° were not possible on the Sony cameras because these camera had a smaller field of view than the GoPros, so the omission of GoPro measurements with angles greater than 25° results in only a modest loss of sampling power compared with the Sony cameras. Importantly, as most fish move through the field of view, analysts can focus on taking measurement at moments when the fish is at smaller angles still to the optical axis. The cutoff of 5 m is also consistent with the width of the corridors along which fish abundance and size are recorded, as part of a standard UVC protocols (Oliver et al. 1995). Had measurement distance been restricted to 5 m during the *in situ* comparison, this would have resulted in 13 fewer measurements (14.4%) than if the standard Sony measurement protocol had been followed (e.g. measurements at <7 m distance only). Restricting the angle of the object would not have resulted in any fewer measurements in this case.

The adequate accuracy and low cost of the GoPro rigs (1300 US\$), compared with the high precision and high cost of the Sony rigs (4500 US\$) means that the use of such small action cameras compared to traditional handheld systems will ultimately depend upon the sampling requirements, the specific research questions of interest and the overall budget available. For example, the shallow depth rating of the standard GoPro housing (60m) makes the rigs used here particularly well suited for shallow reef surveys and provide a low-cost alternative to the Sony rigs traditionally used for this purpose. Low-cost sampling of deeper depth horizons may be achievable using GoPros by the acquisition of commercially available single piece aluminum housings (rated to 3000 m, 300 US\$).

The potential acquisition of a greater number of rigs under a fixed budget would also enable greater sampling potential and statistical power (Santana-Garcon et al. 2014a, Harvey et al. 2001). Increase in sampling power and detection capacity is particularly important during the investigation of pelagic and mid-water species (Letessier et al. 2013b), where encounter rates are low. In these circumstances, putative increases in detection of individuals as afforded by additional GoPros rigs may be preferable to higher measurement accuracy of the individual sample afforded by Sonys.

In general, the relatively low cost increases capacity to accommodate equipment loss, facilitates transport (at reduced shipping costs) with equipment availability even in very remote place (e.g., small South Pacific islands, Juhel et al. 2014) where high-cost housing and cameras may not be readily available in contrast to small action cameras. The extent to which this would serve to offset a minor loss of measurement accuracy would reflect the overall budget available, the risk of rig loss and the capacity of the sampling platform to deploy multiple rigs simultaneously.

We suggest that the protocol outlined here renders small action cameras such as GoPros an adequate and low-cost alternative to traditional handheld cameras for most scientific investigations on population and trophic structure that are more easily acquired and transported by researchers. Here, we tested GoPros as they are currently leading the action camera markets and will probably remain a leader in the near future. However, many other brands, including Sony, are marketing action cameras. Technology improves at a fast rate, and it is probable that many other action cameras could be successfully used for BRUVS survey, providing a quick test is made by researchers to verify the size estimate accuracy of their system prior to using it in the field.

3.5 Supplementary material

Table S3.1 Species measured during the in situ comparison

Species	Number of measurements
<i>Acanthurus blochii</i>	2
<i>Acanthurus fowleri</i>	28
<i>Amblyglyphidodon aureus</i>	3
<i>Anampses twistii</i>	1
<i>Bodianus perditio</i>	1
<i>Carangoides plagiotaenia</i>	1
<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>	2
<i>Centropyge bicolor</i>	1
<i>Chaetodon auriga</i>	1
<i>Chaetodon trifasciatus</i>	2
<i>Ctenochaetus striatus</i>	1
<i>Halichoeres prosopeion</i>	1
<i>Lethrinus atkinsoni</i>	1
<i>Lutjanus bohar</i>	6
<i>Naso hexacanthus</i>	1
<i>Naso unicornis</i>	1
<i>Plectropomus laevis</i>	3
<i>Pomacanthidae sp</i>	1
<i>Pseudocaranx dentex</i>	2
<i>Pterocaesio pisang</i>	2
<i>Pterocaesio sp</i>	19
<i>Scaridae sp</i>	2
<i>Scarus schlegeli</i>	2
<i>Scolopsis bilineata</i>	1
<i>Scomberomorus commerson</i>	1
<i>Triaenodon obesus</i>	1

3.6 Synthèse

Le chapitre 3 a permis de valider l'utilisation d'un nouveau modèle de caméra, la GoPro Hero 2, pour les recensements de biodiversité sous-marine et les mesures de taille en stéréoscopie. Un protocole de restriction d'angle et de distance a été proposé afin de limiter les erreurs de mesures lors de la prise de donnée et permettre la comparaison des recensements avec ceux effectués par les anciens modèles de caméras.

L'utilisation des GoPro Hero 2 réduit significativement le coût et la taille des dispositifs. Ceux-ci peuvent ainsi être plus facilement transportables et à moindre frais. Ces avantages sont particulièrement utiles pour l'échantillonnage des sites très isolés où plus de dispositifs peuvent être embarqués et déployés. Ce type de matériel présente également une grande adaptabilité. Le montage en stéréoscopie embarqué en campagne peut être utilisé de différentes façons (Fig. 3.9) permettant d'échantillonner une zone via plusieurs méthodes.

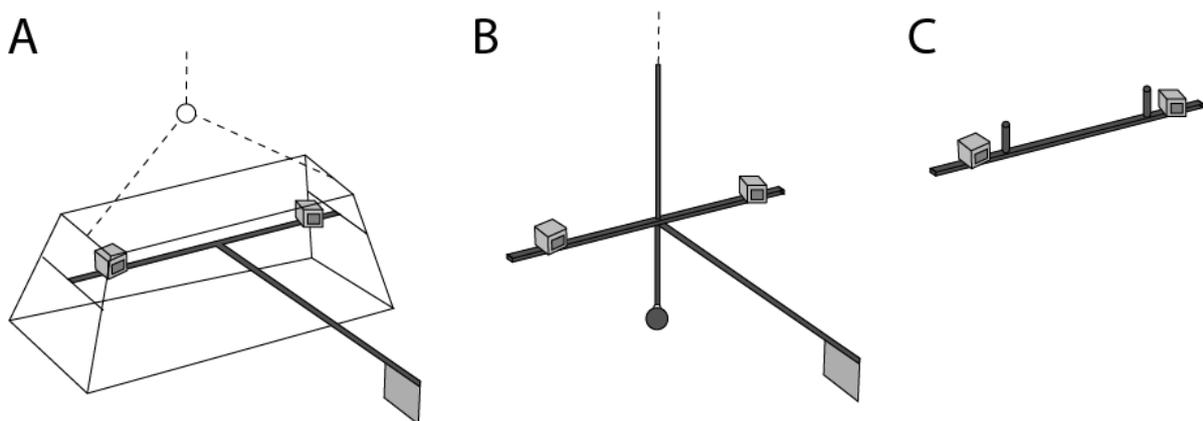


Fig. 3.9 Exemples de dispositifs de recensement de la biodiversité sous-marine utilisant un montage vidéo en stéréoscopie. A) montage utilisé dans ces travaux de thèse et déployé sur le fond, *Stereo Baited Remote Underwater Video System (S-BRUVS)* ; B) adaptation pélagique des S-BRUVS (Bouchet & Meeuwig 2015) ; Dispositif de mesure stéréoscopique manié par un plongeur, *Diver Operated Video (DOV, Watson et al. 2010)*.

Le marché des caméras d'action est en constante augmentation et de nouveaux modèles de caméras sortent régulièrement entraînant l'arrêt de production des vieux modèles. Au cours de cette thèse, le modèle GoPro Hero 2 n'était déjà plus en production et était remplacé par les modèles GoPro Hero 3 et 4. Ces derniers modèles présentent des lentilles plates contrairement au modèle 2 ayant une lentille bombée et induisant des déformations de l'image à la périphérie du

champ visuel. Cependant, l'autonomie de ces modèles a diminué. Ainsi, la constante et rapide apparition de nouveaux modèles de caméras permet d'améliorer les dispositifs stéréoscopiques mais peuvent conduire à des difficultés logistiques. En effet, La durée nécessaire à la validation expérimentale d'un nouveau modèle de caméras, sa mise en place et son utilisation sur le terrain est dépassée par la vitesse de création de nouveaux modèles. La commercialisation de nouveaux modèles induit l'arrêt de production des anciens. Ainsi, après qu'un modèle de caméra a été validé et utilisé, de nouveaux modèles l'ont déjà remplacé et rendent difficile l'acquisition et le remplacement du matériel. Il est donc primordial d'acquérir une grande quantité de caméras vidéo du modèle validé pour prolonger son utilisation.

Chapitre 4. Impacts de la proximité humaine sur la diversité et l'abondance des requins récifaux et efficacité des aires marines protégées de Nouvelle-Calédonie



Chapitre 4. Impacts de la proximité humaine sur les requins récifaux et efficacité des aires marines protégées de Nouvelle-Calédonie

Aujourd'hui, l'impact de l'homme sur les populations de requin est largement documenté que ce soit pour les espèces pélagiques (Myers & Worm 2005, Baum & Myers 2004) ou récifales (Robbins et al. 2006, Rizzari et al. 2014, Ward-Paige et al. 2010). Ce constat de déclin dans plusieurs régions du monde révèle la nécessité de mesures de gestion. Il est crucial de maintenir ces populations et leur rôle fonctionnel afin d'assurer l'intégrité des réseaux trophiques et la pérennité des services écosystémiques. Dans un contexte où les activités humaines et les pressions qu'elles génèrent s'imposent comme une véritable force évolutive, il est nécessaire d'établir une base de référence des populations de requins et d'évaluer l'effet des activités humaines sur celles-ci.

En Nouvelle-Calédonie, aucune étude n'avait encore été menée sur la distribution des espèces de requins à l'échelle du territoire avec une méthode adaptée au recensement des prédateurs apicaux. Ce chapitre a pour objectif de faire un état des lieux des populations de requins récifaux sur le territoire, d'évaluer l'impact de la proximité humaine sur celles-ci en tenant compte des facteurs environnementaux et d'évaluer l'efficacité des aires marines protégées (AMP) existantes pour leur protection.

La Nouvelle-Calédonie possède toutes les caractéristiques propices à l'évaluation de l'impact anthropique sur les communautés marines. Elle compte des récifs coralliens isolés très préservés de l'influence humaine qui peuvent constituer une base de référence et sa population est inégalement répartie sur le territoire créant un gradient fort de proximité et donc d'influence humaine. Ces deux caractéristiques permettent d'obtenir un gradient d'impact humain étendu. La Nouvelle-Calédonie n'a traditionnellement pas de pêche de requins récifaux et aucune des AMPs du territoire n'a été spécifiquement mise en place pour la protection de ces espèces. Ce contexte permet donc d'évaluer l'impact des activités humaines sur les populations de requins récifaux en absence de pêche directe et d'évaluer la nécessité de mesures de gestion optimisées pour ces espèces.

Manuscript 2 : Human proximity impairs the protection of reef sharks

Jean-Baptiste Juhel ^{a b c}, Laurent Vigliola ^b, David Mouillot ^c, Michel Kulbicki ^d, Tom B. Letessier ^e,
Jessica J. Meeuwig ^e, Laurent Wantiez ^a

^a LIVE EA1314 Université de la Nouvelle-Calédonie, BPR4, 98851 Noumea, New Caledonia.

^b UMR 9220 ENTROPIE, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Laboratoire Excellence LABEX Corail, Noumea, New Caledonia.

^c UMR 9190 MARBEC, Université de Montpellier, CC 093, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

^d UMR 9220 ENTROPIE, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Laboratoire d'excellence LABEX Corail, Université de Perpignan, France.

^e Centre for Marine Futures, Oceans Institute and School of Animal Biology, The University of Western Australia, (M470), 35 Stirling Highway, Crawley WA 6009.

Corresponding author: Jean-Baptiste Juhel

jean-baptiste.juhel@ird.fr

Submitted to *Current Biology*

4.1 Summary

Sharks are declining worldwide under ever increasing fishing pressure (Field et al. 2009, Dulvy et al. 2014) with potential consequences on ecosystem functioning and the provisioning of services (Ruppert et al. 2013, Heupel et al. 2014). Marine protected areas (MPAs) are currently one of the best management tool to counteract the pervasive impacts of fishing. However, MPAs in which sharks are abundant are often located in remote and underexploited areas (Edgar et al. 2014, Espinoza et al. 2014, Knip et al. 2012, Heupel et al. 2009, McCook et al. 2010) preventing a fair assessment of management efficiency beyond remoteness from human activities. For the majority of MPAs, which are relatively small, open to navigation and proximate human activities, the conservation benefit to sharks remains uncertain. Here we determined the conditions under which MPAs are effective in protecting reef sharks along a wide gradient of human proximity, from the vicinity of a regional capital towards remote areas, using 385 records from Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and 2790 Underwater Visual Censuses (UVC) performed in exploited areas and inside 16 MPAs across New Caledonia (South-Western Pacific). We show that

even one of the world's oldest (43 years) and most restrictive (no-entry) large MPA (172 km², Merlet reserve) on coral reefs has 2.7 times fewer shark species and 6 times fewer shark individuals than remote areas. At this low abundance the functional role of sharks may be considered negligible near humans, with potential consequences on trophic regulations and prey distribution. Remote areas may therefore act as the last sanctuaries for sharks with no equivalency as one gets closer to human activities, even in large, well-managed MPAs.

4.2 Results and Discussion

Marine protected areas (MPA) are management tools that can potentially reduce the decline of reef shark populations (Edgar et al. 2014, Espinoza et al. 2014, Knip et al. 2012, Heupel et al. 2009, Robbins et al. 2006, Dulvy 2006). However, the over-representation of effective MPAs in remote areas (e.g. Chagos or some parts of the Great Barrier Reef) prevents the distinction between the effect of the fishery closure and the effect of isolation from human activities. Here we test whether MPAs can buffer human impacts to sustain the same species richness and abundance of sharks as in remote areas. We used an extensive survey of sharks in New Caledonia (South-Western Pacific) comprising 385 records from Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and 2790 Underwater Visual Censuses (UVC) performed inside 16 MPAs (Table S4.1), in exploited and remote areas (Figure 4.1A). New Caledonia is the archetypal situation where the protection of sharks should be efficient as: 1- commercial shark fishing is historically absent and has been banned since 2013; 2- some MPAs apply severe restrictions on human activities, one of these (Merlet reserve) being one of the world's oldest (43 years), no-entry and large MPA (172 km²) on coral reefs.

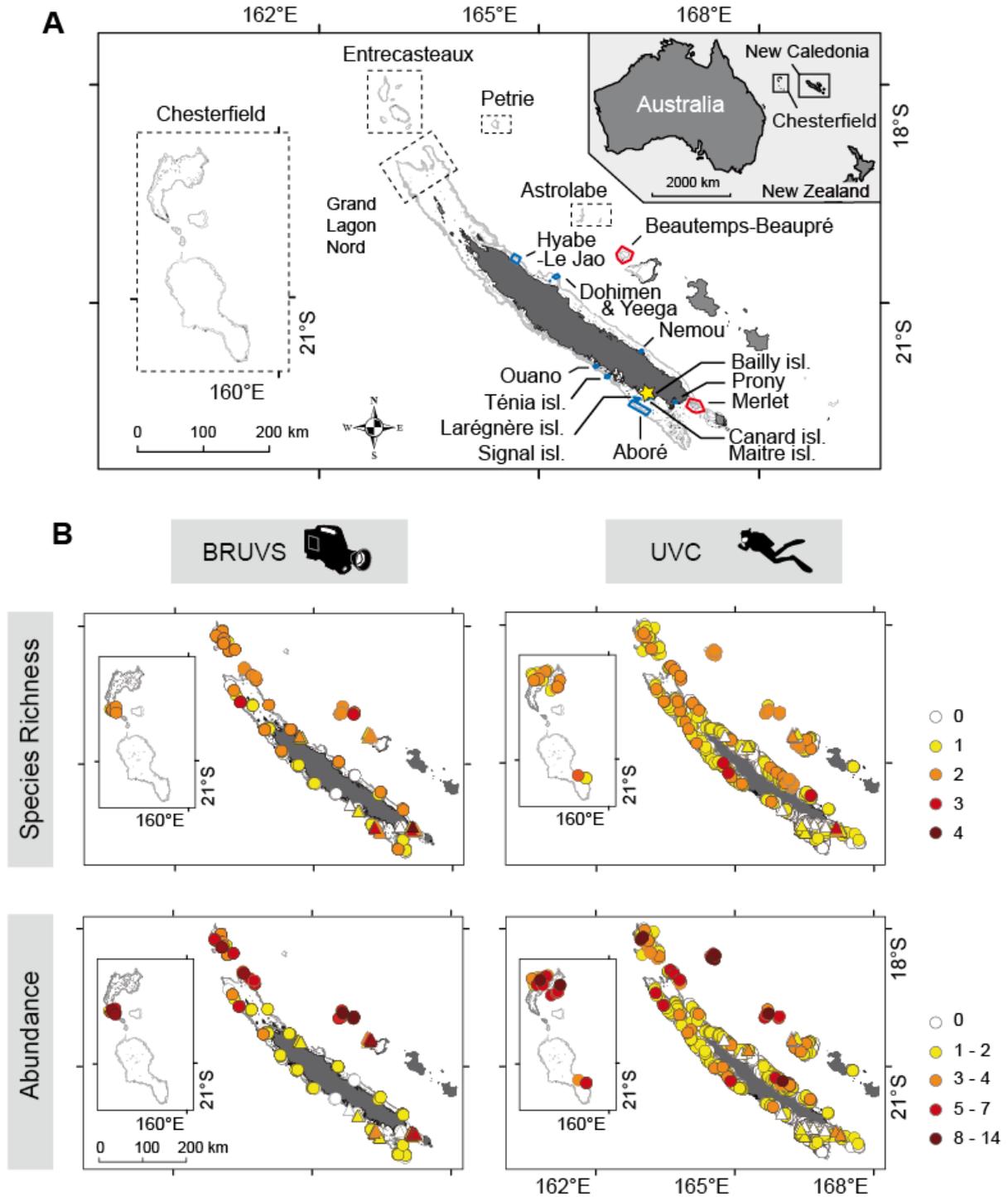


Fig. 4.1 Survey sites showing (A) locations of marine protected areas and (B) the shark species richness and abundance using Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and Underwater Visual Censuses (UVC). (A) The no-take MPAs boundaries are blue, the no-entry MPAs boundaries are red, remote areas are surrounded with dash lines and a yellow star symbolizes the capital city, Nouméa. The Kuendu MPA located near Nouméa (22°15'35"E; 166°23'11"S) is too small to be symbolized on the map. See Table S4.1 for the full list of MPAs and their characteristics.

4.2.1 Relative contribution of human proximity and protection on sharks

A total of 1364 sharks from 9 species and 4 families were recorded (Table S4.2, see also Appendix 3) with observations for 209 videos out of 385 (54% occurrence) and 421 visual censuses out of 2790 (15% occurrence). Grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) and whitetip reef sharks (*Triaenodon obesus*) were the most frequent species in both BRUVS (39% and 26% of videos, respectively) and UVC (6% and 12% of censuses respectively, Figure S4.1). Shark species richness and abundance ranged between 0 and 4 species (mean \pm SD=1.4 \pm 0.6) and 0 and 14 individuals (mean \pm SD =1.5 \pm 2.2) in BRUVS and between 0 and 3 species (mean \pm SD =1.2 \pm 0.4) and 0 and 20 individuals (mean \pm SD =0.3 \pm 1.0) in UVC (Figure 4.1B). Both species richness and abundance were on average higher in remote areas, than in no-entry MPAs, no-take MPAs and exploited areas (Table S4.3). For instance, mean shark abundance was 2.9 \pm 2.6 individuals per BRUVS in remote areas, 2.6 \pm 2.9 in no-entry MPAs, 0.6 \pm 0.8 in no-take (>30 km²) MPA and 0.1 \pm 0.3 in exploited areas. Observations with the highest shark abundance (8-14 individuals) were all found in areas isolated from the mainland and the regional capital, Nouméa (Figure 4.1, Table S4.3).

Using only four explanatory variables (coral reef type, level of protection, sea surface temperature and an index of human proximal influence), boosted regression tree (BRT) models (see Experimental Procedures) explained between 50% and 69% of the variance across observations for the species richness and abundance of sharks (Tables S4.4 & S4.5). The relative contribution of these explanatory variables (Figure 4.2) revealed that human proximity, estimated through a Proximal Human Influence (PHI) index combining human density and reef accessibility (see Experimental Procedures), was the main driver (between 46 and 71%) of shark species richness and abundance in both BRUVS and UVCs. PHI was disproportionally more influential than protection, which only accounted for between 1 and 11% of relative importance. This result points out that for sharks, MPAs have a limited net benefit beyond the proximal influence of humans. Sea Surface Temperature (SST) was the secondary driver of shark species richness and abundance with a contribution ranging between 18 and 36%. This result is in accordance with the metabolic theory that predicts an increase in the metabolic rate of organisms with increasing temperature, especially for small species that are prey of sharks (Brown et al. 2004, Ernest et al. 2003). We can thus hypothesize that highest temperature sustains highest productivity through the trophic chain to enhance both shark abundance and species richness. The type of coral reef had only a minor contribution to the model (between 5 and 12%), but higher than protection.

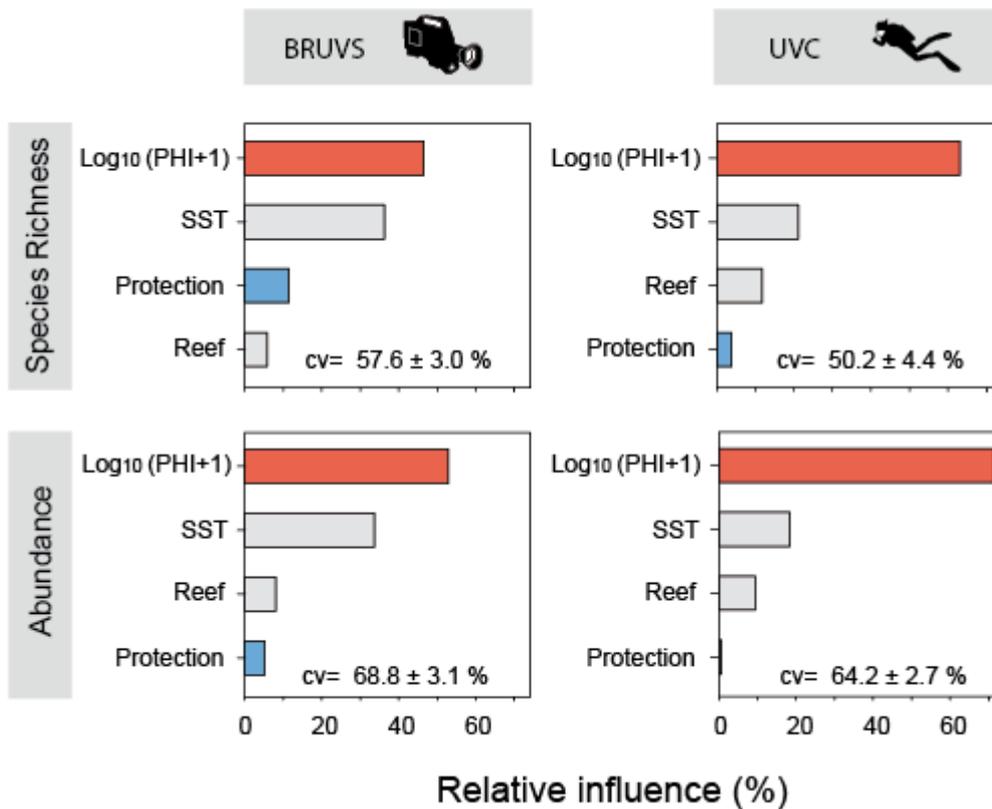


Fig. 4.2 Summary of the relative contributions (%) of the four predictors used in Boosted Regression Trees (BRT) explaining shark species richness and abundance using Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and Underwater Visual Censuses (UVC). PHI: Proximal Human Influence (transformed into $\log_{10}(\text{PHI}+1)$ in the models) ; SST: Sea Surface Temperature ; Protection: categories of management ; Reef: Reef type; cv: Cross Validation correlation used to evaluate the explained variance and thus the performance of the models. The statistics of the models are provided in Table S4.4.

4.2.2 Exponential decrease of shark abundance and species richness with human proximity

We then modeled the net effect of human proximity, i.e. by decoupling the influence of confounding environmental variables on the species richness and abundance of sharks using negative exponential regressions on protected and non-protected reefs (see Experimental Procedures, Table S4.6 & S4.7). The species richness and abundance of sharks decreased with human proximity (PHI), both within and outside MPAs (Figure 4.3). The slope was significantly steeper without protection for shark abundance (both BRUVS and UVC) and species richness (UVC). Relative to remote areas (PHI= 0 inhabitants/km²), half of shark abundance disappeared in BRUVS at only 0.2 inhabitants/km² of reef in non-protected areas whereas the same level of decrease was reached at PHI=0.8 inhabitants/km² in MPAs. Shark species richness decreased even more drastically in UVC with half of remote values at only 0.1 inhabitants/km² for non-protected reefs and 0.4 inhabitants/km² for MPAs, so with 5 times more pressure. Indeed there was no significant difference between MPAs and exploited areas for the

asymptote of the negative exponential models (Table S4.6), except for the species richness of sharks observed with BRUVS. Together these results suggest that while MPAs may buffer the influence of humans on shark species richness and abundance they cannot fully compensate for it. This asymptote is nevertheless significantly different from zero (see coefficient a in Table S4.6), suggesting that human pressure in New Caledonia does not fully eliminate sharks from the reefs in the absence of direct exploitation (Table S4.9). Our models predict an abundance of 0.4 and 0.2 sharks for the highest PHI levels using BRUVS and UVC respectively.

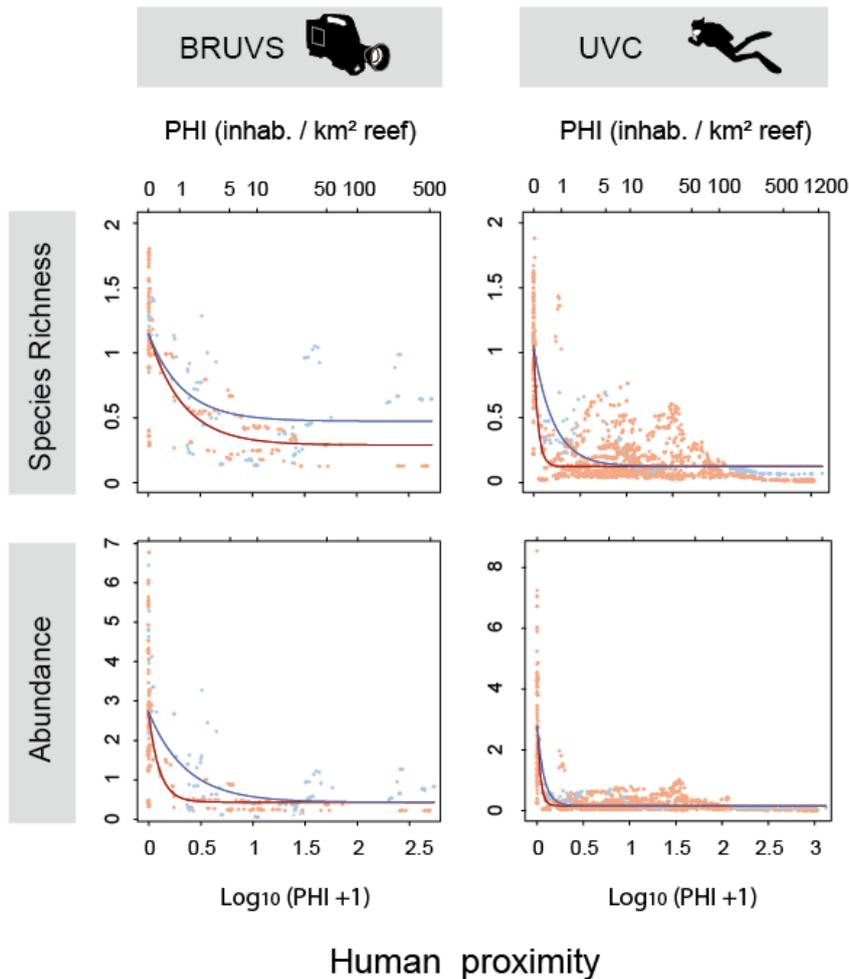


Fig. 4.3 Shark species richness and abundance as a function of human proximity after controlling for other factors using BRT models. Negative exponential regressions were fitted for observations open to fishing (red) and for observations within marine protected areas (blue). Top x-axis gives the Proximal Human Index (PHI) and bottom x-axis its $\log_{10}(\text{PHI}+1)$ transformation on which analyses were performed. The statistics of the models are provided in Table S4.5.

4.2.3 Protection effectiveness on sharks comparatively to remote areas

Since the 16 MPAs vary in terms of age, size, restriction and isolation from humans we considered 4 categories of MPAs from the small no-take MPAs near humans to the large no-entry MPA isolated

from humans (Beautemps-Beaupré). As comparative benchmarks we added two categories: exploited areas and remote areas. We then compared the levels of shark abundance and species richness among these six categories of areas (see Experimental Procedures) while controlling for SST and reef type (Figure 4.4, see also Figure S4.2). The different categories had significantly different levels of shark species richness and abundance (pairwise permutation tests, $p < 0.05$, Table S4.8). In BRUVS, shark species richness and abundance were significantly higher in remote areas and in the isolated MPA than in exploited areas and in any MPA near humans even in the largest, oldest, and no-entry Merlet MPA. The highest values (median (IQR) = 1.5 (0.01) species and 4.5 (1.5) individuals) were observed in the isolated MPA, albeit not significantly higher than in remote but open to fishing areas. The small no-take MPAs near humans do not host higher shark abundance or richness than exploited areas. Similar patterns were observed with UVCs. However, much stronger differences between remote areas and all other categories were observed. For instance, the large no-entry Merlet MPA has 2.7 times fewer species and 6 times fewer individuals than remote areas using UVC (median (IQR) = 1 (0.6) species and 2.3 (1) individuals) while BRUVS exhibit 1.7 times fewer species and 2.6 times fewer individuals for the same comparison.

The discrepancy between results obtained with these two methods may be partially explained by the behaviour of sharks, which remain distant from the diver, even when inside old, large and no-entry MPAs. This bias may help explain the contrasted levels of species richness and abundance previously found between remote areas or MPAs and fished areas for apex predators (Sandin et al. 2008, Graham & McClanahan 2013). UVC-only surveys thus arguably lack sensitivity to detect certain effects of MPAs in protecting reef sharks. The use of baited videos may reveal hidden diversity and abundance of top predators. Furthermore, our BRUVS observations clearly highlight the benefit provided by MPAs under two conditions: they are isolated from humans or they have key features such as old, large and no-entry. In no-take MPAs near humans the abundance of sharks is so low (a mean of 0.4 individual per BRUVS) that their effective functionality remains questionable.

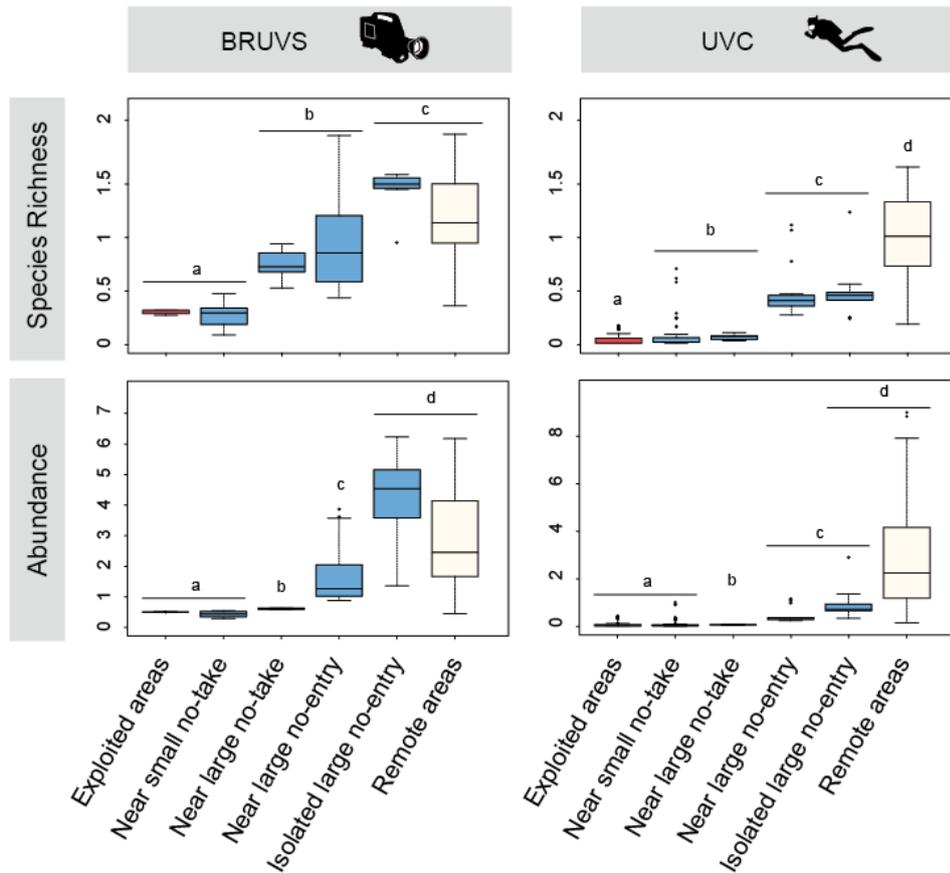


Fig. 4.4 Shark species richness and abundance as a function of six categories of areas after controlling for other factors using BRT models. These categories represent a gradient of human proximity from exploited areas (red) to remote areas (white), of management from no-take to no-entry MPA (blue), and of size from small to large MPAs. Different letters indicate significant differences at p -value < 5% using PERMANOVAs (see Table S4.8).

4.2.4 Conclusion

Even if a few reef sharks remained in the exploited and no-take areas of New Caledonia, a dramatic attenuation of their functional roles in the proximity of humans is probable with potential consequences for coral reefs even under protection. The observed contrasts between remote areas and exploited areas or MPAs are probably very conservative due to old established monitoring and conservation efforts and should be even more exacerbated in the developing world where MPAs are typically more recent and less enforced (Marinesque et al. 2012) and where fishing pressure is higher (Teh et al. 2013). Commercial shark fishing is historically absent in New Caledonia with almost no catch in the last 14 years (Table S4.9) and a formal ban since 2013 in the archipelago EEZ. Independent observations using BRUVS and UVC, combined with trends in fishery catch statistics thus present multiple strands of evidence for a dramatic footprint of human influence on shark species richness and abundance, with a >90% loss. This suggests that factors other than direct

extraction are at play unless small but chronic shark fishing over decades could have led to such a decline. Contrary to other functional groups such as herbivores (McNeil et al. 2015), we did not observe a recovery of sharks in the proximity of humans even after a prohibition of exploitation and the presence of a large, no-entry, strictly enforced MPA. Isolated MPAs and remote areas thus have an irreplaceable role in the protection of top predators. We do not dismiss the merit of MPAs in sustaining high diversity and biomass of key groups like herbivorous fishes, but we challenge the idea that MPAs provide absolute references for all aspects of biodiversity or ecosystem.

4.3 Experimental Procedures

4.3.1 Study site

New Caledonia is an archipelago composed of a 400 km long main island ("Grande Terre") and a series of smaller islands (Figure 4.1A). Human population density is spatially distributed along a marked gradient from Noumea in the south-west, which hosts two-third of the total population (268,767 in 2014), to the sparsely populated northern and eastern parts of the main island. Different management restrictions are applied in 16 MPAs (Table S4.1).

4.3.2 Baited remote underwater video

Baited Remote Underwater Videos Systems (BRUVS) were deployed by day on coral reefs at a mean depth of 15.9 m (\pm 9.7 m SD, range=3-48 m) from September 2012 to October 2014 (Figure 4.1). BRUVS consist of a stereo-video system recording for 1 h with 1 kg of crushed pilchards (*Sardinops sargax*) placed in a wire-meshed bag and suspended approximately 1.5 m in front of the cameras (Dorman et al. 2012). High definition videos were analyzed using the EventMeasure software (<http://www.seagis.com.au/event.html>). Shark abundance per BRUVS was estimated using MaxN, the maximum number of individuals of the same species seen on any single image of the video (Cappo et al. 2006).

4.3.3 Underwater visual censuses

Distance sampling Underwater Visual Censuses (UVC, Figure 4.1) (Labrosse et al. 2002) were performed by day on reefs at 1 to 15 m depth from July 1986 to September 2014. These surveys consist of recording the species name, abundance, body length and distance to transect line of fishes located on each side of a 50 m long transect surveyed by divers. This method is based on the probability to record species as a function of distance from divers (Kulbicki & Sarramegna 1999). As 90% of shark observations were at distances <10 m from the transect line, raw distance-sampling

datasets have been truncated at a distance of 10 m. Shark abundance and species richness were calculated in 1000 m² equivalent belt transects (50m long x 10 m wide x 2 sides). Transects with water visibility <10m were removed from the analyses.

4.3.4 Boosted regression tree models

Boosted Regression Trees (BRT) (Elith et al. 2008) were used to model shark species richness and abundance. This method can cope with non-linear interactions between variables (Elith et al. 2008). A cross validation of the model was included in the base function script. Models were developed using a Poisson distribution and different parameters to maximize cross validation results (Table S4.4).

Four explanatory variables were selected to model shark species richness and abundance across BRUVS and UVC (Table S4.3). The average Sea Surface Temperature (SST) over the last 10 years (<http://podaac.jpl.nasa.gov/>) and the reef type (fringing reef, lagoon reef, back reef, outer reef) can both influence species abundance and diversity (Papastamatiou et al. 2015, Komyakova et al. 2013). As a third variable, protection accounted for management measures and was split into 4 categories: open (non-protected), small no-take MPAs (<30 km²), large no-take MPA (>150 km²), and no-entry MPAs.

The Proximal Human Influence index (PHI, Equation 1) was the fourth variable accounting for the effect of the proximity of local population on shark populations. This influence is spatially distributed according to the accessibility of sites and spread over the reef surface (Bellwood et al. 2011, Cinner et al. 2009). Therefore PHI took into account human population density and reef accessibility:

$$\text{Proximal Human Influence index (PHI)} = \frac{(e^{-\alpha \sum \text{dist}_i v_i}) \text{population}}{\text{reef area}} \quad (1)$$

Where *population* is the sum of human population in a 25 km buffer centered at the nearest landing point from the reef. As UVC surveys covered a period of 28 years, demography data from 4 different population censuses were used in the calculation of PHI (1989, 1996, 2004 and 2009) to fit as much as possible the human proximity on each surveyed site (www.isee.nc).

α : constant of influence decrease, set at 2.5.

dist_i : distance of each segment included in the travel from station to the nearest landing point, in km.

v_i : speed of each segment included in the travel from station to the nearest landing point, in km/h.

We used different average speeds taking account of the environment: in the open ocean (10 knots,

18.5 km/h) and in the lagoon (15 knots, 27.8 km/h).

reef area: reef surface in a 20 km radius around the survey station, in km².

PHI was $\log_{10}(x+1)$ transformed in the analyses.

4.3.5 Negative exponential regression

The relationship between the abundance and species richness of sharks and the net effect of the transformed PHI index was modeled using an extended nonlinear regression model of the form:

$$\text{Diversity or abundance} = (a - c (\text{protection})) e^{(-b (\text{protection}) x)} + c \quad (2)$$

a : species richness or abundance in the absence of human influence

b : decreasing rate of species richness or abundance

c : species richness or abundance at infinite PHI

protection : factor with two modalities (open/protected)

Models were fitted using maximum likelihood of the Generalized Nonlinear Least Square (GNLS) function of nonlinear mixed-effects models (nlme, Table S4.6) (Pinheiro et al. 2013). We considered that protection would have no effect on remote sites and consequently tested the effect of protection on model parameters *b* and *c* only. The slope *b* represents the decrease rate of species richness and abundance with increasing human influence and the asymptote *c* represents the shark species richness and abundance at maximum human influence (Table S4.6 & S4.7). If human could induce shark local extinction, the asymptote *c* would tend towards zero. If MPAs could buffer the decrease of shark species richness and abundance along the PHI gradient, the level of *b* would differ from that of models of non protected reefs. If MPAs were fully effective to protect sharks whatever their location or characteristics, we would expect *b*=0.

All analyses were performed using R statistical software including the libraries nlme, RVAideMemoire, gbm and dismo for GNLS, permutational pairwise tests and BRT respectively (R Core Team 2012, Hervé 2014, Ridgeway 2007, Hijmans et al. 2013).

Acknowledgements

We especially thank Gérard Mou-Tham and Joseph Baly for processing a large quantity of stereo footages. We are grateful to the crews of Amborella and Alis, the two ships we used in the study. This study is part of the PRISTINE project funded by the TOTAL foundation. We would like to thank José Fabricio Vargas for some of the scientific drawings of sharks used in the supplementary material.

4.4 Supplementary material

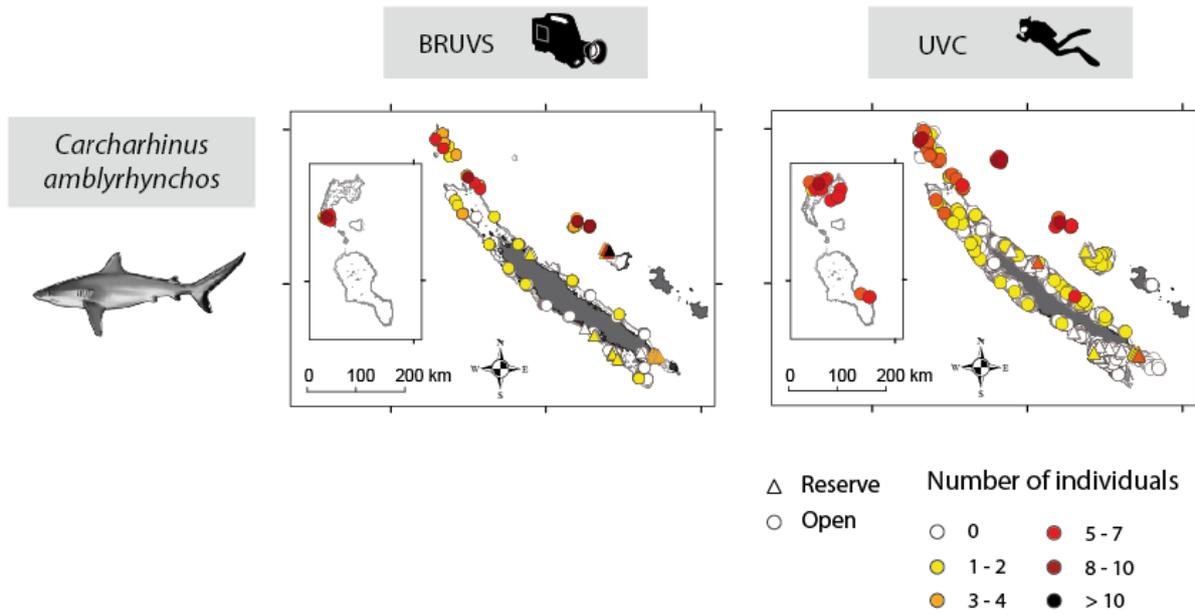


Fig. S4.1 Related to Figure 4.1; Survey sites showing the abundance of the 9 shark species recorded using Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and Underwater Visual Censuses (UVC). (continued)

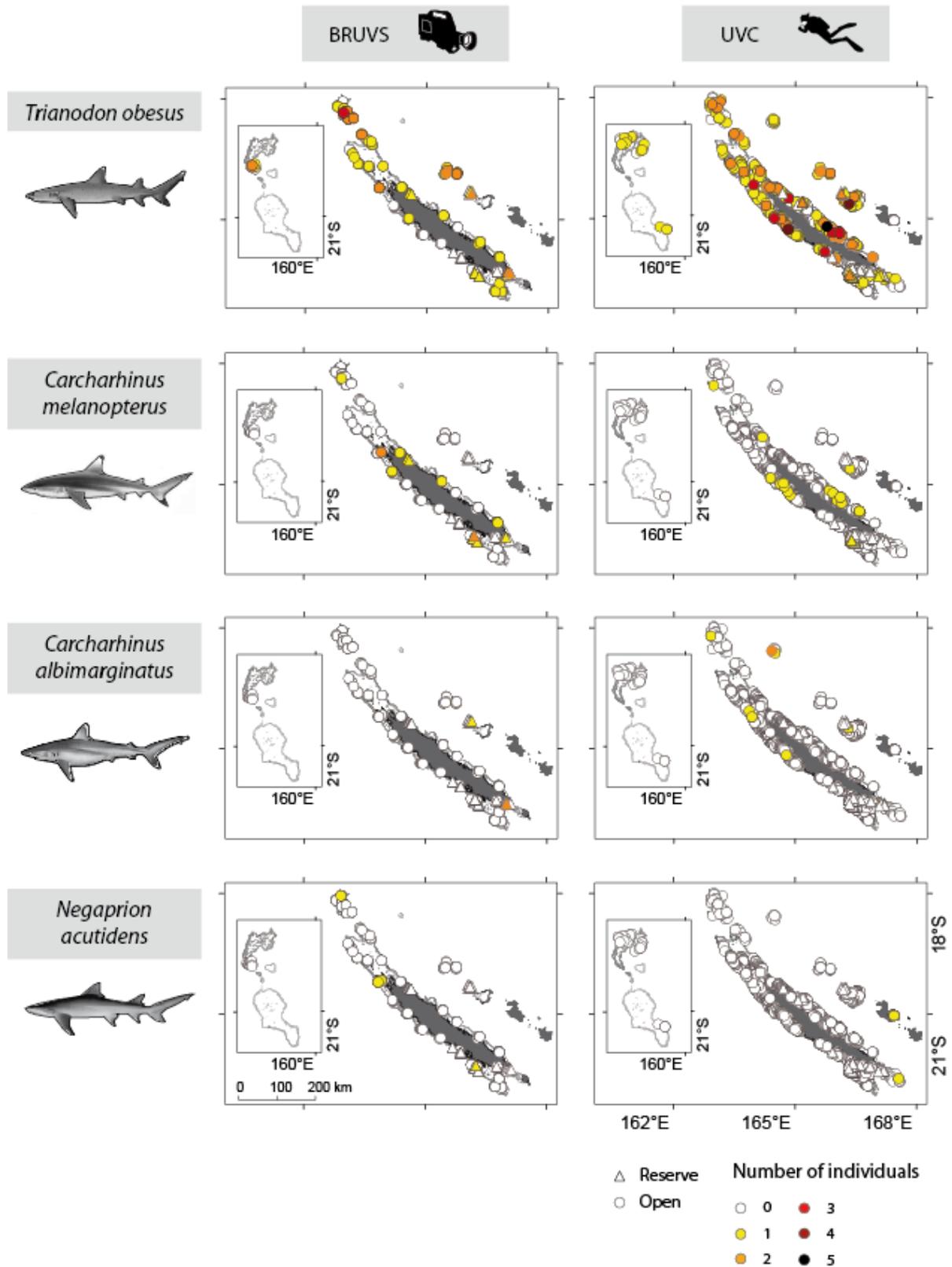


Fig. S4.1 Related to Figure 4.1; Survey sites showing the abundance of the 9 shark species recorded using Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and Underwater Visual Censuses (UVC). (continued)

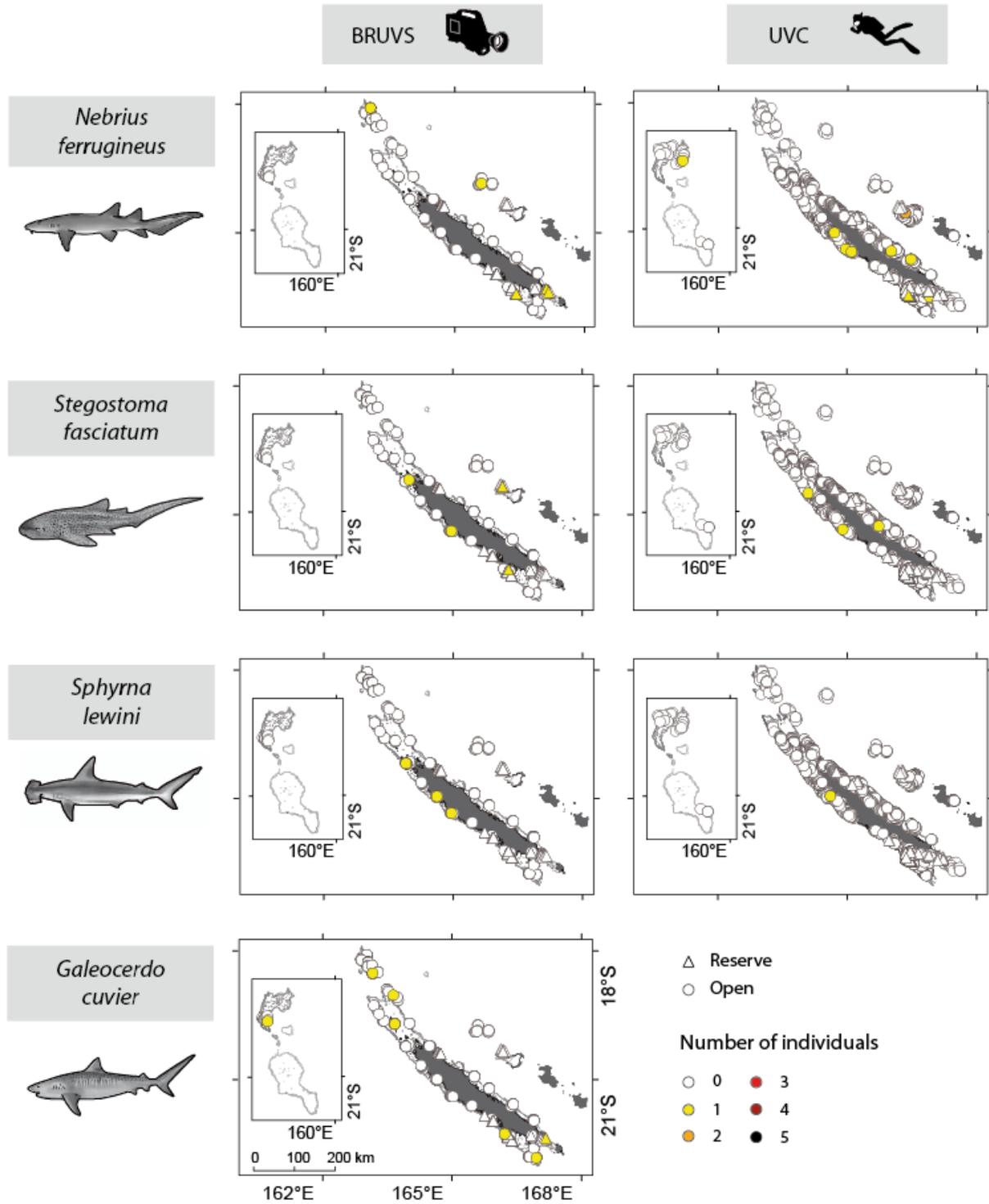


Fig. S4.1 Related to Figure 1; Survey sites showing the abundance of the 9 shark species recorded using Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and Underwater Visual Censuses (UVC). (continued)

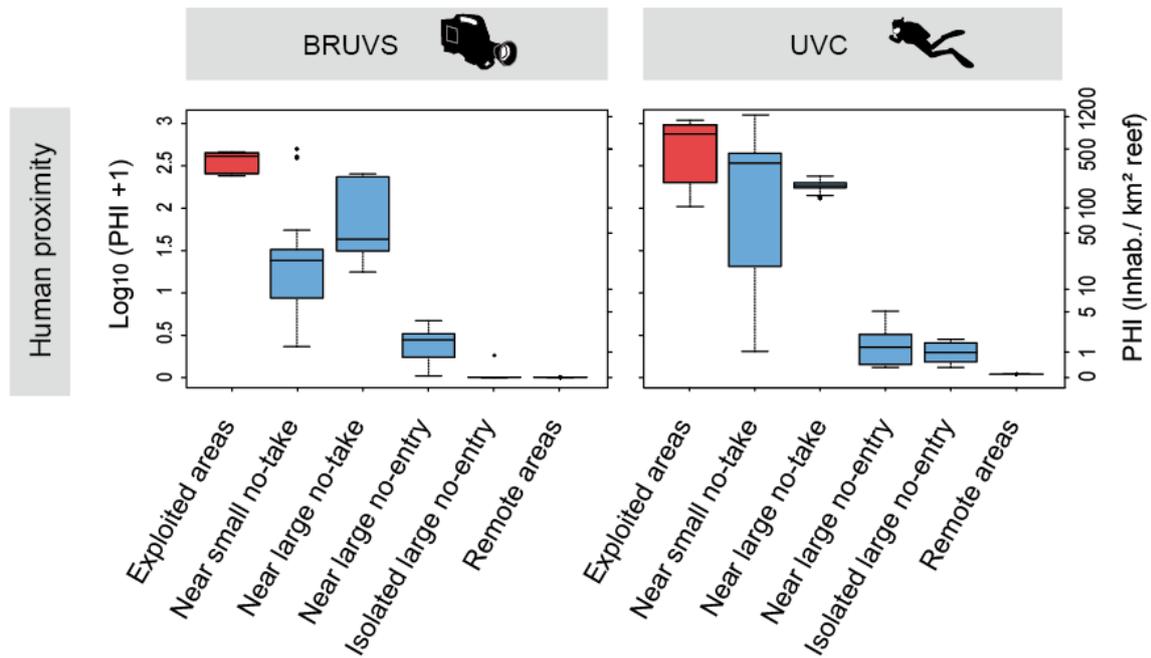


Fig. S4.2 Related to Figure 4.4; Human proximity level in six categories of areas. The Proximal Human Influence (PHI) is given in right y-axis and its $\log(x+1)$ transformation on left y-axis.

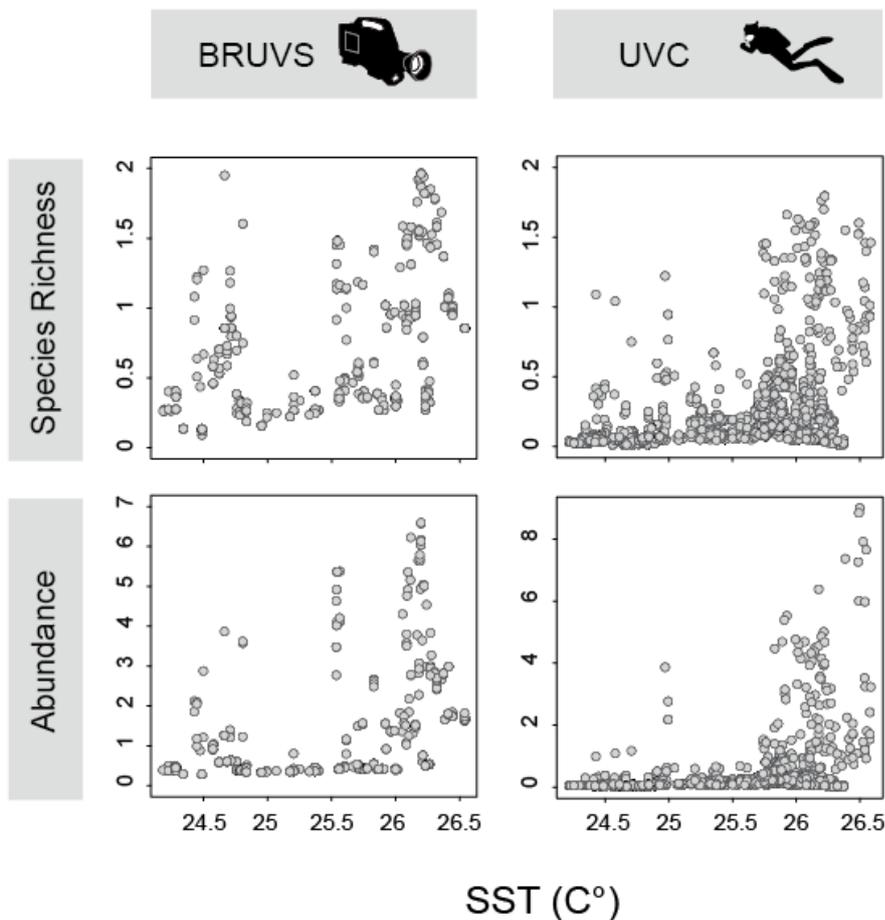


Fig. S4.3 Shark species richness and abundance as a function of Sea Surface Temperature after controlling for other factors using BRT models.

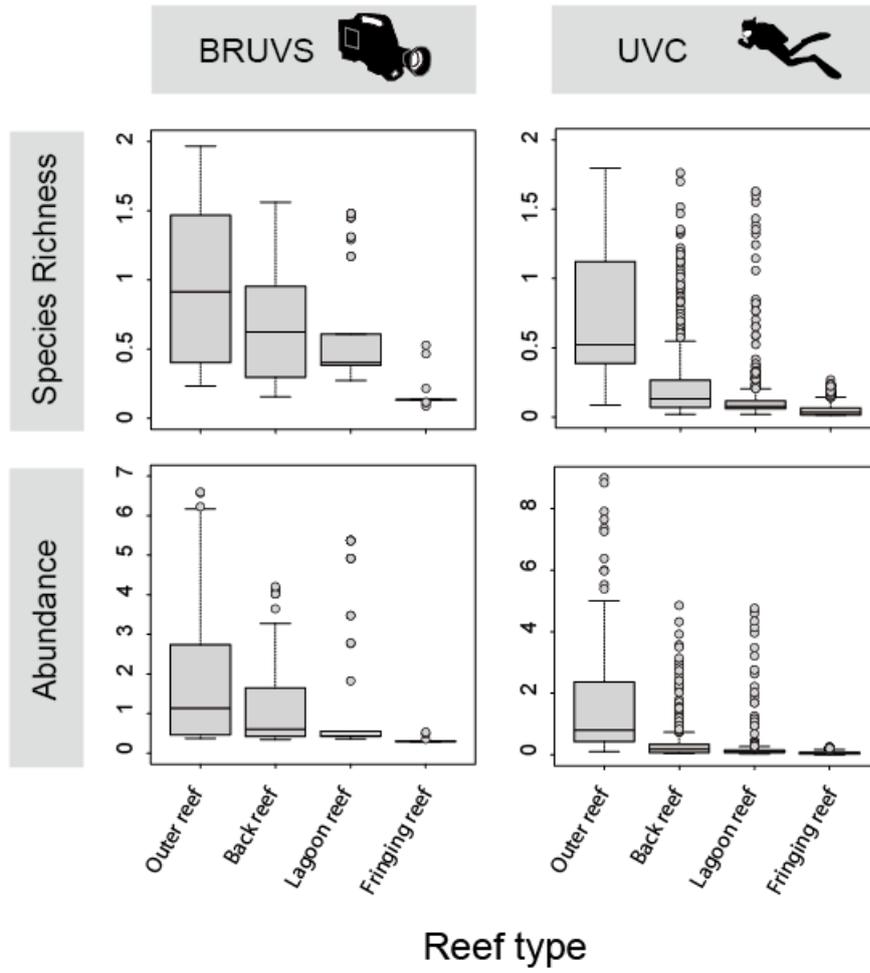


Fig. S4.4 Shark species richness and abundance as a function of the type of coral reefs after controlling for other factors using BRT models.

Table S4.1 Summary of Marine Protected Areas (MPAs) features sampled with Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) and Underwater Visual Censuses (UVC) in New Caledonia.

Marine protected areas	Location	status	Surface (km ²)	Creation year	Survey method
Dohimen	Hienghène	No-take	3.7	2010	UVC
Yeega	Hienghène	No-take	6.6	2010	UVC
Ténia islet	La Foa	No-take	10	1998	BRUVS
Ouano	La Foa	No-take	29.8	2004	BRUVS
Aboré reef	Nouméa	No-take	150	1981-96	BRUVS, UVC
Larégnère islet	Nouméa	No-take	6.7	1989	BRUVS, UVC
Bailly islet	Nouméa	No-take	2.2	1989	UVC
Canard islet & Ricaudy reef	Nouméa	No-take	1.9	1989	UVC
Maitre islet	Nouméa	No-take	6.3	1981	UVC
Signal islet	Nouméa	No-take	2.5	1989	UVC
Kuendu	Nouméa	No-take	0.4	1998	UVC
Nemou islet	Port-Bouquet	No-take	5	2010	BRUVS, UVC
Hyabé-Le Jao	Pouébo	No-take	13.3	2010	BRUVS, UVC
Prony (2 sites)	Prony Bay	No-take	1.5	1993	BRUVS, UVC
(Yves) Merlet	Yaté	No-entry	172	1970	BRUVS, UVC
Beautemps Beaupré	near Ouvéa	Traditionally managed no-entry	125	Unknown	BRUVS, UVC

Table S4.2 Summary of shark species occurrence and abundance using Baited Remote Video System (BRUVS) and Underwater Visual Census (UVC).

Family	Species	Occurrence (%)		Abundance (mean ± SD)		Relative abundance (%)	
		BRUVS	UVC	BRUVS	UVC	BRUVS	UVC
Carcharhinidae	<i>Carcharhinus albimarginatus</i>	1.30	0.39	0.02 ± 0.14	0.003 ± 0.06	1.03	1.15
	<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>	38.70	5.95	1.05 ± 1.88	0.13 ± 0.75	69.24	45.72
	<i>Carcharhinus melanopterus</i>	5.71	1.58	0.06 ± 0.26	0.013 ± 0.11	4.12	4.60
	<i>Carcharhinus sp.</i>	0.52	0	0.003 ± 0.05	0	0.17	0
	<i>Galeocerdo cuvier</i>	1.82	0	0.02 ± 0.13	0	1.20	0
	<i>Negaprion acutidens</i>	1.03	0.11	0.01 ± 0.10	0.001 ± 0.03	0.69	0.26
	<i>Triaenodon obesus</i>	25.97	11.75	0.32 ± 0.59	0.13 ± 0.42	21.31	46.36
Ginglymostomatidae	<i>Nebrius ferrugineus</i>	1.56	0.35	0.02 ± 0.12	0.004 ± 0.07	1.03	1.40
Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i>	0.78	0.04	0.01 ± 0.09	0.0003 ± 0.02	0.52	0.13
Stegostomatidae	<i>Stegostoma fasciatum</i>	1.04	0.18	0.01 ± 0.10	0.001 ± 0.03	0.69	0.38
	All species	54.29	15.09	1.51 ± 2.19	0.33 ± 1.08	-	-

Table S4.3 Summary of shark species richness and abundance as a function of management zone. Exploited areas are open to fisheries with a $\log_{10}(\text{PHI}+1) > 2$ (about 100 inhab./km² reef) and remote areas are open to fisheries with a $\log_{10}(\text{PHI}+1) > 0.001$ (0 inhab./km² reef).

Management	Species richness (\pm SD)		Abundance (\pm SD)	
	BRUVS	UVC	BRUVS	UVC
Exploited	0.11 \pm 0.33	0.03 \pm 0.17	0.11 \pm 0.33	0.03 \pm 0.19
No-take	0.47 \pm 0.69	0.10 \pm 0.30	0.55 \pm 0.78	0.12 \pm 0.40
No-entry	1.11 \pm 0.92	0.60 \pm 0.82	2.61 \pm 2.87	0.76 \pm 1.13
Remote	1.21 \pm 0.76	1.01 \pm 0.72	2.94 \pm 2.64	2.91 \pm 3.18

Table S4.4 Summary of the four explanatory variables used in the Boosted Regression Trees (BRT).

Explanatory variable	Type of variable	Range		Mean \pm SD	
		BRUVS	UVC	BRUVS	UVC
Reef type	Categorical	0 - 4	0 - 4	-	-
Sea Surface Temperature (°C)	Continuous	24.18-26.54	24.22-26.58	25.54 \pm 0.70	25.28 \pm 0.63
Log ₁₀ (PHI +1)	Continuous	0 - 2.73	0 - 3.13	0.65 \pm 0.74	1.49 \pm 0.91
Protection level	Categorical	0 - 3	0 - 3	-	-

Table S4.5 Summary of the Boosted Regression Trees (BRT) settings and output. The tree complexity represents the number of nodes in the regression trees, the learning rate represents the contribution of each tree generated and the bag fraction is the seed for stochastic process. The Cross Validation correlation (cv) was used to evaluate the explained variance and thus the performance of the models.

Method	Response variable	Learning rate	Tree complexity	Bag fraction	Number of trees	Mean total dev.	Mean res. dev.	Estimated cv dev. (\pm SE)	Cv (\pm SE)
All stations									
BRUV	Sp. richness	0.002	2	0.5	4250	1.07	0.67	0.80 \pm 0.03	0.58 \pm 0.03
	Abundance	0.002	4	0.5	4250	2.72	1.16	1.46 \pm 0.13	0.69 \pm 0.03
UVC	Sp. richness	0.003	5	0.5	2050	0.68	0.40	0.47 \pm 0.03	0.50 \pm 0.04
	Abundance	0.003	5	0.5	1450	1.23	0.56	0.68 \pm 0.03	0.64 \pm 0.03
Open stations									
BRUV	Sp. richness	0.001	2	0.5	2950	1.07	0.66	0.75 \pm 0.05	0.60 \pm 0.05
	Abundance	0.002	4	0.5	2200	2.79	1.06	1.37 \pm 0.07	0.72 \pm 0.04
UVC	Sp. richness	0.003	5	0.5	2450	0.69	0.41	4.47 \pm 0.02	0.53 \pm 0.02
	Abundance	0.003	5	0.5	3400	1.27	0.57	0.68 \pm 0.05	0.63 \pm 0.04
MPA stations									
BRUV	Sp. richness	0.001	5	0.5	1650	1.08	0.69	0.89 \pm 0.09	0.53 \pm 0.05
	Abundance	0.003	2	0.5	1700	2.45	1.00	1.68 \pm 0.26	0.60 \pm 0.09
UVC	Sp. richness	0.001	1	0.5	1900	0.64	0.48	0.55 \pm 0.08	0.39 \pm 0.12
	Abundance	0.001	1	0.5	2000	0.82	0.61	0.69 \pm 0.09	0.40 \pm 0.34

Table S4.6 Related to Figure 4.3; Summary of the exponential regressions between shark species richness or abundance and the net effect of human influence. Models with varying effect of reserve on the slope b and the asymptote c were built (see equation 2 in methods), ordered by decreasing Akaike Information Criterion (AIC) and compared by likelihood ratio tests. The most parsimonious models (significantly lowest Log-Likelihood with smallest number of parameters) are in bold. Bayesian Information Criterion (BIC) is given for information with lowest BIC generally corresponding to most parsimonious model.

	Response variable	Model	#model	df	AIC	BIC	LogLik.	Loglik. test	Loglik. ratio	p-value
BRUVS	Sp. richness	MPA effect on b	1	5	218.87	238.64	-104.44			
		no MPA effect	2	4	218.18	234.00	-105.09	1vs2	1.31	0.25
		MPA effect on b and c	3	6	205.11	228.83	-96.55	2vs3	17.07	<0.001 ***
		MPA effect on c	4	5	205.65	225.42	-97.83	3vs4	2.54	0.11
	Abundance	no MPA effect	1	4	1175.13	1190.95	-583.57			
		MPA effect on c	2	5	1171.86	1191.63	-580.93	1vs2	5.27	0.0217 *
		MPA effect on b and c	3	6	1169.15	1192.87	-578.58	2vs3	4.71	0.0300 *
MPA effect on b		4	5	1167.87	1187.63	-578.93	3vs4	0.71	0.3985	
UVC	Sp. richness	MPA effect on c	1	5	-2050.29	-2020.61	1030.14			
		no MPA effect	2	4	-2051.66	-2027.92	1029.83	1vs2	0.63	0.43
		MPA effect on b	3	5	-2082.70	-2053.03	1046.35	2vs3	33.04	<0.001 ***
		MPA effect on b and c	4	6	-2083.21	-2047.61	1047.61	3vs4	2.51	0.11
	Abundance	MPA effect on c	1	5	3006.96	3036.63	-1498.48			
		no MPA effect	2	4	3005.03	3028.77	-1498.52	1vs2	0.07	0.79
		MPA effect on b and c	3	6	3004.01	3039.61	-1496.01	2vs3	5.02	0.08
		MPA effect on b	4	5	3002.62	3032.29	-1496.31	3vs4	0.61	0.44
						2vs4	4.41	0.04 *		

Table S4.7 Related to Figure 4.3; Coefficients of the most parsimonious exponential models between shark species richness or abundance and the net effect of human influence. Tests against 0 are given for the intercept *a*, the slope *b* and the asymptote *c* (see equation 2 in methods). “*a*” corresponds to shark species richness or abundance when there is no human influence (state at PHI=0), “*b*” corresponds to the decreasing rate of sharks with human influence, and “*c*” corresponds to the residual shark population at an infinite human influence in New Caledonia.

	Response variable	Best model coefficients	Value	Std. Error	t-value	p-value
BRUVS	Sp. richness	<i>a</i>	1.14	0.03	44.67	<0.001 ***
		<i>b</i>	3.03	0.56	5.39	<0.001 ***
		<i>c</i> Open	0.29	0.04	7.16	<0.001 ***
		<i>c</i> MPA	0.47	0.04	11.31	<0.001 ***
	Abundance	<i>a</i>	2.74	0.09	29.51	<0.001 ***
		<i>b</i> Open	9.74	3.50	2.79	<0.001 ***
		<i>b</i> MPA	2.79	0.73	3.83	<0.001 ***
		<i>c</i>	0.43	0.09	5.00	<0.001 ***
UVC	Sp. richness	<i>a</i>	1.05	0.02	64.82	<0.001 ***
		<i>b</i> Open	21.44	1.72	12.44	<0.001 ***
		<i>b</i> MPA	4.63	0.54	8.57	<0.001 ***
		<i>c</i>	0.12	<0.01	36.82	<0.001 ***
	Abundance	<i>a</i>	2.77	0.04	67.24	<0.001 ***
		<i>b</i> Open	29.13	2.56	11.37	<0.001 ***
		<i>b</i> MPA	13.80	2.64	5.23	<0.001 ***
		<i>c</i>	0.16	<0.01	19.53	<0.001 ***

Table S4.8 Related to Figure 4.4; Summary of the p-values of the pairwise permutational analyses of variance (PERMANOVA) between categories of areas depending on their level of protection and their proximity to humans. A Bonferroni correction was used to adjust p-values across the multiple tests. P-values <0.05 are identified by asterisks.

		Isolated no-entry	large Fished areas	Near no-entry	large no-take	Remote areas
BRUVS	Sp. richness	Fished areas	0.021 *	-	-	-
		Near large no-entry	0.021 *	0.021 *	-	-
		Near large no-take	0.021 *	0.021 *	1.000	-
		Remote areas	1.000	0.021 *	0.126	0.021 *
		Near small no-take	0.021 *	1.000	0.021 *	0.021 *
	Abundance	Fished areas	0.021 *	-	-	-
		large no-entry	1.000	0.021 *	-	-
		Near large no-take	0.021 *	0.021 *	0.021 *	-
		Remote areas	0.021 *	0.021 *	0.021 *	0.021 *
		Near small no-take	0.021 *	0.021 *	0.021 *	1.000
UVC	Sp. richness	Fished areas	0.042 *	-	-	-
		Near large no-entry	0.021 *	0.063	-	-
		Near large no-take	0.021 *	0.021 *	0.021 *	-
		Remote areas	0.189	0.021 *	0.021 *	0.021 *
		Near small no-take	0.021 *	1.000	0.021 *	0.021 *
	Abundance	Fished areas	0.021 *	-	-	-
		Near large no-entry	0.189	0.021 *	-	-
		Near large no-take	0.021 *	0.021 *	0.021 *	-
		Remote areas	0.168	0.021 *	0.042	0.021 *
		Near small no-take	0.021 *	0.021 *	0.021 *	0.168

Table S4.9 Total bycatches of Elasmobranchs reported over 14 years in New Caledonia (source: Direction des Affaires Maritimes, Government of New Caledonia). Pelagic shark species are excluded.

Year	Total catch (kg)
2000	0
2001	0
2002	0
2003	0
2004	0
2005	0
2006	10
2007	134
2008	35
2009	37
2010	57
2011	3
2012	63
2013	37

4.5 Synthèse

Ce chapitre a permis de montrer plusieurs aspects importants en utilisant, d'une part, le contexte exceptionnel de la Nouvelle-Calédonie et, d'autre part, une approche de modélisation originale:

- Les récifs isolés de Nouvelle-Calédonie présentent des fortes abondances de requins et peuvent être utilisés comme base de référence pour évaluer l'impact humain dans la région (voir 6.1 pour discussion). Au vu de la disparition des derniers sites de référence à l'échelle globale, ces derniers doivent donc être des cibles prioritaires de conservation.
- La proximité humaine est le facteur principal conditionnant la répartition des requins récifaux.
- Une différence spatiale des abondances de requins récifaux de plus de 90% est observée alors qu'il n'y a pas de pêche commerciale de requins et que la pêche récréative de requins est interdite dans la Zone Economique Exclusive (ZEE, hors eaux lagunaires) depuis 2013.
- Les Aires Marines protégées peuvent limiter cette chute d'abondance dans une certaine mesure selon leurs caractéristiques. Les réserves marines (entrée autorisée mais toutes pêches interdites) petites ou grandes ne fournissent pas de bénéfices significatifs pour les populations de requins récifaux si elles sont proches des activités humaines. Les réserves marines intégrales (présence humaine interdite) de grandes tailles hébergent des abondances significativement supérieures aux zones non-protégées mais n'arrivent pas au niveau des zones naturellement protégées par l'isolement. Le bénéfice des réserves intégrales augmente si elles sont isolées. Globalement, les AMPs de Nouvelle-Calédonie sont inadaptées à la protection des requins récifaux, excepté la réserve Yves Merlet (intégrale, 172 km²) qui montre des abondances de requins supérieures aux zones proches des activités humaines et aux AMPs où seule la pêche est interdite.
- Le facteur clé pour assurer une protection efficace des requins récifaux est d'enlever la présence humaine dans une zone suffisamment grande. Par ailleurs, l'absence de l'humain est relativement garantie par l'isolement. Les récifs isolés de Nouvelle-Calédonie sont donc des cibles de conservation prioritaires pour assurer de façon effective la protection des requins récifaux.

Dans le chapitre suivant, je m'intéresserai aux causes possibles du déclin des requins récifaux observé en Nouvelle-Calédonie et j'évaluerai dans quelle mesure le comportement est affecté par les activités humaines.

Chapitre 5. Impact de la proximité humaine sur le comportement du requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*)



Chapitre 5. Impact de la proximité humaine sur le comportement du requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*)

Le chapitre précédent a montré un important déclin des abondances de requins récifaux en Nouvelle-Calédonie alors qu'il n'y a jamais eu de pêche commerciale visant ces espèces et que l'interdiction de les prélever est en vigueur depuis 2013 dans la ZEE. Il est donc légitime de s'interroger sur l'origine de ce déclin. Plusieurs hypothèses peuvent être évoquées:

- Les traits d'histoire de vie conservateurs des requins les rendent peu résilients. Le déclin observé aujourd'hui est la résultante d'une accumulation de pressions et perturbations passées.
- Les requins sont la cible de braconnage et de prélèvements non reportés.
- Les requins sont impactés par les activités humaines pendant des stades de vie sensibles (e.g. juvéniles dans nurseries, voir 6.4.2).
- Les activités humaines réduisent l'abondance des proies des requins et impactent la fitness des individus par compétition.
- Les activités humaines induisent un dérangement des individus. Ce dérangement anthropique génère des altérations comportementales et impacte la condition physique des individus..

Dans ce chapitre, j'évaluerai l'hypothèse comportementale et répondrai aux questions suivantes: Le déclin des populations de requins observé peut-il être dû à une altération de comportement induite par les activités humaines ? Les Aires Marines Protégées permettent-elles de protéger/restaurer le comportement naturel des individus (i.e. comportement observé en absence complète de présence humaine) ?

Le dérangement anthropique est largement documenté pour les écosystèmes terrestres où les activités humaines induisent des coûts énergétiques supplémentaires aux animaux sauvages (Stankowich 2008, Frid & Dill 2002). Celui-ci est bien moins connu pour les écosystèmes marins et aucune étude ne s'est portée sur les requins, animaux pourtant reconnus pour leur facultés d'apprentissage. L'approche utilisée dans ce chapitre est novatrice sur plusieurs aspects. Elle constitue la première étude comportementale à l'échelle individuelle utilisant les caméras stéréo appâtées. Elle prend en compte des variations comportementales sur l'étendue spatiale d'un pays en utilisant un gradient complet de proximité humaine. La grande diversité d'AMP en Nouvelle-Calédonie permet une évaluation des mesures de gestion appliquée au comportement. La modélisation de l'abondance et des variables comportementales permet de mettre en parallèle le déclin de l'abondance des requins gris de récif avec les altérations comportementales potentielles.

Manuscript 3 : Variation in grey reef shark (*Carcharhinus amblyrhynchos*) behavioural responses to bait as a function of remoteness from human activities

Jean-Baptiste Juhel ^{a b c}, Laurent Vigliola ^b, Laurent Wantiez ^a, Auriane Jones ^d, David Mouillot ^c

^a LIVE EA1314 Université de la Nouvelle-Calédonie, BPR4, 98851 Noumea, New Caledonia.

^b UMR 9220 ENTROPIE, Institut de recherche pour le développement (IRD), Laboratoire Excellence LABEX Corail, Noumea, New Caledonia.

^c UMR 9190 MARBEC, Université de Montpellier, CC 093, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

^d Institut national d'études supérieures agronomiques de Montpellier, 34060 Montpellier, France.

Corresponding author: Jean-Baptiste Juhel

jean-baptiste.juhel@ird.fr

Abstract

Sharks are top level predators undergoing a worldwide decline that leads to cascading effects through trophic webs and threatens ecosystems functioning. Overfishing is the main cause of this decline with exploitation largely exceeding population resilience. However, Juhel et al. (*submitted*) reported a >90% decrease in reef sharks abundance from remote areas to areas with strong anthropogenic influence in a country without any shark fisheries emphasizing the importance of sub-lethal human impacts on these populations. Among these sub-lethal effects, behavioural alterations are well known for terrestrial fauna but poorly documented for marine species. Using 367 Stereo Baited Remote Underwater Camera Systems (S-BRUVS) deployments, we measured the abundance and several behavioural indices related to opportunistic feeding on a bait and cautiousness towards novelty of grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) along an extended gradient of human proximity. Parsimonious Boosted Regression Trees (BRT) models revealed the major contribution of human proximity (50-80%) compared to the management of the area (1.4 - 8.4%) conditioning the abundance and behavioural indices. We then modeled the behavioral alterations along a continuous scale of human proximity and evaluate the ability of marine protected area of New Caledonia to protect the natural behaviour of *C. amblyrhynchos*. Our results reveal a strong human-driven

behavioural alteration potentially impacting the fitness of individuals. This behavioural alteration can only be prevented using no-entry MPAs sufficiently large to exclude the human presence.

Keywords

Feeding behaviour, Baited-remote-underwater-video, Human influence, Depredation, Marine protected area

5.1 Introduction

Apex predators exert a strong top-down control on their food web and their removal can trigger cascading effects coined “trophic downgrading” that imperil ecosystems functioning worldwide (Estes et al. 2011). This finding has given strong support to apex predators conservation and reintroduction programs in terrestrial ecosystems after their collapse (e.g. reintroduction of wolves in the Yellowstone National Park, Ripple & Beschta 2003). At sea, marine apex predators are also showing alarming declines, with a loss of ~90% of their abundance worldwide in the last century (Myers & Worm 2005). This loss leads to the same dramatic consequences for ecosystem functioning ; complex and productive marine ecosystems like coral reefs and kelp forests, with food webs dominated by large predators, shift into simplified ecosystems dominated by organisms such as toxic dinoflagellates, jellyfish or algae (Jackson 2008). Fishing is considered as the main cause for the ecological extinction of marine apex predators.

Sharks are probably one of the most vulnerable and threatened groups of ocean apex predators due to conservative life history traits such as slow growth, late sexual maturity and low fecundity (Dulvy et al. 2014). In some regions, populations of pelagic sharks have declined by up to 99% (Ferreti et al. 2010) and recent estimates of worldwide fishing-related mortality (reported and unreported landings, discards and finning) totalled at least 97 million sharks killed in 2010 (Worm et al. 2013) ; a level that largely exceeds the resilience of shark populations (Graham et al. 2010).

Marine Protected Areas (MPAs) are currently one of the management tool to counteract the pervasive impacts of fishing and are thought to reduce the decline of sharks by lessening the fishing pressure (Espinoza et al. 2014, Robbins et al. 2006, Knip et al. 2012). However, the vast majority of MPAs are not designed to protect sharks and MPAs showing benefits for sharks are often located in remote and underexploited areas preventing an accurate assessment of management efficiency beyond isolation from human activities. Using an extensive dataset of reef sharks abundance in New Caledonia, Juhel et al. (*submitted*) recently estimated the effect of MPAs to shark protection when accounting for the confounding effects of environment and human proximity. They concluded that

small no-take MPAs close to areas of human presence showed no shark protective effect, and that large, strictly enforced, no-entry MPAs could buffer a small human influence but were of limited effectiveness as human proximity increased. They also reported a dramatic spatial decline (>90%) of reef sharks in a country where shark fishing was historically absent. Altogether, these results reveal that the absence or the elimination of fishing pressure in the proximity of human populations is not sufficient to ensure the full protection of sharks, and suggest that factors other than fishing may also play a role in explaining shark ecological extinction in coral reefs.

Behavioural alteration is among the other impacts humans can exert on animal populations. This process has been a long time concern for conservationists and many cases of anthropogenic disturbances have been documented for terrestrial fauna behaviour (Stankowich 2008, Frid & Dill 2002). For example, terrestrial wildlife including mammals (Ciuti et al. 2012) and birds (Beale & Monaghan 2004) are more vigilant near human disturbance, resulting in decreased forage intake and reduced reproductive success. Marine mammals show behavioural alterations due to human nautical activities resulting in energetic costs and thus decreased fitness and abundance (Williams et al. 2006, Constantine et al. 2004, Bejder et al. 2006).

Sharks exhibit high learning abilities similar to those of terrestrial vertebrates (Brown & Laland 2003). Behaviour conditioning experiments have shown that sharks can learn discriminative tasks and retain information for long time periods (Aronson et al. 1967). These learning abilities make them likely to show long-lasting adaptive responses to environmental stimuli. Human activities and interactions provide novel stimuli for the animal to react to, and the repetition of such activities provides the opportunity for sharks to learn human-induced behaviours (Gallagher et al. 2015). For example, several studies on great white sharks (*Carcharodon carcharias*) showed an habituation behaviour through repeated human encounters (Bruce & Bradford 2013). A reduced arrival time associated with attractant has also been observed for cage diving operations (Johnson & Kock 2006). Other studies on shark diving tourism showed habituation of several shark species to provisioning (Gallagher et al. 2015). For example, bull sharks (*Carcharhinus leucas*) were attracted to feeding site even when feeding was not occurring (Brunnschweiler & Barnett 2013). However, most studies investigating human impact on the behaviour of sharks are related to provisioning and did not focus on the deleterious effects of human-induced behaviour changes. The exception is the study of Carrier & Pratt (1998) who showed that the mating behaviour of nurse sharks (*Ginglymostoma cirratum*) was disrupted by human activities such as wading, diving, flash photography and boat traffic. To our knowledge, this is the only study showing a direct impact of anthropogenic disturbance on shark fitness.

The grey reef shark (*Carcharhinus amblyrhynchos*) is one of the most common reef sharks and is widely distributed. It is found both inside lagoons and on outer slopes. This species reaches sexual maturity after 10 years and has a one year gestation period with only 1 to 5 pups every 2 years (Robbins 2006), making grey reef sharks particularly vulnerable and prone to over-exploitation and local extinction. For instance, fished areas have 80% fewer grey reef sharks than no-entry areas in the Great Barrier Reef and exploited area (without direct removal of sharks) have >90% fewer grey reef sharks than remote reefs in New Caledonia (Juhel et al., *submitted*). This species exhibits a highly inquisitive behaviour to novelty and disturbances, as well as agonistic displays (i.e. intimidation behaviour) (Nelson et al. 1986, Martin 2007). This curiosity may partly explain grey reef shark sensitivity to human activities and certainly makes this species a good model to investigate human behavioural disturbances.

Here, we investigated how the behaviour of the grey reef shark is altered along a gradient of human proximity, stressing its importance in population management. Assessments were performed in natural conditions and models accounted for the influence of environmental features. We also investigated the ability of MPAs not dedicated to the protection of sharks to preserve natural shark behaviour in order to draw management recommendations. Human presence is considered here as a chronic disturbance. Thus, instead of using methods that would add to acute behavioural pressure through the presence of an observer and hence bias the assessment, we used Stereo Baited Remote Underwater Video Systems (S-BRUVS), a non-invasive measurement method. S-BRUVS allowed us to investigate the feeding behaviour of the grey reef shark, assessing a series of behavioural indices characterizing the approach and interactions with bait. The stereo arrangement allowed us to precisely measure metrics such as body size and distance to bait. To our knowledge, this is the first investigation of the impact of a human proximity gradient on the behaviour of a common reef shark species in a unique setting where shark fishing and provisioning are historically absent. This study also provides the first assessment of the ability of MPAs not specifically dedicated to the protection of sharks to preserve and/or restore the natural behaviour of sharks (i.e. behaviour in complete absence of human activities) by buffering the negative impacts of human interactions. Knowing such processes and how they affect shark's fitness is crucial ensuring the conservation of the species.

5.2 Methods

5.2.1 Study area

New Caledonia is an archipelago (21°30'S, 165°30'E) composed of a 400 km long main island ("Grande Terre") longitudinally crossed by a mountainous chain that separates the east and west coasts, and a series of smaller islands (Figure 1). Human population density is spatially distributed along a marked gradient from Noumea in the south-west, which hosts two-third of the total population (268,767 in 2014), to the sparsely populated northern and eastern parts of the main island. The different management restrictions associated to this heterogeneous population distribution lead to six distinct areas: fished areas near human population centers, no-take MPAs (5 to 150 km²) near human population, no-entry MPA near human population (Merlet reserve, 172 km²), Isolated traditionally managed no-entry MPA (Beautemps-Beaupré Atoll, 125 km²) and remote areas open to fisheries (Table S5.1). The Beautemps-Beaupré Atoll is closed to commercial fishing and navigation requires authorization from local tribes of Ouvéa islands. Sharks are historically not targeted by fisheries in New Caledonia and a formal shark fishing ban in the Exclusive Economic Zone (EEZ) has been in effect since 2013.

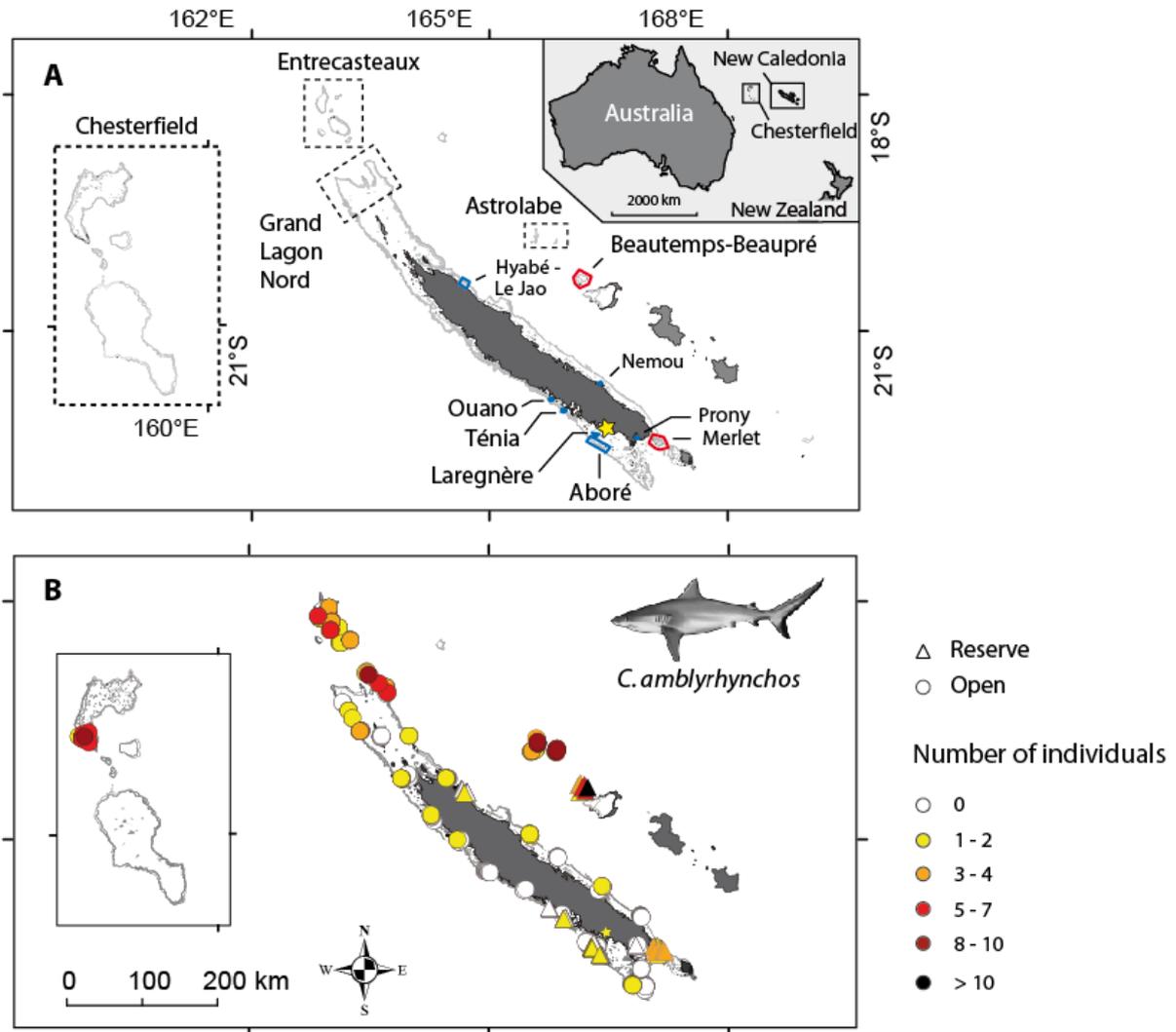


Fig. 5.1 Map of New Caledonia showing the abundance of grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) for (A) Marine Protected Areas and (B) Stereo Baited Remote Underwater Video Systems (S-BRUVS). (A) The no-take MPA boundaries are blue, the no-entry MPA boundaries are red, remote areas are surrounded with dash lines and the capital city, Nouméa, is symbolized by a yellow star. S-BRUVS deployments are symbolized by triangles inside MPAs and by circles in areas open to fisheries. See Table S5.1 for the full list of MPAs and their characteristics.

5.2.2 Video survey

Stereo Baited Remote Underwater Video Systems (S-BRUVS) consisted of two HDR CX-7 or HDR CX-12 camcorders placed in sealed chambers and oriented horizontally towards the bait with an inward convergent angle of 8°. This positioning allowed species identification and accurate measurements of three-dimensional information such as body length and distance to the S-BRUVS. The bait was made up of 1 kg of crushed pilchards (*Sardinops sargax*) placed inside a wire-meshed bag and suspended approximately 1.7 m in front of the cameras (Cappo et al. 2006, Dorman et al. 2012). The S-BRUVS were deployed from the boat between sunrise and sunset at 15-20 m depth when possible (mean ±

SD: 15.9 ± 9.7 m) for one hour recording. For each site, all the S-BRUVS were set at least 400 m apart to avoid overlap of bait plumes and reduce the likelihood of recording individuals moving between the station (Cappo et al. 2006). The probability of counting the same shark more than once was reduced due to the simultaneous deployment of adjacent S-BRUVS and because most sharks remained several tens of minutes around the same station, leaving and entering the field of view regularly. A total of 457 S-BRUVS were deployed on or near coral reefs all around the archipelago of New Caledonia (Fig. 5.1). S-BRUVS deployed upside-down or in less than 3 m visibility were excluded. This selection produced 367 valid videos. Grey reef shark abundance per S-BRUVS was estimated using MaxN, the maximum number of individuals seen on any single image of the video (Cappo et al. 2006). Length measurements were performed when distance to target was inferior to 5 m (Letessier et al. 2015). All measurements were conducted using the EventMeasure software package (www.seagis.com.au). A total of 4 remote reefs close to their wilderness state, 2 no-entry reserves (172 and 125,000 km²), and 8 no-take reserves (5 to 150 km²) were sampled (Table S5.1). As sharks are not historically targeted by fisheries in New Caledonia, MPAs do not modify the removal rate of individual compared to area open to fisheries. However, by restricting activities (no-take) or prohibit human presence (no-entry), MPAs can mitigate or avoid interactions with human activities.

5.2.3 Behavioural response to bait and novelty

An individual decision-making theoretical framework was used as a baseline for understanding the outcomes of human proximity as recommended by Bejder et al. (2009). Two behaviours were involved: the feeding behaviour and the reaction to novelty. These two behaviours are closely related and could not be measured separately. They are both involved in the attempt at food intake overcoming the risk-taking fear. To investigate these two behaviours, five indices were measured with a focus on the motivation and the wariness of the first shark arriving toward the bait : 1) time between S-BRUVS landing and first shark arrival, 2) bite occurrence, 3) time between first arrival and first bite, 4) minimal distance to bait and 5) approach type of the first shark entering the field of view (Table S5.2). These measures began when S-BRUVS landed on the seafloor and were stopped when the bait bag was bitten, indicating that an individual overcame its fear of novelty to eat. The other interactions or bites could be assimilated to mimic behaviour and were not taken into account. S-BRUVS deployments were not repeated in order to avoid an adapting behavioural response. Individuals had never encountered S-BRUVS devices before as no deployments were previously performed in New Caledonia.

Minimal distance was calculated using the distance between the tip of the snout and the centre of the camera system. Then, the law of cosines was applied to obtain the precise minimal distance from the bait bag. The approach patterns were measured from the entrance of the first individual in the field of view until it was about 1 m from the bait. Then, the approach was classified into 5 types coded from -1 to 3 according to the motivation for food intake and the wariness in regards to the S-BRUVS. An approach coded -1 corresponded to individuals that came toward the bait then turned around and never came back. This reflected a repulsive reaction where fear of novelty was higher than motivation to obtain food. An approach coded 0 represented a neutral reaction with individuals swimming into the field of view of the cameras, but not towards the bait, and with no direction change. No interaction was noticed in both these cases. An approach coded 1 represented a zigzag approach with more than 3 turns wider than 90°. Individuals performing such approaches often turned around the station with many direction changes. An approach coded 2, more direct, contained 1 to 3 turns wider than 90°. A direct straight-line approach towards the bait was coded 3 and represented the highest level of motivation for food intake with no apparent wariness. Only the approach of the first *C. amblyrhynchos* arriving in the video field of view was analyzed to avoid bias due to the presence of other sharks. The occurrence of bites on a station was used as binary variable in the analyses. The time between S-BRUVS landing and the arrival of the first *C. amblyrhynchos* into the field of view of the cameras, as well as the time between first shark arrival and the first bite were analyzed. The time between first shark arrival and the first bite were modelled only when the first shark arriving was also the same individual biting the bait.

5.2.4 Statistical analyses

Boosted Regression Trees (BRT) were implemented to account for the effects of coral reef type, sea surface temperature (SST), human proximity (PHI) and the management of the area on the abundance and behaviour of grey reef sharks (Table S5.2). BRT is a regression and classification technique based on adaptive learning. It is considered as a robust technique that can handle small data sets, outliers, non-linearity and interactions between variables (Elith et al. 2008). This method was particularly suitable for our study as relations between explanatory and response variables were non-linear and relatively small datasets were used to fit models on each behavioural variable (from 67 to 367 replicas, Table S5.2). A cross validation of the models was included in the base function script. For each BRT, several models were generated to select the settings that produced the best model (Table S5.3, Elith et al. 2008). The marginal effects of human proximity and management were extracted from the BRT models to further explore the role of these two key factors.

Sea Surface Temperature (SST) was described as annual averages over 10 years from 1998 to 2008 (www.podaac.jpl.nasa.gov). The type of coral reef was defined as fringing reef, lagoon reef, inner barrier reef and outer reef. The management of the area was characterized as open (not protected), no-take MPAs and no-entry MPAs. The human proximity was determined using the Proximal Human Influence (PHI, equation 1) index (Juhel et al., *in prep.*).

The Proximal Human Influence index (PHI, Equation 1) was the fourth variable accounting for the effect of the proximity of local population on shark populations. This proximity is spatially distributed according to the accessibility of sites and spread over the reef surface (Bellwood et al 2011, Cinner et al. 2012). PHI took into account human population density and reef accessibility

$$\text{Proximal Human Influence index (PHI)} = \frac{\exp(-\alpha \sum_i (\text{dist}_i v_i)) \text{population}}{\text{reef area}} \quad (1)$$

population : sum of human population in a 25 km buffer centered at the nearest landing point from the reef, given in inhabitants.

α : constant of influence decrease, set at 2.5.

dist_i : distance of each segment included in the travel from station to the nearest landing point, in km.

v_i : speed of each segment included in the travel from station to the nearest landing point, in km/h. We used different average speeds taking account of the environment: in the open ocean (10 knots, 18.5 km/h) and in the lagoon (15 knots, 27.8 km/h).

reef area: reef surface in a 20 km radius around the survey station, in km².

PHI was $\log_{10}(x+1)$ transformed in the analyses.

The relationships between the abundance and the behaviour of sharks and the marginal effect of the PHI index were modelled using negative exponential regression models (derived from the incidence function model, Moilanen & Nieminen 2002) and broken line models of the following forms:

$$Abundance\ or\ behaviour = (a - c \times (management)) \times e^{(-b \times (management) \times x)} + c \quad (2)$$

$$Abundance\ or\ behaviour = (c \times (managment) - a) \times (1 - e^{(-b \times (management) \times x)}) + a \quad (3)$$

$$Behaviour = (a - c \times (management)) \times (x \leq x_0) + c \times (x > x_0) \quad (4)$$

a : abundance or behaviour in the absence of human influence

b : decrease rate or slope of the relationship

c : abundance or behaviour at infinite human influence level

*x*₀: breaking point

management : factor with two modalities (open/MPA)

Models were fitted using maximum likelihood of the Generalized Nonlinear Least Square (GNLS) function of nonlinear mixed-effects models (NLME, Pinheiros et al. 2013). We considered that the management of the area would have no effect on remote sites under no human influence and consequently tested the effect of protection on model parameters *b* and *c* only. The slope *b* represents the changing rate of abundance and behaviour with increasing human influence and the asymptote *c* represents the abundance and behaviour of sharks at maximum human influence.

Permutational analyses of variance (PERMANOVA) were used to compare the marginal effect of five categories of management (no-take MPAs, no-entry MPA, traditional and areas open but far from any human population). PERMANOVAs were also performed to test the effect of body size and sex on 1) the approach type, 2) the time between the landing of the S-BRUVS and the arrival of the first shark and 3) the time between the arrival of the first shark and the first bite. These analyses were performed in order to investigate the extent to which grey reef shark behaviour is conditioned by individual features.

All analyses were performed using R statistical software including the libraries NLME, segmented, RVAideMemoire, gbm, dismo, vegan for GNLS, PERMANOVAs and BRTs respectively (R Core Team 2012, Pinheiros et al. 2013, Muggeo 2015, Hervé 2014, Ridgeway 2007, Hijmans et al. 2013, Oksanen 2013).

5.3 Results

A total of 379 grey reef sharks were recorded in the 367 S-BRUVS. They occurred at 140 stations with an abundance ranging from 0 to 13 individuals per station (mean \pm SD = 1.03 ± 1.89). Observations with the highest abundances (8-13 individuals) occurred on remote reefs relatively far away from any human populations (Fig. 5.1). The proportion of the different approach types was significant (χ^2 test, $p < 0.001$). The most common behaviour were straight line direct approaches (coded 3, 58 individuals). Direct approaches with less than 3 turns (coded 2, 29 individuals), zigzag approaches (coded 1, 27 individuals) and neutral behaviour without interest to the bait (coded 0, 22 individuals) were less common. Only 1 individual showed repulsive behaviour (coded -1) when it got close to the S-BRUVS in an area under human influence (PHI) of 5 humans per km² of reef. Three approach types could not be measured as several individuals arrived at the same time preventing the identification of the first individual or the first individual was in a blind spot preventing the behaviour measurement. Bites occurred in 103 out of 140 videos in which sharks were present. In 42% of the cases, biting occurred without any prior contact with the BRUVS. In the other cases, individuals performed 3.4 ± 3.7 (mean \pm SD) contacts before biting, depicting an investigative behaviour (proportion not significantly different, Fisher exact test, $p = 0.23$). When no bite or other interaction occurred in a video, individuals remained at a distance of 8 cm to 17 m from the cameras (mean \pm SD = 5.4 ± 5.2 m).

5.3.1 Relative contribution of management measures and human proximity on grey reef sharks

Using only four explanatory variables, the Boosted Regression Tree (BRT) models explained between 18% and 72% of the variance in the abundance of grey reef sharks and behavioural indices across observations (Fig. 5.2, Table S5.4). The relative contribution of these explanatory variables revealed consistent patterns among dependent variables with human proximity, estimated through the PHI index as the main driver (between 50.2 and 79.4%) of abundance and behaviour indices of grey reef sharks. Human proximity outweighed the effect of protection, which only accounted for 1.4 to 8.4% of the total contribution. Sea Surface Temperature (SST) was a secondary driver contributing for 16 to 36% of the models. As management, the reef type had a minor contribution to the models ranging from 1.4 to 8.4%.

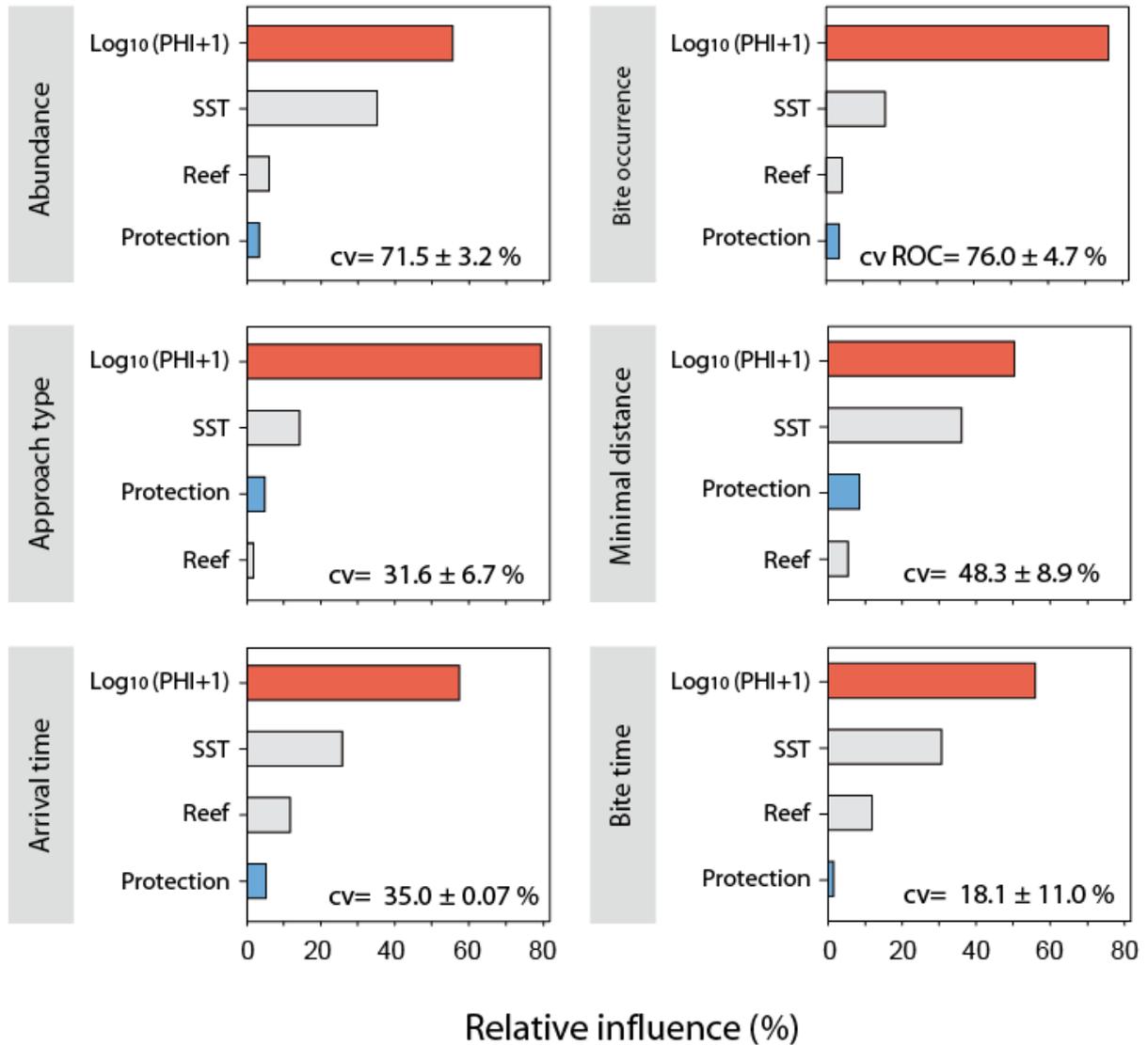


Fig. 5.2 Summary of the relative contribution (%) of the four predictors used in Boosted Regression Trees (BRT) explaining abundance and behavioural indices of grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) using Stereo Baited Remote Underwater Video Systems (S-BRUVS). The statistics of the models are provided in Tables S5.3 & S5.4.

5.3.2 Decrease in abundance and behavioural alteration with human proximity

The dominant effect of human proximity with the PHI index revealed a dramatic response of grey reef sharks abundance and behaviour with human proximity (Fig. 5.3, Table S5.5 & S5.6). As human proximity increased, sharks became much less abundant, and far more cautious and shy as shown by a drop in bite occurrences, a farther distance from the S-BRUVS, a more precautionary approach to bait, a delayed arrival of the first shark, and a longer duration between the first arrival and the first bite. A weak human proximity was sufficient to trigger strong impacts on grey reef shark behaviour and abundance, stressing the important sensitivity to anthropogenic disturbance of this species. At an human proximity of only 10 inhab./km² of reef, shark abundance dropped by 93%, and the few

remaining sharks displayed disrupted behaviours with a drop of 61% in bite occurrence, a minimal distance to bait multiplied by 10 (from 0.5 m at PHI=0 to 5.1 m at PHI=10), an approach passing from an average of 1.9 (direct approach) to an average of 1.1 (zigzag approach), and a two-fold increase for both the time of first shark arrival (11 minutes at PHI=0 vs 23 minutes at PHI=10) and the duration between first arrival and first bite (4 minutes vs 10 minutes). In general, the management of the area had little to no effect on shark abundance and behaviour. The drop in abundance and in bite occurrence, and the increase in minimal distance to bait were significantly slower in MPAs areas (NLME log-likelihood ratio tests, $P < 0.0002$). There was no effect of the management on the approach to bait and the time of first shark arrival areas (NLME log-likelihood ratio tests, $P > 0.45$). At high human proximity, only minimal distance to bait was slightly different (NLME log-likelihood ratio test, $P < 0.005$), with an asymptotic value of 6.6 m in MPAs versus 5.6 m in open areas (compared with 0.5 m at PHI=0). The duration between the first shark arrival and the first bite increased slower in areas open to fishing (NLME log-likelihood ratio test, $P < 0.001$).

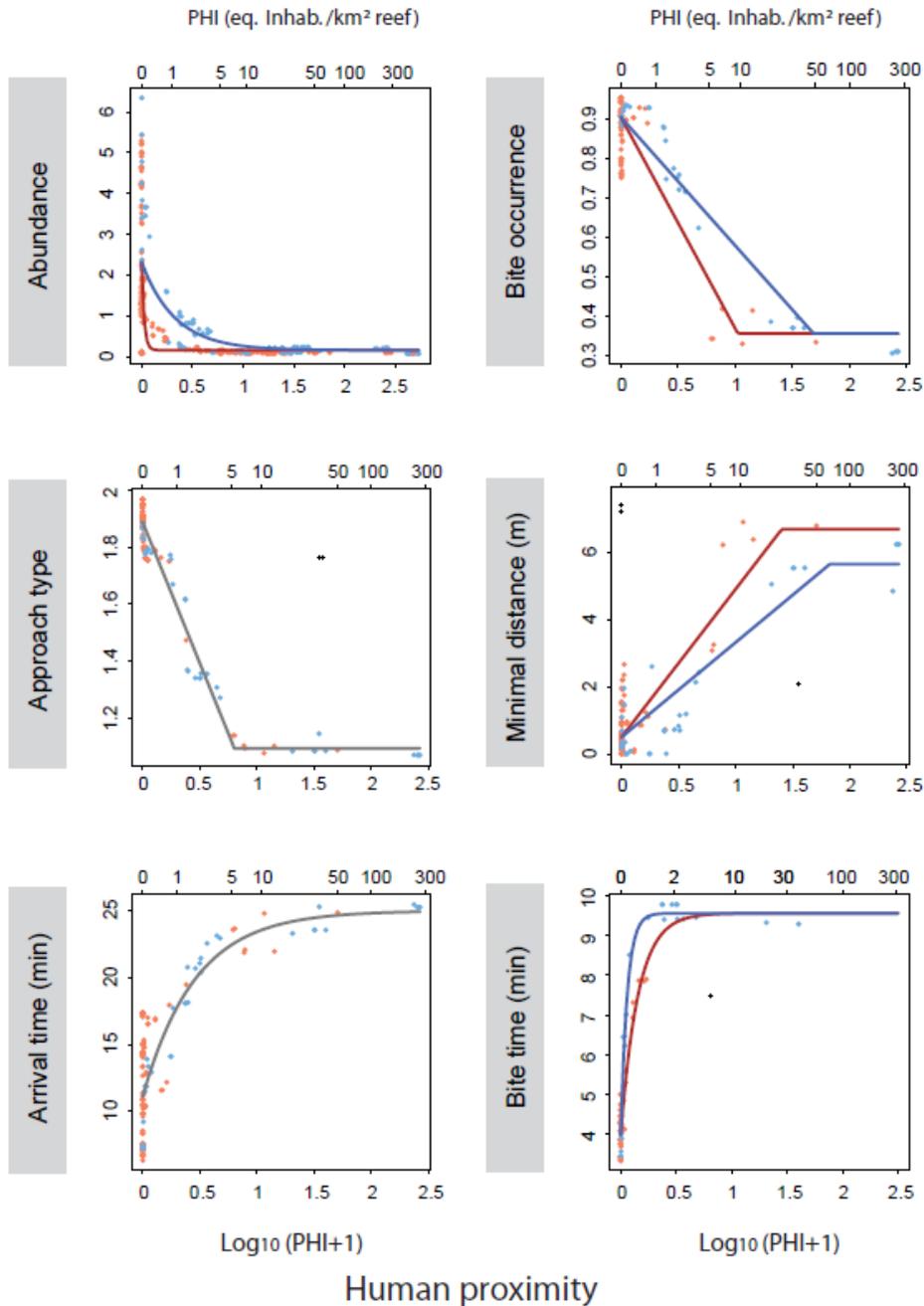


Fig. 5.3 Abundance and behavioural indices of grey reef sharks as a function of human proximity using a Proximal Human Index (PHI) after controlling for other factors using BRT models. The statistics of the models are provided in Tables S5.5 & S5.6. Outliers are shown in black.

5.3.3 The effect of management measures

The abundance and the five behavioural indices were then compared among four categories of management areas after controlling for PHI, SST and reef type. These areas present different management status and proximity to human populations, creating an extensive gradient of human interaction. Shark abundance was 12.5 times higher in remote areas (mean \pm SD= 2.5 \pm 1.5), than in areas close to human populations (>100 human per km² of reef, mean \pm SD= 0.2 \pm 0.1), whether open

or no-take MPAs (Fig. 5.4, Table S5.7). Compared to remote reefs, bites were 4 times rarer (20% occurrence vs 83% in remote reefs), the approach was less direct (1.3 ± 0.1 vs 2 ± 0 in remote reefs), animals remained at a 10 times greater distance from S-BRUVS devices (5.2 ± 1.3 vs 0.5 ± 0.4 m in remote reefs) in areas close to human population than in remote reefs. The first shark arrival was two times later in areas close to humans than in remote reefs (23.8 ± 2.2 vs 11.4 ± 3.9 min in remote reefs), and the duration between first arrival and first bite was 2.3 times longer (9.3 ± 0 vs 4 ± 0.5 min in remote reefs).

The no-entry MPA relatively close to human populations (Merlet reserve, 172 km²) showed a significant ($p > 0.05$) increase in grey reef shark abundance compared to other areas under human influence (1.4 ± 1 vs 0.2 ± 0.1), but remained at levels significantly lower than in remote reefs. This reserve partially protected shark behaviour with minimal distances and time between arrival and bite measured within its borders not significantly different from the remote reef baseline. However, the approach type remained significantly more cautious ($p = 0.01$), the arrival time and the duration between arrival and bite remained longer ($p = 0.01$) than those measured in the remote reefs. The latter was particularly marked with 3.9 ± 0.4 (mean \pm SD) minutes only between first shark arrival and bite in remote reefs, a figure that increased to 8.7 ± 1.5 (mean \pm SD) minutes, more than twice more in the large, strictly enforced no-entry reserve near human populations. However, when isolated from humans, traditionally managed no-entry MPA (Beautemps-Beaupré Atoll) did not differ from remote open reefs for abundance and behaviour, showing that the absence of humans in an area is the key feature ensuring the full preservation of grey reef sharks.

Shark Total Length (TL) was measured for 403 animals and ranged from 0.60 to 1.74 m (mean \pm SD = 1.09 ± 0.22 m). The sex was determined for 138 individuals and the sex ratio was biased toward females (1:1.8). None of these individual features significantly affected the behavioural indices assessed in this study (Table S5.8).

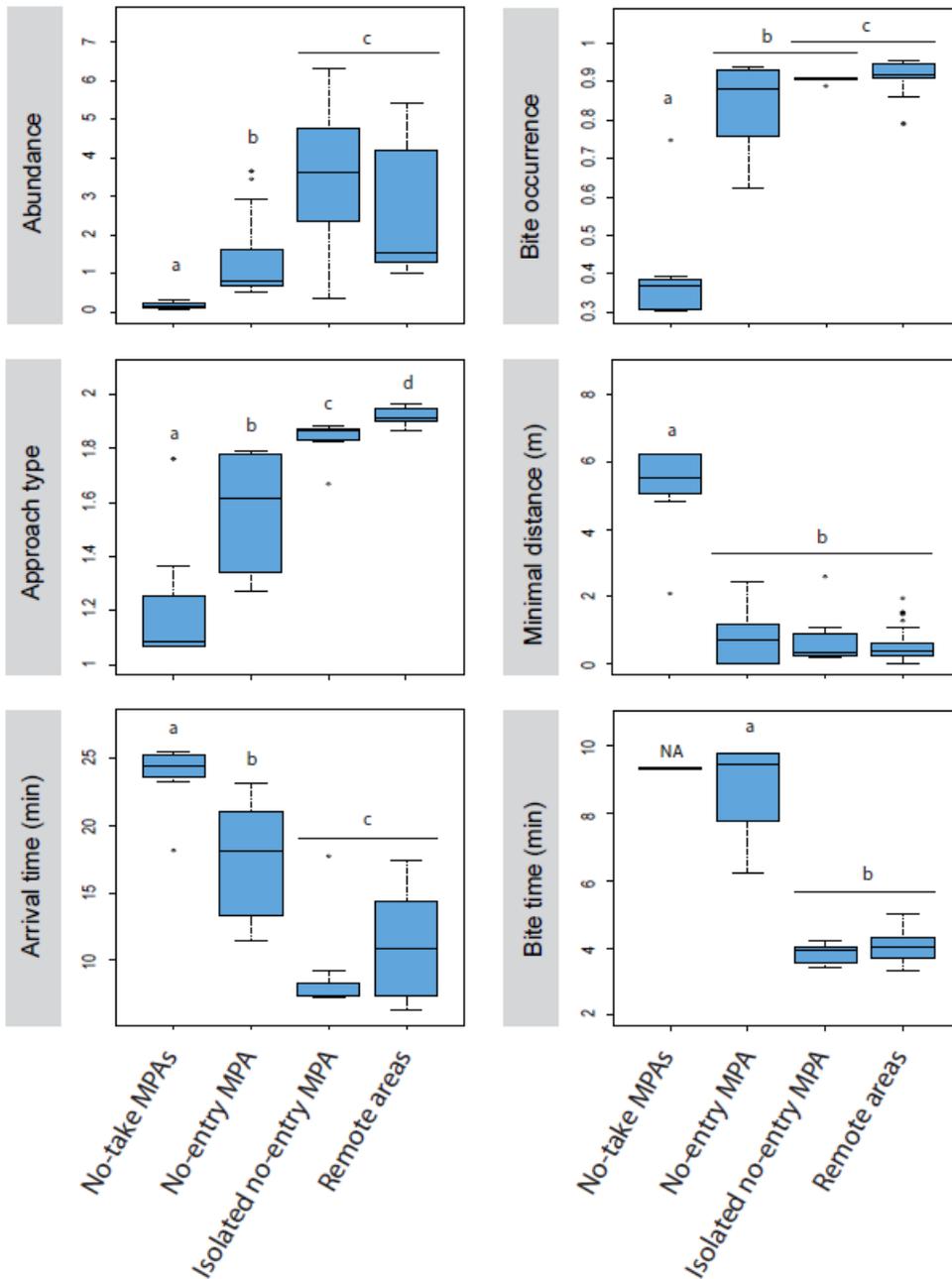


Fig. 5.4 Abundance and behavioural indices of grey reef sharks as a function of five categories of areas after controlling for other factors using BRT models. These categories represent a gradient of management from no-take to no-entry MPAs. Remote areas were added as a benchmarks to evaluate management efficiency. The different letters distinguish modalities significantly different ($p > 0.05$, permutational pairwise test, Table S5.7). Behavioural indices could not be assessed in near open areas as no sharks were recorded under video selection criteria. Modalities with less than four measurements were not statistically tested (marked NA in the figure).

5.4 Discussion

As most apex predators in terrestrial and marine ecosystems, sharks are currently declining worldwide, altering trophic regulations and triggering ecosystem trophic downgrading (Ruppert et al. 2013, Heupel et al. 2014). Many studies have demonstrated the key role of overfishing in the ecological extinction of sharks (Dulvy et al. 2014, Madin et al. 2015). However, a recent study in New-Caledonia revealed a 90% dramatic spatial decline in reef shark populations in a country where these fishes are not exploited (Juhel et al. *in press*). This observation suggests that factors other than fishing are at play.

Our results demonstrate that the most important factor affecting grey reef sharks is human proximity. Beyond a dramatic decline in abundance, the behavioural indices investigated here revealed that human proximity strongly alters shark feeding behaviour and reactions to the novelty of S-BRUVS. Such behavioural alteration towards higher wariness may induce an energy cost that has been linked to a fitness decrease for several species threatening their population resilience (Preisser et al. 2005). In our case, unknown factors have triggered a dramatic spatial drop in grey reef shark abundance in a country where shark fishing is historically absent. Several hypotheses can be considered to explain this phenomenon such as the accumulation of diffuse pressures or disturbances over time, the degradation of critical areas such as nursery grounds or the decrease of preys abundance. Here, we hypothesize that behavioural alteration may be involved in shark decline in New Caledonia. In the context of shark exploitation, behavioural impacts may very well contribute to stock collapses. Surprisingly, no study has yet considered this impact for reef sharks management to date. Such human-driven abundance declines and behavioural alteration result from deleterious interactions between sharks and humans. There are many ways sharks react to human presence depending on the species and the type of interactions. Practices such as fish discarding, feeding or the use of attractants may lead to an opposite result and create artificial aggregates with disrupted feeding behaviour (Brena et al. 2015, Guttridge et al. 2009).

The elusive behaviour in response to human interactions is similar to those noted for prey reaction to predator (Madin et al. 2010, Preisser et al. 2005). For most prey, an elusive and flee response would be preferred when a novel stimulus presents itself. In contrast, an apex predator would likely have an inquisitive or neutral behaviour. Sharks that have experienced deleterious interactions with humans would be more likely to consider themselves as prey and see humans as predators or at least as a threat. Improving knowledge of shark responses to bait and fishing gear will help reduce deleterious interactions caused through anthropogenic activities.

Several hypotheses can be evoked regarding the way human-driven impacts operate: 1) human activities affect shark abundance by removing individuals and modify their behaviour, but behavioural alteration doesn't affect their fitness (i.e. no link between declines in abundance and behaviour alterations) ; 2) human affect both abundance and behaviour, leading to a synergic dramatic population collapse ; 3) human activities affect the behaviour only (i.e. no actual shark removal) leading to a decreased fitness, and then a decrease in abundance. In New Caledonia where shark fishing is absent, our results suggest that behavioural alteration may indeed be involved in the declines of abundance. Additionally, our study raises questions about the kind of contacts sharks are experiencing that are leading to behavioural alterations. Indirect effects of fishing predators alter prey behaviour (Madin et al. 2010). In turn, human mediated changes in food availability might promote important trade-offs in activity budget with sharks spending more time foraging. Combined, these impacts could greatly affect the fitness of individuals and jeopardize the resilience potential of populations.

The measures performed inside different MPAs in New Caledonia showed that the well enforced no-entry MPA (Merlet reserve, 172 km²) close to human population can protect/restore a part of the natural behaviour of grey reef sharks while the isolated traditionally managed MPA (Beautemps-Beaupré, 125 km²) well preserve it. Thus, the protective potential of MPAs for sharks depend on its ability to exclude human presence and avoid interactions with human activities. Keeping human activities away can be achieved by setting remote reefs under protection and by enforcing strict no-entry rules. To be effective for reef sharks, MPAs must also be large enough to limit entry/exit of sharks in and out of the area and to minimize the edge effects. Thus, very large MPAs have the potential to provide very good protection for reef sharks. However, these kinds of protection measures must incorporate essential habitats for all life stages of the species such as reproduction and nursery grounds (Heupel et al. 2007). Moreover, when setting up such MPAs, remoteness involves a trade-off in that it limits anthropogenic disturbance but makes monitoring efforts more difficult.

Body size directly influences energy needs and foraging behaviour through the amount of energy required per unit of body mass (Munday & Jones 1998). It conditions prey-predator relationships by scaling mouth gape (Costa 2009). Several shifts in behavioural foraging have been documented for sharks (Knip et al. 2011, Lowe et al. 1996). Moreover, as individuals grow, they gain experience and have increased probabilities of encountering humans. Here, individual traits such as body size and sex did not significantly affect the behaviour indices assessed in this study although a wide range of

body size was measured. This excludes the potential conclusion related to individual condition on behaviour variation and strengthens the conclusion of a human driven behavioural alteration. It also suggests that learning may occur at the early stages of life and may not require a long time exposure to anthropogenic disturbance. In other words, sharks are probably exposed to human impacts soon after birth, at an age where they are more vulnerable, raising questions on the identification and protection of shark nurseries (Heupel et al. 2007).

The alteration of behaviour toward wariness in areas with human presence compared to inquisitive behaviour in wild areas may bias shark detectability on S-BRUVS. This leads to a potential underestimation of shark abundance as human proximity increases. Underwater videos are often used as an alternative to diver-based censuses as some species are rarely observed in the presence of humans (Juhel et al. *submitted*, Willis et al. 2000). Even if removing human presence during censuses increases the number of large predators counted, S-BRUVS are not exempt to human-related behavioural biases. The punctual deployments, the 1-hour recording restriction and the lack of knowledge of what happened before the S-BRUVS were set up impaired the knowledge of the real motivation of individuals (e.g. if they had just been fed before entering the field of view). The absence of 360° vision limited the assessment of interactions and minimal distance from the bait. However, these limitations were mitigated by a large replication on a large spatial coverage.

Human activities have dramatically impacted a large range of ecosystems including the marine environment. These activities include exploitations, destruction and loss of habitats, pollution, increased runoff and eutrophication (Skomal & Bernal 2010). Imposing themselves as apex predators, humans have led to dramatic declines in competitor species and by downgrading trophic level of ecosystems (Estes et al. 2011, Essington et al. 2006). Beyond direct exploitation, some of these impacts might have been nuanced within populations of species with behavioural plasticity (Sih et al. 2004). In fact, deleterious interactions provided by human activities would have affected bold individuals more than shy individuals that are more likely to remain distant.

This constant pressure in human influenced areas can result in enhancing declines of threaten species, decreasing their fitness and biasing censuses that can lead to possible misinterpretations of management outcomes. Considering behaviour in censuses is difficult, but must not be ignored, especially for species with greater learning abilities. This study provides the first example that shark behaviour alteration by human activities may be involved in declines in abundance and may be restored, at least partially, by the total removal of human presence in sufficiently large and no-entry MPAs.

5.5 Supplementary material

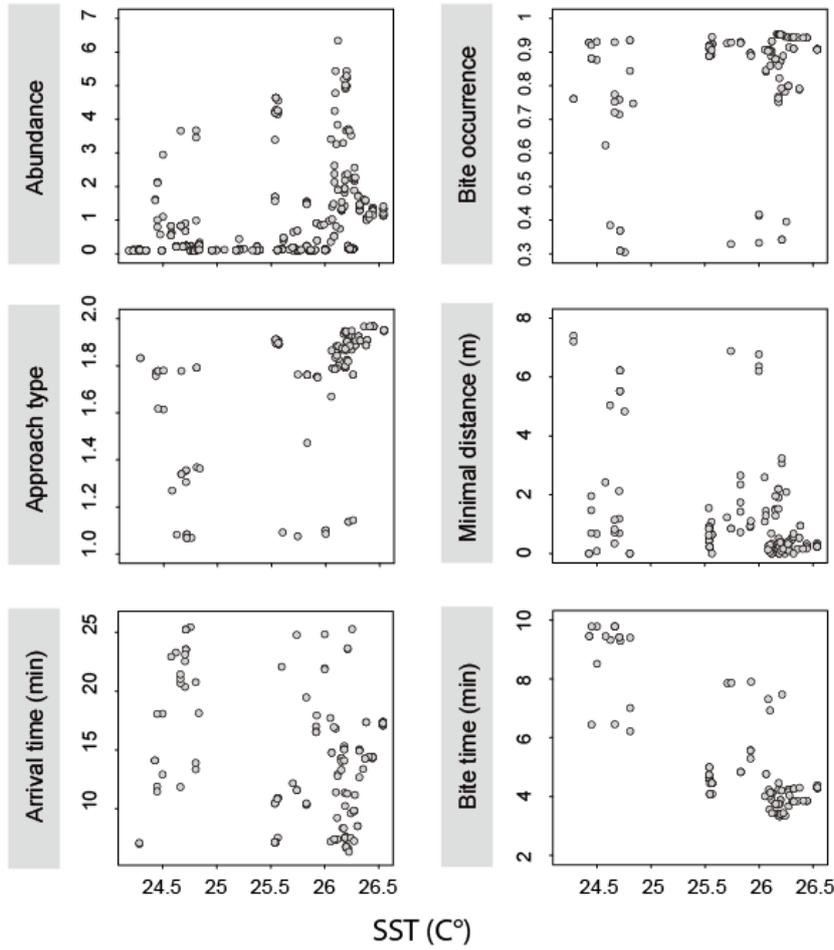


Fig. S5.1 Abundance and behavioural indices of grey reef sharks as a function of Sea Surface Temperature (SST) after controlling for other factors using BRT models.

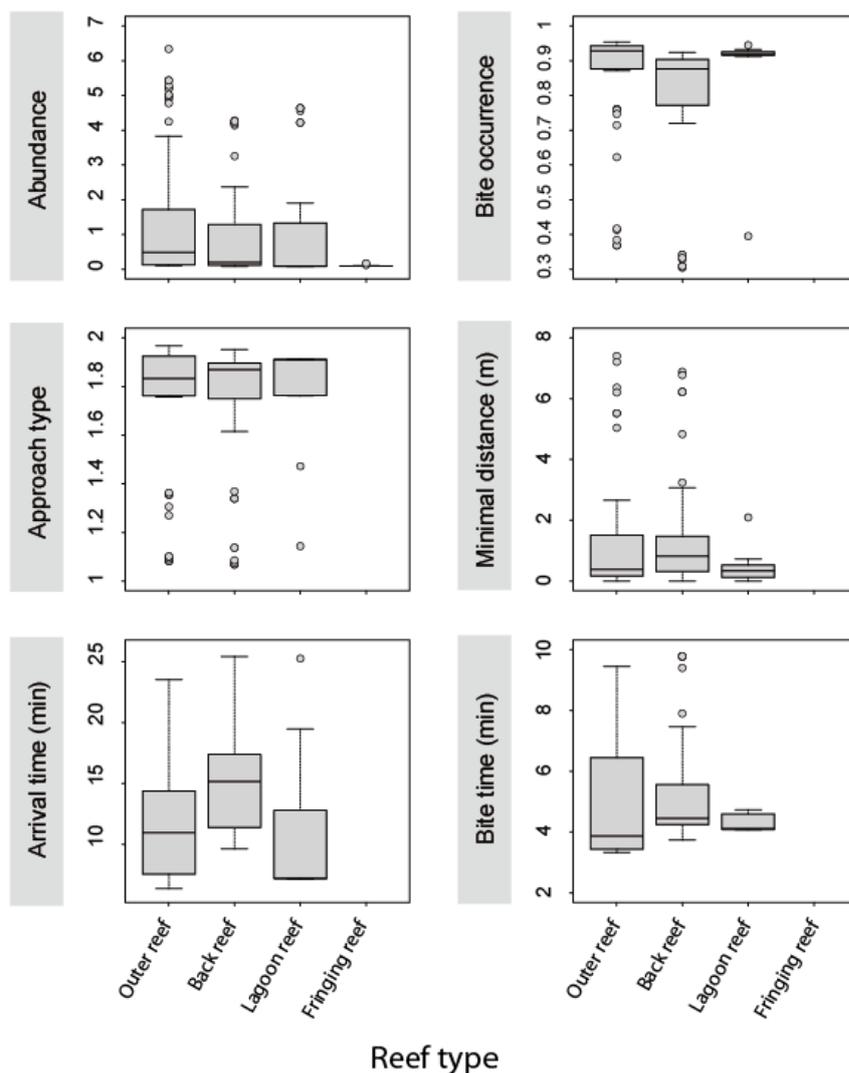


Fig. S5.1 Abundance and behavioural indices of grey reef sharks as a function of reef type after controlling for other factors using BRT models.

Table S5.1 Summary of Marine Protected Areas (MPAs) features in New Caledonia sampled with Stereo Baited Remote Underwater Video Systems (S-BRUVS)

Marine protected areas	Location	status	Surface (km ²)	Creation year
Ténia islet	La Foa	No-take	10	1998
Ouano	La Foa	No-take	29.8	2004
Aboré reef	Nouméa	No-take	150	1981-96
Larégnère islet	Nouméa	No-take	6.7	1989
Nemou islet	Port-Bouquet	No-take	5	2010
Hyabé-Le Jao	Pouébo	No-take	13.3	2010
Prony (2 sites)	Prony Bay	No-take	1.5	1993
(Yves) Merlet	Yaté	No-entry	172	1970
Beautemps Beupré	near Ouvéa	Traditionally managed no-entry	125	Unknown

Table S5.2 Summary of the explanatory and response variables used in the Boosted Regression Trees (BRT).

Variable	Type	Replicates	Range	Mean ± SD
Explanatory				
Reef type	Categorical	367	0 - 4	-
Sea Surface Temperature (°C)	Continuous	367	24.18-26.54	25.54 ± 0.70
Log ₁₀ (PHI +1)	Continuous	367	0 - 2.73	0.67 ± 0.75
PHI	Continuous	367	0 - 541.30	28.97 ± 88.31
Protection level	Categorical	367	0 - 3	-
Response				
Abundance	Continuous	367	0 - 13	1.03 ± 1.89
Minimal distance from bait (m)	Continuous	137	0 - 17.34	1.22 ± 3.33
Approach type	Categorical	133	-1/0/1/2/3	2 ± 1.07
Occurrence of interaction	Binary	140	yes / no	0.76 ± 0.43
Arrival time (min)	Continuous	140	0-60	13.53 ± 16.68
Time between arrival and bite (min)	Continuous	67	0.01-36.87	3.18 ± 7.22

Table S5.3 Settings used in Boosted Regression Trees. The tree complexity represents the number of nodes in the regression trees, the learning rate represents the contribution of each tree generated and the bag fraction is the seed for stochastic process.

Response variables	Distribution	Tree complexity	Learning rate	Bag fraction
Abundance	Poisson	3	0.002	0.5
Bite occurrence (yes/no)	Bernoulli	3	0.001	0.5
Approach type	Gaussian	1	0.001	0.5
Minimal distance from bait (m)	Gaussian	3	0.003	0.5
Arrival time (min)	Gaussian	1	0.001	0.5
Time between arrival and bite (min)	Gaussian	3	0.001	0.5

Table S5.4 Summary of the Boosted Regression Trees (BRT) results.

Response variable	Number of trees	Mean total dev.	Mean res. dev.	Estimated cv dev.	cv correl. (± SE)	Cv ROC score (± SE)
Abundance	4250	2.56	0.80	1.14 ± 0.09	0.72 ± 0.03	-
Bite occurrence (yes/no)	1050	0.95	0.64	0.82 ± 0.05	0.46 ± 0.08	0.76 ± 0.05
Approach type	2050	1.15	0.94	1.08 ± 0.14	0.31 ± 0.07	-
Minimal distance from bait (m)	4250	11.02	5.77	9.44 ± 2.25	0.48 ± 0.09	-
Arrival time (min)	1450	306.00	237.77	276.14 ± 48.01	0.35 ± 0.07	-
Bite time (min)	1050	83.96	72.51	84.32 ± 25.03	0.18 ± 0.11	-

Table S5.5 Related to Figure 5.3 ; Summary of the exponential and broken line regressions between shark abundance or behavioural indices and the net effect of human proximity. Models with varying effect of reserve on the slope b and the asymptote c were built (see equation 2, 3 & 4 in methods), ordered by decreasing Akaike Information Criterion (AIC) and compared by likelihood ratio tests. The most parsimonious models (significantly lowest Log-Likelihood with smallest number of parameters) are in bold. Bayesian Information Criterion (BIC) is given for information with lowest BIC generally corresponding to most parsimonious model.

Response variable	Model	#model	df	AIC	BIC	LogLik.	Loglik. test	Loglik. ratio	p-value
Abundance	no MPA effect	1	4	1064.27	1079.90	-528.14	1 vs 3	2.59	0.11
	MPA effect on b and c	2	6	1049.44	1072.88	-518.72	1 vs 2	18.83	<0.001 ***
	MPA effect on c	3	5	1063.68	1083.21	-526.84	2 vs 4	0.13	0.71
	MPA effect on b	4	5	1047.58	1067.10	-518.79			
Bite occurrence	no MPA effect (1 st line)	1	3	-285.02	-276.74	145.51			
	MPA effect on b (1st line)	2	4	-305.11	-294.06	156.56	1 vs 2	22.09	<0.001 ***
	No MPA effect (2nd line)	3	2	-43.05	-41.92	23.52			
	MPA effect on c (2 nd line)	4	3	-42.34	-40.64	24.17	3 vs 4	1.29	0.26
Minimal distance	no MPA effect (1 st line)	1	3	312.57	321.17	-153.28			
	MPA effect on b (1st line)	2	4	294.10	305.57	-143.05	1 vs 2	20.47	<0.001 ***
	No MPA effect (2nd line)	3	2	25.55	26.35	-10.78			
	MPA effect on c (2 nd line)	4	3	19.62	20.81	-6.81	3 vs 4	27.94	0.005 **
Approach type	no MPA effect	1	5	-378.87	-367.37	193.44			
	MPA effect on b and c	2	6	-375.72	-358.47	193.86	2 vs 4	0.57	0.45
	MPA effect on c	3	5	-377.44	-363.06	193.72	3 vs 1	0.56	0.45
	MPA effect on b	4	5	-377.15	-362.78	193.58			
Arrival time	no MPA effect	1	4	721.59	733.36	-356.79			
	MPA effect on b and c	2	6	725.55	743.21	-356.78	2 vs 4	0.03	0.86
	MPA effect on c	3	5	723.57	738.28	-356.78	3 vs 1	0.02	0.88
	MPA effect on b	4	5	723.58	738.29	-356.79			
Bite time	no MPA effect	1	4	163.90	174.40	-77.95			
	MPA effect on b and c	2	6	119.91	135.66	-53.96	1 vs 3	36.47	<0.001 ***
	MPA effect on c	3	5	129.43	142.55	-59.71	3 vs 2	11.51	<0.001 ***
	MPA effect on b	4	5	118.28	131.41	-54.14	2 vs 4	0.37	0.54

Table S5.6 Related to Figure 5.3 ; Coefficients of the most parsimonious exponential and broken line models between shark abundance or behavioural indices and the net effect of human proximity. Tests against 0 are given for the intercept *a*, the slope *b* (or decrease rate in exponential regression) and the asymptote *c* (see equation 2, 3 & 4). *a* corresponds to shark species richness or abundance in absence of human proximity (state at PHI=0), *b* corresponds to the decreasing rate of sharks with human proximity, and *c* corresponds to the residual shark population at an infinite human proximity in New Caledonia.

Response variable	Best model coefficients	Value	Std. Error	t-value	p-value
Abundance	<i>a</i>	2.32	0.09	24.67	<0.001 ***
	<i>b</i> Open	41.48	13.24	3.13	<0.001 ***
	<i>b</i> MPA	3.02	0.81	3.75	<0.001 ***
	<i>c</i>	0.16	0.08	2.19	<0.001 ***
Bite occurrence	<i>a</i>	0.91	0.01	127.98	<0.001 ***
	<i>b</i> Open	-0.54	0.03	-17.40	<0.001 ***
	<i>b</i> MPA	-0.33	0.03	-9.85	<0.001 ***
	<i>c</i>	0.35	0.01	25.36	<0.001 ***
Minimal distance	<i>a</i>	0.50	0.07	7.04	<0.001 ***
	<i>b</i> Open	4.40	0.27	16.07	<0.001 ***
	<i>b</i> MPA	2.82	0.23	12.39	<0.001 ***
	<i>c</i> Open	6.68	0.29	23.27	<0.001 ***
	<i>c</i> MPA	5.64	0.17	32.10	<0.001 ***
Approach type	<i>a</i>	1.89	0.01	331.40	<0.001 ***
	<i>b</i>	0.99	0.03	29.17	<0.001 ***
	<i>c</i>	1.09	0.01	78.15	<0.001 ***
Arrival time	<i>a</i>	11.11	0.32	35.13	<0.001 ***
	<i>b</i>	2.18	0.48	4.57	<0.001 ***
	<i>c</i>	24.98	1.11	22.49	<0.001 ***
Bite time	<i>a</i>	3.97	0.05	78.64	<0.001 ***
	<i>b</i> Open	6.40	0.58	11.10	<0.001 ***
	<i>b</i> MPA	17.21	1.86	9.24	<0.001 ***
	<i>c</i>	9.56	0.12	80.93	<0.001 ***

Table S5.7 Related to Figure 5.4 ; Summary of the p-values of the pairwise permutational analyses of variance (PERMANOVA) between categories of areas depending on their level of protection and their proximity to humans (See Figure 4). A Bonferroni correction was used to adjust p-values across the multiple tests. Significant p-value at <0.05 are identified by asterisks.

		Isolated MPA	no-entry MPA	No-entry MPA	No-take MPAs
Abundance	No-entry MPAs	0.03*	-	-	-
	No-take MPA	0.02*	-	0.02*	-
	Remote areas	0.80	-	0.02*	0.02*
Bite occurrence	No-entry MPAs	1	-	-	-
	No-take MPA	0.01**	-	0.01**	-
	Remote areas	1	-	0.01**	0.01**
Minimal distance	No-entry MPAs	1	-	-	-
	No-take MPA	0.01**	-	0.01**	-
	Remote areas	1	1	1	0.01**
Approach type	No-entry MPAs	0.04*	-	-	-
	No-take MPA	0.01**	-	0.04*	-
	Remote areas	0.01**	-	0.01**	0.01**
Arrival time	No-entry MPAs	0.01**	-	-	-
	No-take MPA	0.01**	-	0.01**	-
	Remote areas	1	-	0.01**	0.01**
Bite time	No-entry MPAs	0.01**	-	-	-
	No-take MPA	0.36	-	1	-
	Remote areas	1	-	0.01**	0.01**

Table S5.8 Summary of the PERMANOVA tests performed on individuals traits.

Response variable	Terms	D.F	Sums of Sq.	Mean Sq.	F. Model	R ²	P-value
Interaction occurrence	Body size of 1 st shark arrived	1	<0.01	<0.01	0.03	<0.01	0.87
	Sex of 1 st shark arrived	1	0.08	0.08	0.81	0.01	0.36
	Body size x Sex	1	0.26	0.26	2.55	0.03	0.12
	Residuals	74	7.61	0.10		0.96	
Minimal distance	Body size of 1 st shark arrived	1	2.66	2.66	1.89	0.02	0.20
	Sex of 1 st shark arrived	1	0.07	0.07	0.047	<0.01	0.85
	Body size x Sex	1	0.18	0.18	0.13	<0.01	0.75
	Residuals	74	104.19			0.97	
Approach type	Body size of 1 st shark arrived	1	0.66	0.66	0.82	0.01	0.34
	Sex of 1 st shark arrived	1	0.11	0.11	0.13	<0.01	0.70
	Body size x Sex	1	0.66	0.66	0.82	0.01	0.34
	Residuals	76	60.97	0.80		0.98	
Time between S-BRUVS landing and shark arrival	Body size of 1 st shark arrived	1	29.70	29.72	0.09	<0.01	0.77
	Sex of 1 st shark arrived	1	8.90	8.91	0.03	<0.01	0.89
	Body size x Sex	1	1.30	1.29	<0.01	<0.01	0.95
	Residuals	77	26685.1	346.56		0.99	
Time between shark arrival and interaction	Body size of 1 st shark interacting	1	11.5	11.49	0.13	<0.01	0.73
	Sex of 1 st shark interacting	1	131	43.67	0.49	0.027	0.66
	Body size X Sex	1	102.7	51.34	0.57	0.02	0.58
	Residuals	74	4658.2	89.58		0.95	

5.6 Synthèse

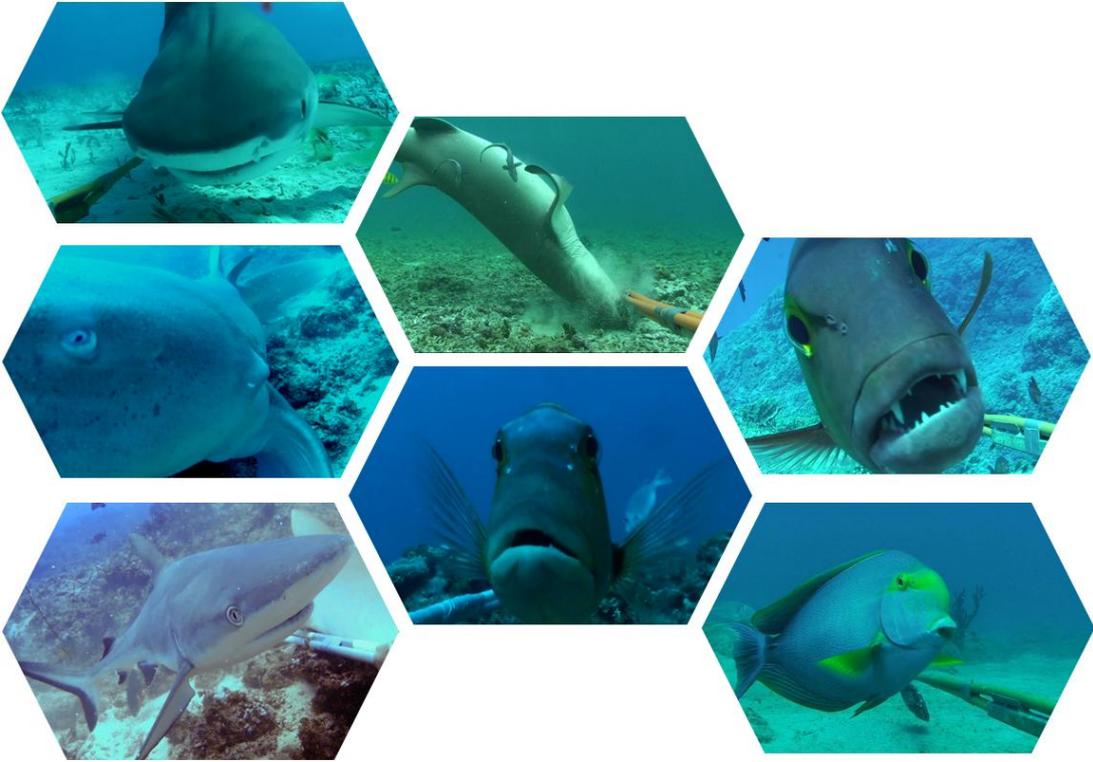
Ce chapitre a permis de révéler que les activités humaines altèrent le comportement des requins gris de récif sur une grande échelle spatiale et que ces altérations comportementales ont lieu simultanément à un déclin de l'abondance. Cette altération est observable à un faible niveau de présence humaine et en absence de pêche commerciale. Cette altération est également observable dans les AMPs ouvertes à la présence humaine. Seule la réserve intégrale Merlet est capable de protéger/restaurer en partie le comportement observé dans les sites isolés et préservés d'impact humain. Ces résultats soulèvent de nombreuses questions:

- Quels sont les interactions hommes-requins qui produisent ces altérations et dans quel cadre ont elles lieu ? Comment peut-on les réguler ?
- Ces altérations comportementales induisent-elle un coût métabolique qui altère la condition physique des individus ? Contribuent-elles à la chute démographique ?

Chez le requin gris de récif, plusieurs types de nourrissage ont été observés. Dans cette thèse, le comportement mesuré correspond à un nourrissage opportuniste sur un appât. Cependant, la prise alimentaire en conditions naturelles consiste en des chasses solitaires ou en groupes (Robbins & Renaud 2015). La modification de la densité de requins d'une zone et l'altération de comportement vers une vigilance accrue peut affecter le comportement de chasse et diminuer le taux de capture des proies avec de possibles conséquences sur leur condition physique et leur succès reproducteur ("*fitness*") et la régulation de leurs proies.

Les travaux présentés dans ce chapitre révèlent un large manque de connaissances sur l'impact direct et indirect des activités humaines sur les requins, leur comportement et leur succès reproducteur. Cela souligne la nécessité de mener des études approfondies sur ces prédateurs et leurs interactions avec les activités humaines.

Chapitre 6. Discussion générale et perspectives



Chapitre 6. Discussion générale et perspectives

6.1 De nouvelles bases de référence pour la gestion des écosystèmes coralliens

Les siècles d'exploitation des ressources marines et leur globalisation n'a laissé aucun endroit de la planète complètement vierge (McClanahan & Omukoto 2011, Roberts 2007). Ainsi, même les sites les plus isolés ne sauraient être considérés comme totalement vierge d'impact humain. Cependant, à défaut de pouvoir reconstituer les assemblages d'espèces pré-anthropocène, utiliser les sites les plus préservés comme référence pour évaluer l'impact des activités humaines et l'efficacité des mesures de gestion reste la meilleure option. La plupart des études évaluant l'efficacité des aires marines protégées les compare à des sites pêchés (e.g. Rizzari et al. 2014, Goetze & Fullwood 2013). Hors, une véritable évaluation de mesures de gestion ne doit pas se limiter à sa comparaison avec des sites impactés mais doit utiliser une base de référence sans impact et des objectifs de restauration définis.

L'immensité de l'océan Pacifique et la difficulté et les contraintes logistiques des campagnes de pêche font que les derniers écosystèmes peu ou pas exploités sont les récifs coralliens des atolls ou des îles les plus isolés (Cinner et al. 2012). Ces caractéristiques de rareté et d'isolement des récifs référence rendent également difficile leur utilisation scientifique. L'isolement de ces zones augmente le coût des expéditions océanographiques et leur situation géographique les soumettent à des contraintes environnementales (e.g. température, courants, salinité) différentes de celles des régions évaluées. Aujourd'hui, il est urgent de recenser et protéger les quelques zones de référence à l'échelle globale. Ces travaux de thèse ont révélé des abondances très importantes de requins récifaux dans les sites isolés de Nouvelle-Calédonie plaçant ceux-ci au rang de référence pour tout le territoire. L'échantillonnage vidéo des récifs isolés de Tonga et de la Polynésie Française au cours de cette thèse associé aux données vidéos de Pitcairn (collaboration avec Duffy H, Letessier T, Meeuwig JJ, University of Western Australia et Imperial College of London) ont permis de replacer la Nouvelle-Calédonie dans son contexte régional suivant un gradient longitudinal étendu. La comparaison des sites a révélé que la biomasse de requin recensée en Nouvelle-Calédonie (moyenne \pm SE= 72,4 \pm 8,5 kg/heure) est 1,6 fois supérieure à celle trouvée dans les atolls inhabités de Polynésie Française (moyenne \pm SE= 45,7 \pm 5,7 kg/heure) et parmi les plus hautes du Pacifique (Fig. 6.1). Ces récifs exceptionnels fournissent donc une des dernières bases de référence pour évaluer l'impact des activités humaines sur les populations de requins dans les récifs coralliens à l'échelle globale. De plus, ceux-ci peuvent avoir un rôle essentiel pour les espèces migratrices telles que les mammifères

marins, les tortues, les oiseaux ou les requins (Hays & Scott 2013, Werry et al. 2014, Juhel et al. 2014, Barnett et al. 2012, Annexe 1)

Ces récifs isolés doivent néanmoins faire l'objet d'une comparaison plus poussée avec les récifs coralliens reconnus comme référence (e.g. atoll de Palmyra et Kingman, archipel de la Ligne, Friedlander et al. 2010) pour connaître leur statut exact. De plus, de nombreux facteurs confondants peuvent entrer en jeu lors d'une telle comparaison. Par exemple, l'île inhabitée d'Ata (Tonga) est une île volcanique jeune dénuée de récifs coralliens structurés qui héberge des assemblages ichtyologiques complètement différents des autres sites et où aucun requin n'a été observé (Fig. 6.1). De la même façon, l'île volcanique jeune et peu peuplée de Pitcairn possède un substrat rocheux avec très peu de corail et où un seul requin a été recensé sur 39 déploiements de caméras appâtées. Les atolls quasi immergés de Minerve Nord et Sud sont isolés (460 km de l'île habitée la plus proche) mais constituent une halte pour les plaisanciers et les transports charters car situés sur une route maritime pour rallier Tonga à la Nouvelle Zélande et ne présentent pas des biomasses de requins similaires aux sites les plus préservés de Nouvelle-Calédonie (e.g. Astrolabe, Chesterfield, Beautemps-Beaupré). Les sites recensés en Polynésie française sont des petits atolls fermés et émergés dont beaucoup ont été utilisés comme cocoteraies modifiant ainsi une grande partie de la flore locale. La diminution des populations d'oiseaux qui ne peuvent pas nicher dans les cocotiers entraîne une diminution de l'apport en matière organique et nutriments dans les eaux côtières et peuvent potentiellement induire des répercussions sur le fonctionnement de ces écosystèmes. Les atolls isolés de Nouvelle-Calédonie sont, quant à eux, plus grands, ouverts et en partie immergés dont quelques uns ont fait l'objet d'exploitation de guano (Entrecasteaux). Les différences géomorphologiques, d'habitats, d'isolement ainsi que l'historique des perturbations des sites sont autant de facteurs confondants dont il faut tenir compte pour déterminer si un site est proche d'un état vierge d'impact humain. Ainsi, chaque grand type d'écosystème corallien (e.g. récifs frangeant, Atolls) doit avoir son état de référence propre qu'il convient de définir. Dans une approche comparative, il convient donc d'établir une typologie préalable des récifs considérés ou d'utiliser un modèle intégré tenant compte de chacune des variables (comme cela a été tenté dans cette thèse).

Le gradient d'influence humaine, l'utilisation conjointe de 2790 comptages en plongées et de 385 déploiements vidéos en Nouvelle-Calédonie ont permis d'affirmer le caractère exceptionnel des sites isolés de Nouvelle-Calédonie. Un tel effort d'échantillonnage et de suivi n'est pas disponible pour Les îles de Tonga et de Polynésie Française qui ont des contextes biogéographiques et anthropiques différents. L'étude menée en Nouvelle-Calédonie dans le cadre de cette thèse ne serait pas faisable dans ces pays à l'heure actuelle. De la même façon, il est impossible de conclure sur la préservation de ces sites avec les données recueillies dans le cadre de cette thèse. Ce déficit

d'information met en lumière l'importance des efforts de conservation et de suivis mis en place en Nouvelle-Calédonie.

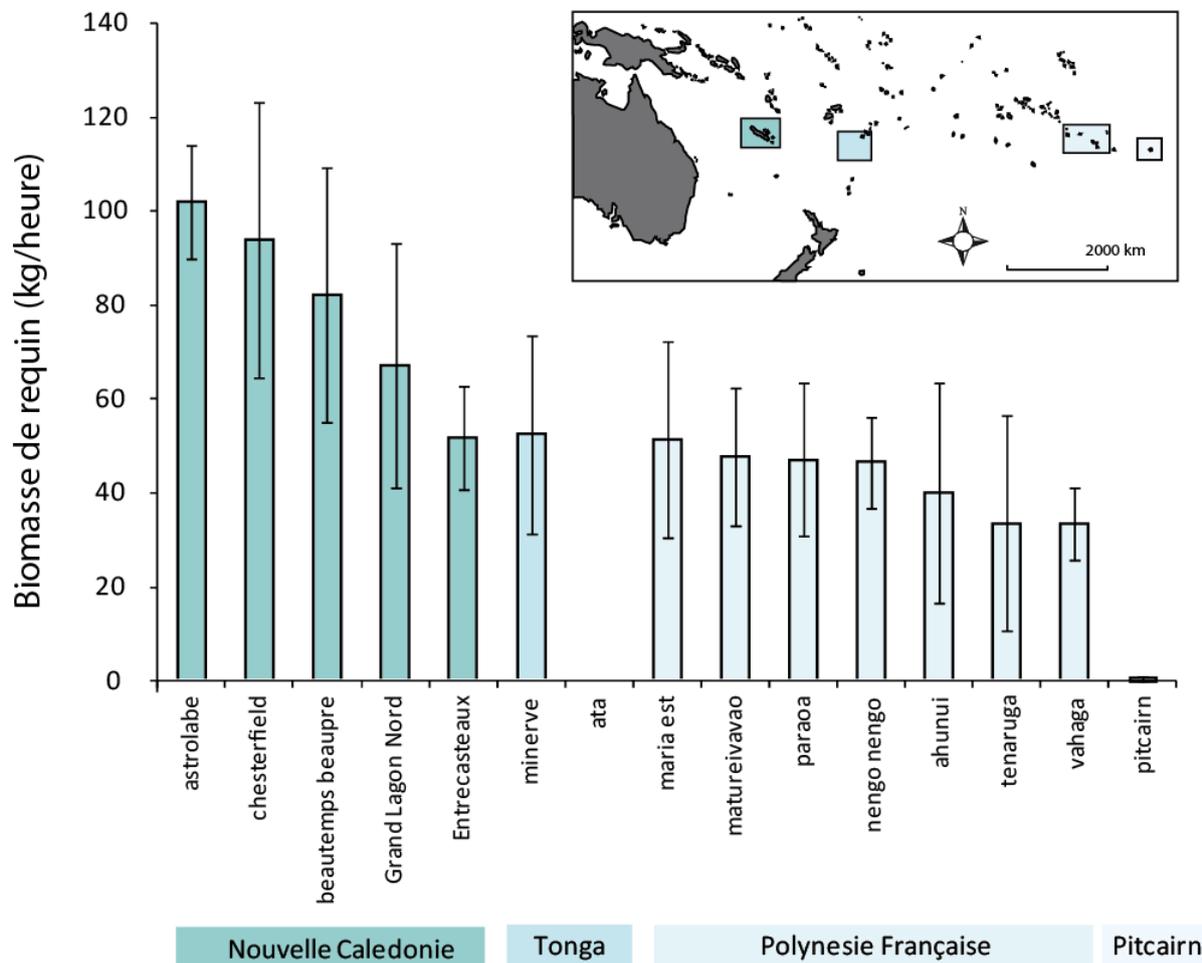


Fig. 6.1 Biomasses de requins enregistrées par S-BRUVS dans les récifs isolés et inhabités de Nouvelle-Calédonie, Tonga, Polynésie Française (cette thèse) et à Pitcairn (moyenne \pm erreur standard). Les biomasses sont données en kg par heure d'enregistrement pour les S-BRUVS du à l'impossibilité de déterminer la surface de récif échantillonnée.

Dans ces travaux de thèse, je me suis intéressé à l'aspect comportemental de l'impact anthropique sur les populations de requins de récifs. Les altérations comportementales dues aux activités humaines sont largement documentées pour les milieux terrestres mais restent négligées dans les écosystèmes marins. Ces modifications peuvent néanmoins affecter l'ensemble du réseau trophique via des régulations de la même façon que la prédation *sensu stricto* (Madin et al. 2015). La pression comportementale des prédateurs (effet risque) conditionne la répartition spatiale, l'allocation énergétique des proies (e.g. comportement d'évitement, nourrissage, reproduction) et leur abondance via leur condition physique et leur succès reproducteur. Les travaux de cette thèse ont montré que l'homme pouvait induire une altération comportementale chez le requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*). Celle-ci peut induire des conséquences indirectes sur le

comportement et l'abondance des proies par relâchement/renforcement de l'effet risque ("*risk effect*"). Mis en parallèle avec l'exploitation de ces proies par la pêche, les modifications comportementales des proies peuvent potentiellement être plus importantes que celles observées chez les prédateurs (Madin et al. 2015). La possibilité de mesurer le comportement des requins à l'aide de la vidéo sous marine est inédite et offrent un champ d'études encore inexploité.

La multiplication des déploiements de caméras appâtées sous-marines depuis vingt ans par différentes équipes scientifiques à l'échelle globale fournit aujourd'hui un cadre pour des études à grande échelle. La mutualisation des données vidéo permettra de grandes avancées pour localiser les cibles de conservation prioritaires, dresser les patrons de biodiversité marine à l'échelle globale et envisager des études comportementales à grande échelle. Les prédateurs, et les requins particulièrement, sont relativement bien échantillonnés avec cette technique. Leur distribution à grande échelle et les facteurs conditionnant celle-ci pourront être modélisés. Le vaste jeu de données acquis au cours de cette thèse pourra fournir des données importantes sur des régions méconnues dans le cadre de collaborations internationales.

6.2 Des Aires Marines Protégées inadaptées aux requins

La mise en place d'Aires Marines Protégées (AMP) est une mesure phare pour la gestion des ressources. Ces zones protégées ont plusieurs objectifs. En interdisant le prélèvement d'individus, elles permettent une augmentation des abondances à l'intérieur de la réserve. L'export de biomasse hors des limites de l'AMP par le phénomène de débordement ("*spillover*") favorise la pêche autour de celle-ci. Les AMPs fournissent également un refuge pour la biodiversité et ont pour finalité d'assurer la résilience des populations et le maintien des services écosystémiques. Les AMPs peuvent également bénéficier au tourisme et aux activités plaisancières lorsqu'elles sont ouvertes à la présence humaine. Ces atouts maintes fois démontrés doivent être nuancés pour les grands prédateurs mobiles tels que les requins. Les AMPs permettent de modifier les interactions des requins avec les activités humaines, voir de les supprimer dans le cas des réserves intégrales ("*no-entry MPAs*"), garantissant le maintien de leur comportement naturel, leur condition physique et leur succès reproducteur. Les requins sont cependant mobiles et susceptibles d'entrer et sortir des zones sous protection limitant ainsi l'efficacité des mesures de gestion. De plus, plusieurs espèces de requins utilisent des habitats particuliers pour la mise bas et le développement des juvéniles favorisant ainsi les déplacements au cours de leur développement (zone de nurserie, voir 6.4.2) bien au-delà des limites géographiques des AMPs souvent de petites tailles (moyenne 100.66 km², Mora et al. 2006, annexe 6).

Les résultats de cette thèse démontrent l'inefficacité de certaines AMPs due à la présence humaine et à leur petite taille. Cette inefficacité à réduire la proximité humaine est particulièrement visible dans le lagon de Nouméa où les îlots mis en réserve sont les plus fréquentés par les plaisanciers. Pour assurer une protection efficace des populations de requins récifaux, l'humain doit être totalement exclu du système. Cette exclusion peut se faire par une interdiction d'entrée stricte sur une surface suffisamment grande et/ou par l'isolement géographique. Cependant, au delà de ces aspects, une question demeure: Les AMPs grandes, anciennes et fermées à la navigation peuvent-elles restaurer les populations de requins au même niveau que des sites vierge d'influence humaine ? (Fig. 6.2)

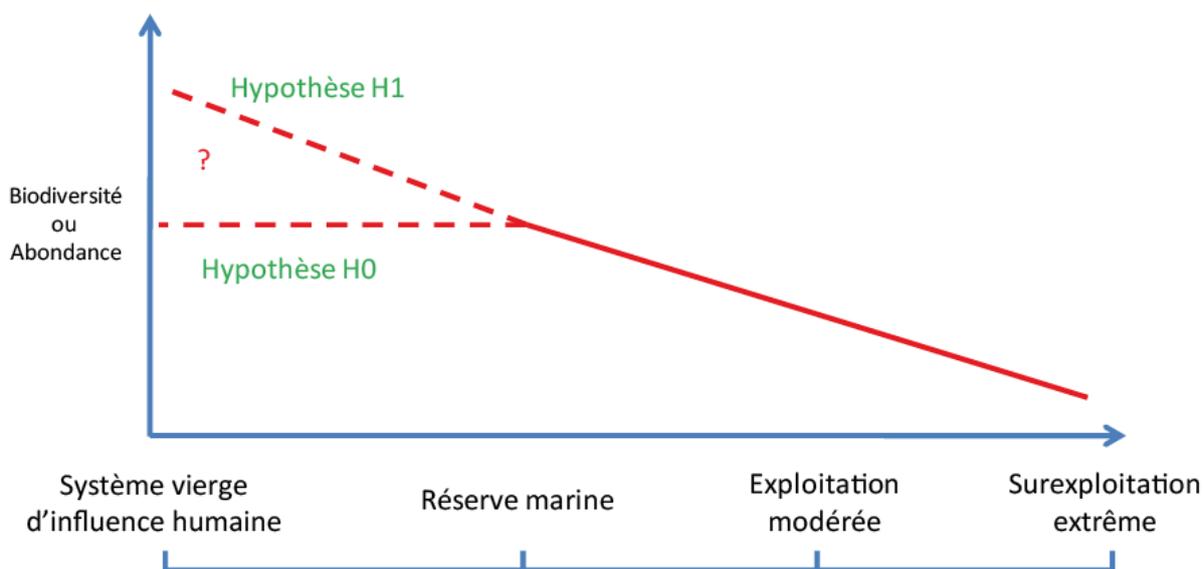


Fig. 6.2 Tendance théorique de la biodiversité et de l'abondance d'un assemblage d'espèces le long d'un gradient d'anthropisation. Sous l'hypothèse H0, les Aires Marines Protégées (AMP) sont capables de protéger/restaurer la biodiversité/abondance au niveau des sites vierges d'impact humain. Sous l'hypothèse H1, les AMP restaurent ces variables biotiques à un niveau inférieur des sites vierges d'impact humain.

Les résultats de cette thèse montrent que la réserve Yves Merlet, une des plus vieilles et grandes AMPs interdites à la présence humaine (voir Tableau S4.1, Annexe 6) héberge une biomasse de requins comparable à celle trouvée dans les récifs isolés d'Entrecasteaux. Mais ces derniers ont fait l'objet d'exploitation de guano avec des impacts probables sur les récifs environnants. Les sites plus isolés de Nouvelle-Calédonie tels que les atolls de Pétrie, Astrolabe, Beautemps-Beaupré et Chesterfield présentent des biomasses supérieures à celles de la réserve Merlet (Fig. 6.3). Ces résultats sont en faveur de l'hypothèse H0 (Fig. 6.2) indiquant que même les AMPs ayant les meilleures caractéristiques n'ont pas restauré les populations de requins au niveau des sites préservés de l'influence humaine. Cependant, les résultats de l'étude comportementale (Chap.5)

révèlent que, bien que le comportement enregistré dans la réserve Merlet soit proche de celui des sites références, il n'est pas complètement rétabli. Ces résultats suggèrent qu'une réserve intégrale ("*no-entry*") plus grande que Merlet et/ou plus isolée pourrait fournir un bénéfice plus grand en supprimant la proximité humaine de façon plus efficace. Ces résultats sont donc en faveur de l'hypothèse H1 (Fig. 6.2) mais nécessitent des données supplémentaires indisponibles.

Dans les deux cas, les récifs isolés de Nouvelle-Calédonie sont rares et constituent actuellement des cibles de conservation prioritaires. Ils fournissent à la fois un référentiel important pour évaluer l'impact des activités humaines sur l'ensemble des sites du territoire et un refuge pour les espèces impactées par les activités humaines. De plus, leur isolement évite des conflits d'usage potentiels avec les populations locales. Le cas de Beautemps-Beaupré est particulier puisqu'il s'agit d'une grande AMP traditionnelle très isolée. Son état très préservé est du à la fois à son isolement et à son statut de réserve coutumière. De plus la différence de biomasses de requins enregistrée par S-BRUVS et UVC peut être expliquée par une altération comportementale avec une méfiance accrue en présence de l'homme.

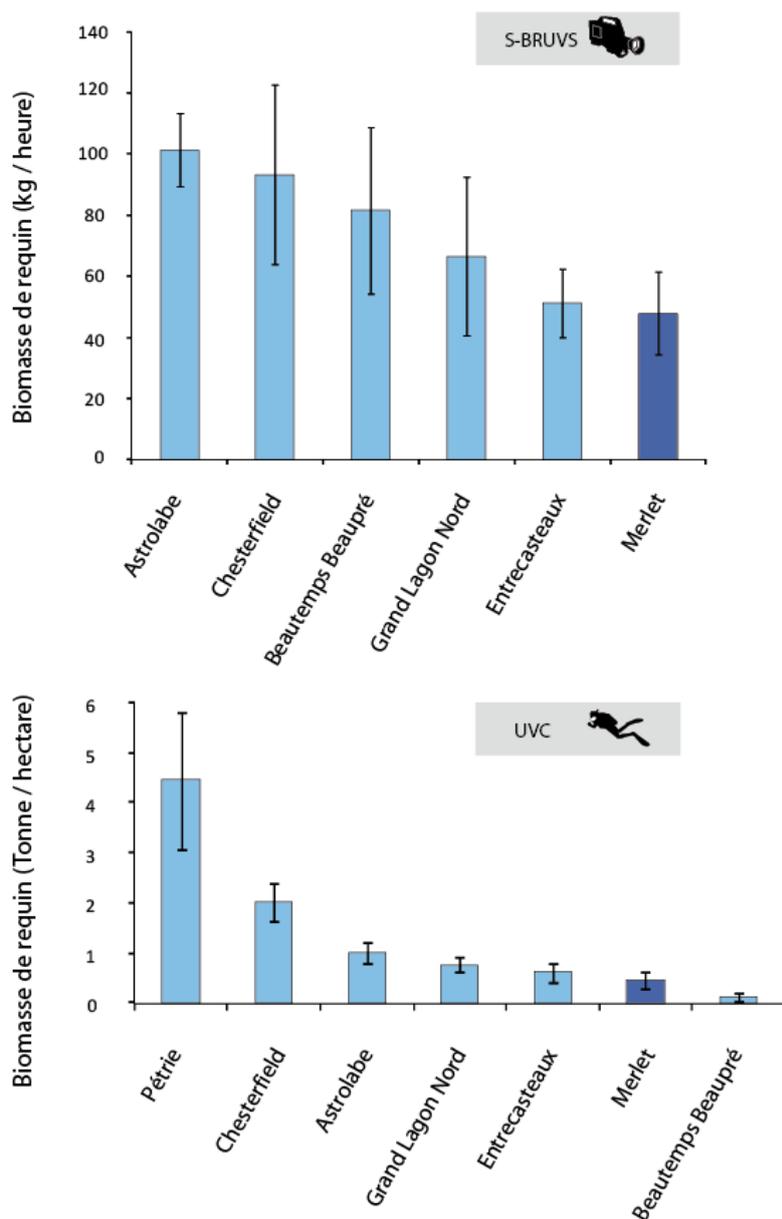


Fig. 6.3 Biomasses de requins recensées par S-BRUVS et par UVC dans les récifs coralliens isolés de Nouvelle-Calédonie et dans la réserve Merlet (moyenne \pm erreur standard).

La difficulté d'implémenter des AMPs protégeant les espèces très mobiles rappelle une discussion de longue date en écologie de la conservation: doit-on privilégier une AMP de grande taille ou plusieurs AMPs de petites tailles permettant de cibler des sites d'intérêt (SLOSS, *Single Large Or Several Small*, Gaines et al. 2010) ? Les résultats de cette thèse indiquent que, même en absence de pêche au requin, les AMPs de petite taille (<30 km²) relativement proches des activités humaines ne présentent pas de bénéfice pour les populations de requins récifaux (mais de nombreux bénéfices pour les espèces plus sédentaires). La proximité humaine étant le principal facteur induisant une diminution des abondances de requins, il est nécessaire de mettre en place des AMPs de grandes tailles qui réduisent l'effet de frontière ("*edge effect*") et limitent les interactions avec les activités

humaines. Un réseau de petites AMPs ne limiterait pas ces interactions. Il est à noter que les réserves efficaces permettant une restauration partielle des abondances de requins rétablissent également un comportement naïf proche de celui observé dans les sites très préservés (voir Chap. 5). Les requins sortant de telles AMPs sont plus susceptibles d'interagir avec les activités humaines. L'export d'individus naïfs a déjà été observé pour d'autres espèces de poissons récifaux (Januchowski-Hartley et al. 2013). Ainsi, les trajets d'une AMP à une autre présenteraient d'autant plus de risques pour des individus naïfs dans le cadre d'un réseau de petites AMPs. Ainsi, les AMPs de grande taille limitant les interactions avec les activités humaines et fournissant un refuge aux individus doivent être privilégiées.

6.3 Vers quels objectifs de conservation ?

Le bénéfice fourni par la réserve Merlet face aux exceptionnelles abondances des récifs isolés soulève une question importante actuellement débattue. Quel est l'objectif de conservation fixé pour les requins ?

Les activités humaines ont considérablement affecté la plupart des écosystèmes pendant plusieurs siècles modifiant la composition des communautés (e.g. introduction d'espèces, modification de la répartition des espèces, réponses différentes aux changements climatiques) et altérant les services qu'ils fournissent. L'accumulation de perturbations et la disparition de fonctions portées par les espèces a inexorablement induit une perte de résilience écosystémique (D'agata et al. 2013). Aujourd'hui, la façon la plus pragmatique de garantir l'existence de récifs quasi-vierges d'impact humain est de protéger les rares récifs actuellement dans cet état. Remettre une zone marine dégradée dans son état vierge d'impact humain est très difficile voir presque impossible dans certains cas. En supposant que les AMPs soient capables de restaurer des biomasses à des niveaux références (hypothèse H1, Fig. 6.2), MacNeil et al. (2015) ont modélisé le temps nécessaire pour que des assemblages ichtyologiques coralliens retrouvent des biomasses références (Fig. 6.4). Dans ces travaux, la plupart des récifs exploités nécessitent plus de 35 ans d'absence totale de pêche pour atteindre ces niveaux de référence. Le temps nécessaire et l'absolue absence de pêche dans ces estimations rendent ces objectifs de restauration très difficiles dans un contexte de démographie croissante et de conflits d'usage avec les populations locales.

Selon ces estimations, les abondances des piscivores (hors requins) sont les plus lentes à se reconstituer (Fig. 6.4). Au vu des traits d'histoire de vie des requins induisant une faible résilience des populations, celles-ci seraient donc les plus lentes à atteindre un niveau référence.

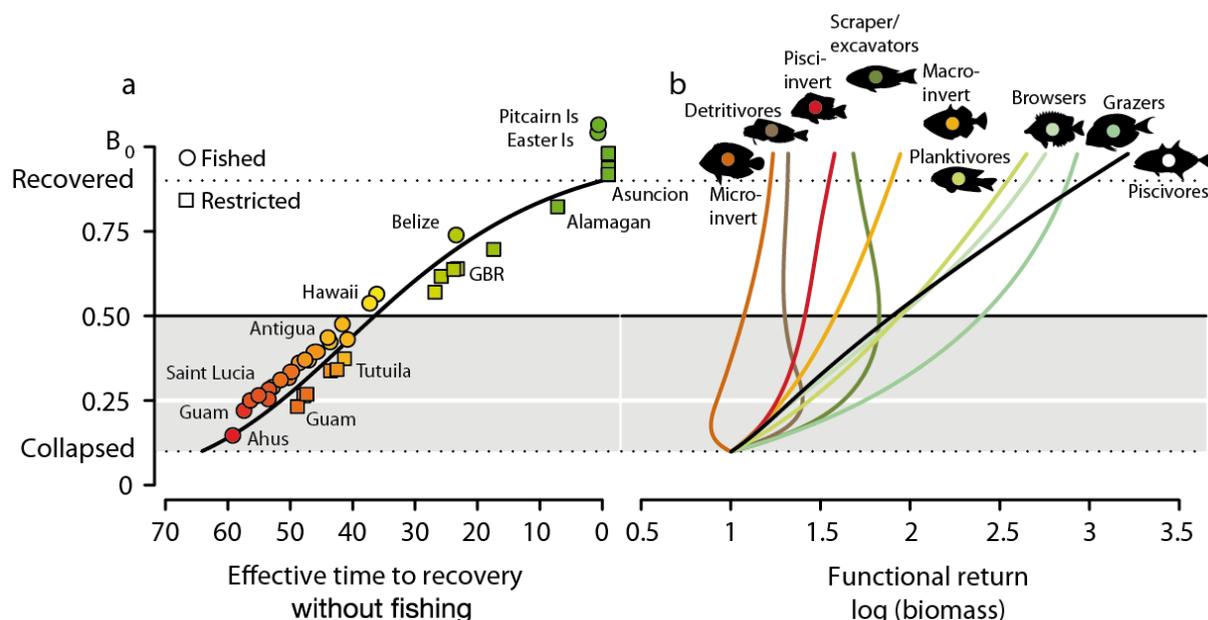


Fig. 6.4 a) Estimation du temps nécessaire pour restaurer les biomasse de poissons coralliens jusqu'au niveau référence en absence de pêche et b) estimations de la biomasse des groupes fonctionnels de poissons corallien au cours de ces restaurations (MacNeil et al. 2015). Le niveau "recovered" correspond à 90% du niveau référence et "collapsed" correspond à 10% de celui-ci.

Les récifs coralliens anthropisés sont des systèmes très différents des récifs préservés de l'impact humain par les communautés qu'ils hébergent et par des forçages environnementaux différents (Graham et al. 2013). Ces systèmes anthropisés nécessitent des objectifs de restauration/conservation réalistes pour assurer la pérennité des services écosystémiques et le maintien des populations en tenant compte des activités humaines et des nouveaux forçages environnementaux dus aux changements climatiques. Cette problématique est particulièrement pertinente pour le lagon Sud-ouest de Nouvelle-Calédonie très fréquenté.

La Nouvelle-Calédonie a la chance de posséder une des plus grandes constructions coralliennes du monde qui permet la mise en place d'aires marines protégées aux objectifs ambitieux en maintenant des usages raisonnés (pêche, plaisance, tourisme). La mise en place de grandes aires marines protégées intégrales offre également une assurance contre l'augmentation de l'impact humain liée à la croissance démographique et les changements climatiques.

Il est important de noter que les différentes espèces de requins présentent des traits d'histoire de vie variés qui les rendent plus ou moins sensibles face aux activités humaines. Les objectifs de restauration/conservation doivent donc être adaptés à chaque espèce (Hepp & Wilson 2014).

La modélisation par arbres de régression des abondances de requins récifaux (Chap. 4) et des abondances de requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*, Chap. 5) montre un déclin très important de plus de 90% par rapport aux sites référence indiquant une forte sensibilité aux activités humaines. Cependant, ce déclin est plus nuancé pour certaines espèces et le faible nombre d'enregistrements empêche d'appliquer cette méthode de modélisation pour chacune d'elles. En observant les abondances des espèces plus rares sans dissocier les influences environnementales, on observe des tendances différentes (Annexe 3). Le requin pointe blanche de récif (*Triaenodon obesus*) montre une diminution d'abondance de 33% sur les caméras appâtées et le requin pointe noire (*Carcharhinus melanopterus*) ne montre aucune diminution d'abondance avec l'augmentation de la proximité humaine. Le requin pointe blanche (*Carcharhinus albimarginatus*) et le requin marteau halicorne (*Sphyrna lewini*) n'ont été enregistrés que dans des sites où la présence humaine est inférieure à 10 personnes /km². A l'inverse, le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*), le requin citron (*Negaprion acutidens*), le requin nourrice (*Nebrius ferrugineus*) et le requin léopard (*Stegostoma fasciatum*) ont été enregistrés avec des influences humaines dépassant la centaine de personnes/km². Même si ces enregistrements restent difficilement interprétables du à l'impossibilité d'appliquer des tests statistiques, la différence de réponse peut être mise en parallèle aux traits d'histoire de vie (e.g. taille des adultes, nombre de petits par portée) et au comportement des espèces. Par exemple, les requins benthiques (e.g. requin nourrice et requin léopard) restent posés sur le fond et sont moins réactifs à la présence de plongeurs. Les espèces de requins sont également plus ou moins sensibles à la prise accessoire. Par exemple, le requin tigre a un taux de survie supérieur au requin marteau lorsqu'il est pêché (Beerkircher et al. 2002).

La place des requins dans ces systèmes anthropisés doit être une priorité au vu de leur sensibilité et de leur déclin à l'échelle globale. Néanmoins, plusieurs zones d'ombre demeurent sur leur fonction écosystémique et sur la taille minimale d'une population viable pour assurer une gestion à long terme.

6.4 Vers une amélioration des connaissances biologiques et écologiques pour une meilleure protection des requins

Les requins sont des espèces emblématiques ayant une place importante dans les sociétés insulaires du Pacifique que ce soit dans la culture où ils sont parfois placés au rang d'animaux totems claniques, ou dans les activités touristiques subaquatiques générant des revenus économiques.

Ces travaux de thèse ont permis de montrer pour la première fois la répartition des espèces de requins récifaux à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie et de révéler un important déclin spatial de leur abondance et des altérations comportementales liées à l'influence humaine. Les conséquences d'une diminution de leur abondance peut entraîner d'autres conséquences sur les activités nécessitant la formation de groupes telles la diminution du succès reproducteur lors des événements de reproduction (effet Allee) ou la diminution de l'efficacité de chasse lors d'agrégations de proies (Robbins & Renaud 2015).

Les causes d'un tel déclin sont encore inconnues et nécessitent des recherches ultérieures. Plusieurs hypothèses peuvent néanmoins être avancées pour l'expliquer :

- La pêche accessoire d'adultes ou de juvénile (notamment par les filets, voir 6.4.2),
- Les blessures faites intentionnellement par les pêcheurs (professionnels ou plaisanciers) qui considèrent les requins comme une nuisance pour leur taux de capture (e.g. perte de prise, déprédation),
- La dégradation de sites essentiels à la reproduction, parturition et développement des juvéniles (zones de nurseries, voir 6.4.2),
- L'élévation du taux de mortalité accru à cause de pathologies chroniques (e.g. maladies, parasites ou pathologies liées à des contaminants chimiques) favorisées directement ou indirectement par les activités humaines,
- La diminution des proies ciblées par la pêche. Aucune étude n'a encore été menée sur la corrélation entre la biomasse des requins et la production de leurs proies potentielles,
- La diminution d'événements exceptionnels tels que l'agrégation de proies (e.g. Epinephelidae, Acanthuridae, voir Robbins & Renaud 2015) ou les migrations massives de petites poissons pélagiques (e.g. sardines, maquereaux, anchois),
- La modification des dynamiques populationnelles via un impact ciblé sur une catégorie de taille. Les résultats de cette thèse ne montrent cependant pas de différence de tailles des individus avec l'augmentation de l'influence humaine (voir Annexe 4),
- Une modification des mouvements et de la fréquentation de certaines zones (voir 6. 4. 1),
- Une altération du comportement induisant une diminution de fitness.

Plusieurs études à l'échelle locale peuvent être conduites pour approfondir les connaissances sur ces espèces et leurs interactions avec les activités humaines. Celles-ci permettraient d'optimiser les mesures de gestion actuellement mises place.

6.4.1 Vers une meilleure connaissance des déplacements et fréquentations des zones anthropisées

La plupart des études évaluant la répartition spatiale étendue des requins de récifs (e.g. Espinoza et al. 2014, Bond et al. 2012) sont basées sur des échantillonnages ponctuels où la variabilité temporelle n'est pas prise en compte. Leurs conclusions supposent que celle-ci est négligeable face à la variabilité spatiale. Cependant, les récifs coralliens, même préservés de l'influence humaine sont des systèmes dynamiques où l'abondance recensée des individus, leur taux de recrutement et leur mouvements post-recrutement fluctuent (Heupel & Simpfendorfer 2015). Ainsi, la variabilité temporelle est susceptible de nuancer les conclusions des études spatiales.

Les requins effectuent différents types de mouvements provoquant une grande variabilité de la présence recensée à petite échelle (Speed et al. 2011 & 2010, Heupel et al. 2010). Ces mouvements se font à différentes échelles de temps allant de mouvements journaliers à saisonniers. Ceux-ci sont conditionnés par la disponibilité des proies, l'accouplement, la parturition ou des contraintes physiologiques liés à l'environnement (Heupel & Simpfendorfer 2014, Papastamatiou & Lowe 2012).

L'utilisation des caméras et des comptages en plongées de façon ponctuelle peut montrer si une AMP héberge une abondance de requins supérieure à des zones soumises à la pêche à un instant donné. Néanmoins, ces recensements ponctuels ne donnent aucune information sur l'utilisation de l'espace et les entrées/sorties des individus dans une Aire Marine Protégée. Hors, ces informations sont essentielles pour évaluer les bénéfices apportés par celle-ci. Dans cette thèse, j'indique par exemple que la réserve du Grand récif Aboré, en face de Nouméa, n'héberge pas plus de requins que les zones ouvertes à la pêche. Cependant, le suivi temporel commencé dans ce travail indique une variabilité temporelle importante de la fréquentation des requins (Fig. 6.5, annexe 5). Pour mieux évaluer cette variabilité temporelle et l'influence que peuvent avoir les activités humaines sur celle-ci, je recommande un suivi temporel sur une plus grande échelle temporelle. Ce dernier peut être réalisé en utilisant la base de données historique de comptages en plongées (voir 2.6).

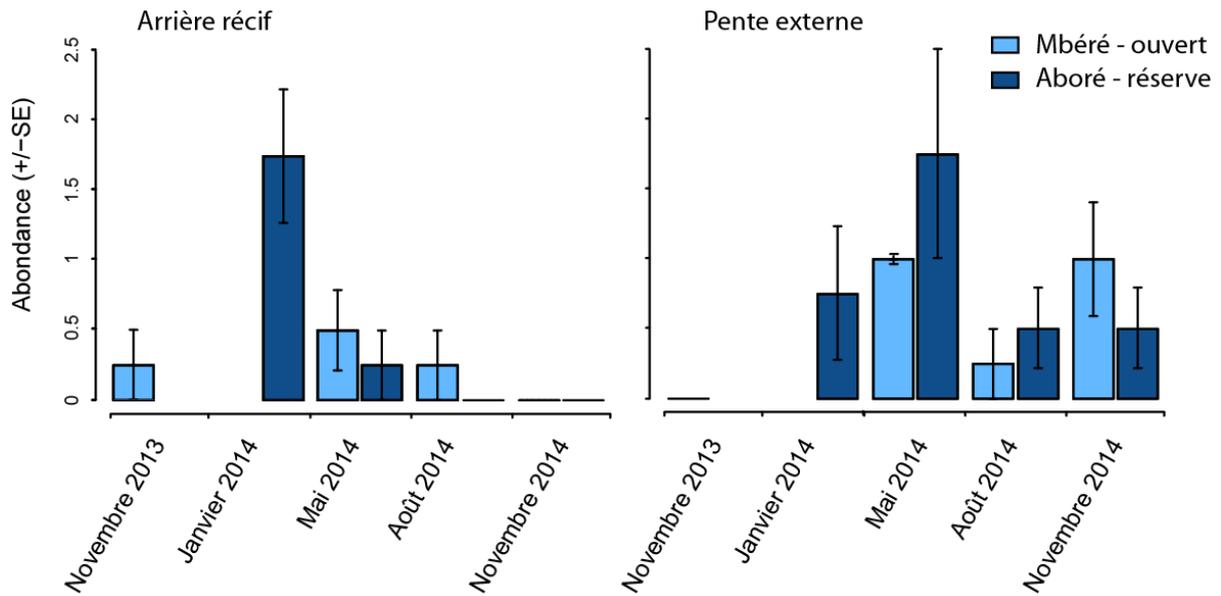


Fig. 6.5 Abondance de requins récifaux à l'extérieur (Mbéré) et à l'intérieur (Aboré) de la réserve dans les deux habitats échantillonnés sur cinq mois (voir Annexe 5).

Je recommande également un suivi temporel à une échelle temporelle fine permettant d'évaluer la fréquentation des requins dans les zones anthropisées et l'impact des activités humaines notamment celles liées à la navigation de plaisance ou à des activités commerciales sur celle-ci (Fig. 6.5 & 6.6). Par exemple, la fréquentation journalière des plaisanciers dans le lagon Sud-Ouest est variable selon les jours de la semaine et les conditions météorologiques. La corrélation entre la fréquentation des plaisanciers et celle des requins fournirait des informations supplémentaires sur leurs interactions.



Fig. 6.6 Requin bouledogue (*Carcharhinus leucas*) attendant des déchets de pêche au bord du quai du port autonome de Nouville, Nouméa. Lors de la photo (mars 2013), cinq requins bouledogues adultes et un requin bordé (*Carcharhinus limbatus*) étaient visibles au même endroit.

6.4.2 Vers une meilleure connaissance des habitats essentiels des requins

Plusieurs espèces de requins récifaux utilisent des habitats spécifiques pour la reproduction, la parturition et le développement précoce des juvéniles (Ward-Paige et al. 2014). Les zones de nurseries où les juvéniles se développent sont définies par trois critères: elles hébergent une abondance plus importante de juvéniles, ces derniers y sont résidents (peu ou pas d'entrées/sorties) et ces zones sont utilisées sur plusieurs générations (Heupel et al. 2007). Des zones de nurseries ont été déterminées pour de nombreuses espèces de requins de la famille des Carcharhinidae tels que le requin pointe noire (*Carcharhinus melanopterus*, Mourier et al. 2013), le requin bordé (*Carcharhinus limbatus*, Heupel & Simpfendorfer 2011) et de la famille des Sphyrnidae tel que le requin marteau halicorne (*Sphyrna lewini*, Simpfendorfer & Milward 1993). Bien que le type de nurseries utilisées par d'autres espèces tels que le requin gris de récif reste encore inconnu aujourd'hui, l'ensemble des nurseries déterminées ont des caractéristiques communes. D'une part, les juvéniles utilisent ces zones pour éviter la prédation par des requins plus gros (hétérospecifics ou adultes de la même espèce) et avoir un apport de nourriture plus important via une plus grande productivité du milieu (Heupel & Hueter 2002). D'autre part, ces zones sont situées près du littoral, dans des baies ou dans des estuaires à de faibles profondeurs et sont donc particulièrement exposées aux activités humaines rendant les juvéniles vulnérables. Elles peuvent être soumises à l'eutrophisation ou à la pollution chimiques (e.g. métaux lourds) par les eaux de ruissellement. En Nouvelle-Calédonie, les juvéniles peuvent être attrapés en prises accessoires par les filets (Fig. 6.7), et sont d'ailleurs parfois vendus au marché de Nouméa. En ce qui concerne les zones de reproduction, les accouplements de requins peuvent être perturbés voir stoppés par les activités humaines réduisant ainsi le succès reproducteur des individus. Néanmoins, cet impact n'a été montré que chez le requin nourrice *Ginglymostoma cirratum* (Carrier & Pratt 1998) et des observations supplémentaires sont nécessaires pour généraliser cet impact à d'autres espèces.



Fig. 6.7 Juvénile de requin pointe noire (*Carcharhinus melanopterus*) attrapé en prise accessoire dans un filet déployé sur un platier de Houaïlou.

En Nouvelle-Calédonie aucune étude n'a encore été menée sur les zones de reproduction et de nurseries des requins. Hors ces zones vulnérables sont essentielles pour assurer le maintien des populations de requins et doivent être une cible de conservation prioritaire (Kinney & Simpfendorfer 2009). Je suggère qu'une étude se basant à la fois sur les facteurs environnementaux (e.g. profondeur, température, salinité) et sur les savoirs des pêcheurs locaux soit menée pour cartographier ces zones et évaluer les pressions humaines qui s'y exercent. Ces informations permettront également d'identifier les périodes de reproduction et de parturition des espèces de requins pour en optimiser la protection.

6.5 Limitations méthodologiques de l'étude des requins

Le manque de connaissances sur la biologie et l'écologie des requins est lié aux contraintes logistiques des méthodes utilisées jusqu'à aujourd'hui et à la difficulté d'obtenir des données sur des espèces rares et élusives. Les campagnes océanographiques nécessitent des investissements économiques importants et sollicitent un équipage qualifié. La rareté de nombreuses espèces de requins (voir Fig. S4.1) répartie sur une immense surface requiert un effort d'échantillonnage considérable et multiplie ainsi la durée et le coût des expéditions. Les grandes surfaces échantillonnées en comptages en plongée et en déploiements de caméras limitent la possibilité de réplication temporelle et ne fournissent qu'une image instantanée de la répartition des individus. La volonté actuelle d'obtenir des informations sur ces espèces menacées nécessite l'amélioration des méthodes existantes ou le développement de nouvelles méthodes de recensement.

6.5.1 Réduire le coût des campagnes

La dernière décennie a vu l'apparition de nombreuses innovations technologiques dans le domaine de la miniaturisation, de la puissance de calcul mais également dans les systèmes intelligents et connectés. Dans cette thèse, j'ai testé et validé un nouveau type de caméras plus petit et moins cher pour son application dans le recensement de la biodiversité sous-marine et les mesures en stéréoscopie. La validation de ce nouveau matériel change radicalement les coûts des déploiements vidéos ainsi que le nombre de systèmes transportables lors d'une expédition océanographique. Ces systèmes sont déjà en cours d'utilisation pour recenser la biodiversité marine dans le domaine pélagique (Letessier et al. 2014). Notre équipe est partenaire dans cette étude qui répond au besoin de connaître les communautés présentes dans la mer de corail, emplacement du parc marin établi en 2013 par la Nouvelle-Calédonie. L'utilisation de petites caméras permet également de réduire la taille des dispositifs et d'utiliser des matériaux plus légers tel que l'aluminium ou le PVC. La réduction de la taille et du poids des systèmes vidéos stéréoscopiques

facilitent leur utilisation dans les îles et récifs isolés. Ainsi, les dispositifs peuvent être transportés sur des embarcations légères et le coût de transport du matériel par fret aérien ou maritime est ainsi grandement réduit.

6.5.2 Réduire le temps de traitement vidéo

Les surfaces échantillonnées pour enregistrer les espèces rares et très mobiles (e.g. requins pélagiques, mammifères marins) doivent être très importantes et nécessitent un effort d'échantillonnage considérable. Cela est particulièrement problématique pour l'évaluation de grandes zones telles que les grands parcs marins (Singleton & Roberts 2014). La donnée vidéo demande un temps de traitement très long et un échantillonnage sur de grandes échelles spatiales l'augmente significativement. Le travail des techniciens consiste à visionner l'ensemble des séquences, détecter l'apparition des individus, les identifier et les mesurer. La reconnaissance de forme automatisée est aujourd'hui déjà au point notamment pour la reconnaissance des visages. La vision par ordinateur est un domaine très étudié qui, appliqué à la reconnaissance de formes et de couleurs, permettra une automatisation des identifications d'espèces. Cette technologie est à ses prémices pour l'écologie marine. Notre équipe partenaire de la UWA (University of Western Australia) menée par Jessica J. Meeuwig utilise déjà un logiciel de détection de mouvements pour réduire le temps de traitement des vidéos des caméras pélagiques (Ravanbakhsh et al 2015). Une méthode d'identification de poisson automatisée est actuellement en cours d'élaboration. Celle-ci utilise les images issues des nombreux déploiements vidéo effectués au cours de ces travaux de thèse comme base de données d'entraînement à la reconnaissance des espèces.

6.6 Vers de nouvelles méthodes de recensement ...

Les comptages en plongées et les caméras appâtées ont permis d'enregistrer 9 espèces de requins en Nouvelle-Calédonie où 16 espèces ont été inventoriées (hors espèces pélagiques et profondes). La rareté de certaines espèces et l'incapacité des méthodes de recensement actuelles soulève la nécessité d'une méthode d'échantillonnage novatrice et non intrusive.

Les travaux de cette thèse ont permis de mettre en évidence une altération comportementale chez le requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*) avec la proximité humaine. La conséquence de ce résultat est le biais d'échantillonnage des requins en fonction du degré d'anthropisation d'une zone. Les biais d'échantillonnage dus au comportement des requins sont déjà connus pour les comptages en plongée avec une surestimation des abondances dans les sites très préservés (Ward-Paige et al. 2010, McCauley et al. 2012, Nadon et al. 2012). Les travaux de cette thèse ont mis en évidence une sous évaluation des abondances dans les sites anthropisés due à

une vigilance et un comportement d'évitement accru (Fig. 6.8). De plus, cette vigilance est observable même en absence de plongeurs lors de la prise de données. Ces biais d'échantillonnage observés sur des méthodes différentes soulignent la nécessité de développer une méthode de recensement novatrice prenant en compte ces problématiques. En sciences, de telles difficultés ont souvent été résolu par des sauts technologiques importants. Aujourd'hui, l'apparition massive de senseurs miniatures placés dans les objets de grandes consommation (e.g. *smartphones*) sont progressivement mis au services de l'écologie avec des appareils capables d'être installés sur des animaux sans en altérer le comportement (Wilmers et al. 2015).

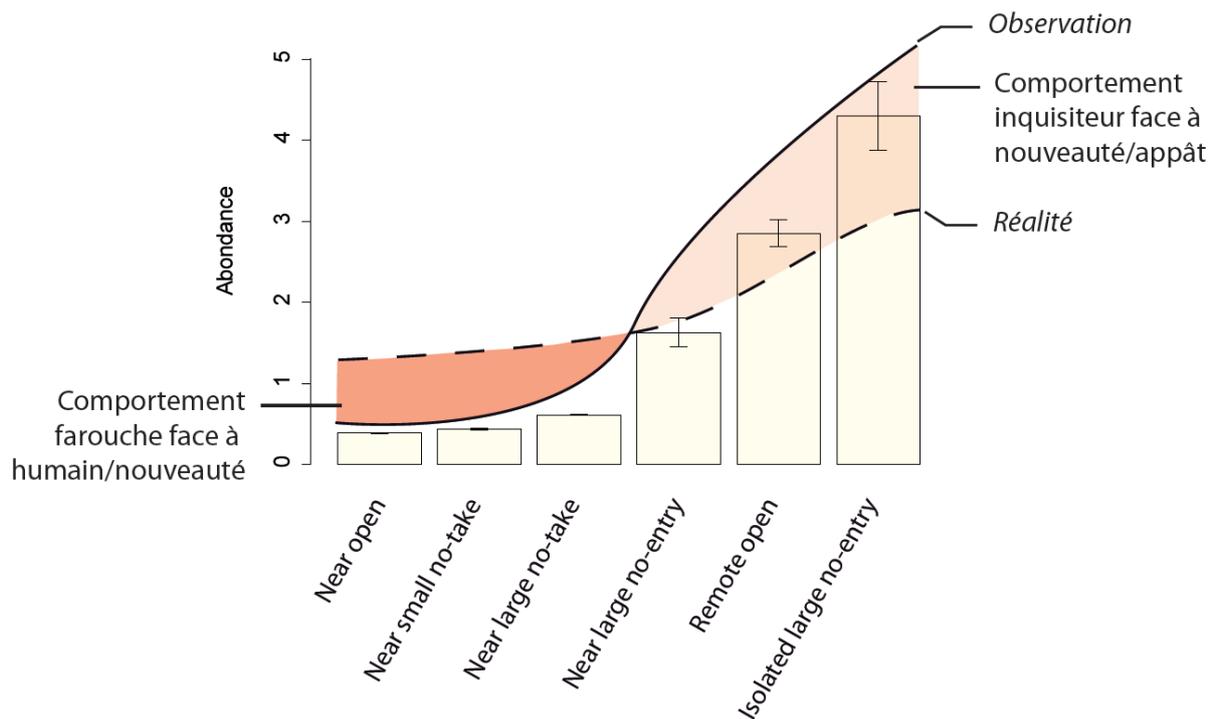


Fig. 6.8 Schéma conceptuel des altérations comportementales menant à des biais de recensement d'abondance de requin.

6.6.1 Marquer plus individus et suivre leurs déplacements

Au delà des recensements ponctuels utilisés jusqu'à maintenant pour évaluer les populations de requins, les méthodes de marquage permettent de fournir des informations sur un intervalle de temps allant de quelques jours à plusieurs années sur des échelles spatiales très variables (e.g. Heupel & Simpfendorfer 2015, Block et al. 2011, Hammerschlag et al. 2011). Ces différentes échelles d'étude nécessitent des méthodes de marquages différentes telles que les balises satellites pour étudier les migrations longue-distances et les marquages acoustiques pour les mouvements à échelle spatiale fine.

L'implantation d'émetteurs acoustiques dans la cavité abdominale des requins permet d'observer leurs mouvements à l'échelle locale (plusieurs dizaines de km) à l'aide de stations réceptrices fixes qui enregistrent les signaux des individus passant à proximité. Cette méthode permet également de suivre les mouvements des animaux à grande échelle spatiale lorsque le réseau acoustique est de taille suffisante (Werry et al. 2014, Heupel et al. 2010). En implémentant cette méthode dans une Aire Marine Protégée soumise à l'influence des activités humaines (e.g. réserve du Grand Récif Aboré) et dans des sites référence, il serait possible de déterminer (1) l'efficacité des mesures de gestion (les individus utilisent-ils l'espace sous protection ?), (2) déterminer les facteurs environnementaux qui conditionnent ces mouvements, (3) évaluer l'influence des activités humaines sur les mouvements des individus. Le projet APEX mené par l'IRD et l'Université de Montpellier actuellement en cours vise à mieux comprendre les mouvements des requins récifaux à l'aide de marquages acoustiques. Ces marquages auront lieu dans des zones isolées et des zones anthropisées pour déterminer les facteurs qui conditionnent les mouvements des individus et l'impact des activités humaines sur ceux-ci afin de mieux comprendre l'écologie de ces espèces, notamment leur utilisation de l'espace. Ces données seront essentielles pour optimiser les mesures de gestion visant à préserver ces espèces et leur rôle dans les écosystèmes coralliens.

Outre les mouvements, l'ajout de senseurs miniaturisés permettra d'obtenir de nouvelles informations sur le milieu extérieur (e.g. température, salinité, profondeur), et l'état des individus (e.g. physiologie, dépenses énergétiques). Ces données permettront de déterminer si l'altération comportementale observée chez le requin gris de récif due aux activités humaines (Chap. 5) est directement liée à une modification du budget énergétique et à une diminution de la condition physique des individus. Ainsi, il sera possible de savoir si les activités humaines induisent une diminution d'abondance de requins récifaux via des processus autres que l'extraction directe.

Une amélioration importante des connaissances dans le domaine des recensements de requins, d'évaluation de leur comportement et de leur stratégie d'alimentation peut être réalisée en associant plusieurs méthodes. Par exemple, en associant les déploiements de caméras appâtées avec les marquages acoustiques (i.e. ajouter des récepteurs acoustiques sur les dispositifs appâtés capables de filmer en stéréoscopie), il sera possible de (1) évaluer la capacité de la vidéo stéréoscopique à enregistrer un requin présent dans la zone, (2) évaluer la surface d'attraction du dispositif appâté, (3) apporter des informations cruciales sur le comportement d'alimentation opportuniste et (4) confronter la théorie du "*optimal foraging*" (mouvements et distances parcourues minimisés pour optimiser la prise alimentaire en réduisant les dépenses énergétiques).

6.6.2 Embarquer des caméras sur les individus

L'installation de caméras sur les individus permet de supprimer les biais comportementaux liés à la présence humaine et facilite la prise de données pour les individus élusifs. De plus, cette méthode permet d'exploiter les capacités physiques des espèces en s'affranchissant des contraintes physiologiques des plongeurs telles que la profondeur, le temps d'immersion ou l'accès à des zones hors d'atteinte (e.g. canyons, monts sous-marins).

Cette méthode permettra de mesurer les paramètres des déplacements des individus (e.g. profondeur, vitesse, orientation, position) et obtenir des informations jusqu'à présent inaccessibles notamment sur les comportements d'agrégation, l'utilisation des habitats, les comportements alimentaires (e.g. taux de rencontre avec les proies, succès de capture, temps de poursuite/manipulation) ou les comportements de reproduction.

Cette méthode permettra également de mieux comprendre les interactions homme-requin engendrant des altérations comportementales (Chap. 5) et d'évaluer leur impact sur la condition physique des individus. Elle permettra également la prise de données sur d'autres espèces. Ces informations complètent celles apportées par le marquage acoustique et permet une compréhension globale des processus écologiques liés à une population et l'impacts des activités humaines sur ceux-ci.

A l'heure actuelle, l'autonomie des caméras est un facteur limitant. Celles-ci sont déployées pendant seulement quelques heures et ne permettent pas de définir statistiquement l'utilisation des micro-habitats (e.g. récifs, fonds sableux, algueraies, mangroves). De la même façon, la probabilité d'enregistrer des prises alimentaires ou des comportements de reproduction reste faible sur un tel intervalle de temps. De plus, le marquage peut induire un comportement biaisé sur une certaine période de temps. Le pas technologique à franchir dans ce domaine est la mise au point de caméras pouvant être fixées sur des individus pendant plusieurs jours et/ou se déclenchant après une période de temps déterminée. La prise de données du point de vue d'un prédateur changera radicalement la prise de données qui sera basée sur l'individu (non plus sur la population) et qui pourra révéler des informations inédites.

6.6.3 Enregistrer les espèces absentes lors de l'échantillonnage: l'ADN environnemental

Une des possibilités pour se soustraire aux biais d'échantillonnage dus au comportement dans les zones anthropisées et enregistrer les espèces rares est l'utilisation d'une méthode capable de recenser les individus absent lors de la prise de données. Cette idée peut sembler contre-intuitive

au premier abord. Cependant, celle-ci part du constat que les individus laissent des traces ADN (e.g. mucus, peau, fèces) dans le milieu extérieur. Ces fragments d'ADN se dégradent généralement au bout de 24h et constituent ce que l'on appelle l'ADN environnemental (ADNe, Taberlet et al. 2012). La présence de ces fragments dans la colonne d'eau est un marqueur de la présence des espèces qui peuvent donc être recensées même en absence d'individus (Bohmann et al. 2014). Cette méthode est particulièrement utile pour les espèces nocturnes ou cryptiques. La grande majorité des relevés de biodiversité marine ont lieu de jour à cause des contraintes logistiques et le manque de visibilité. Le requin pointe blanche de récif (*Triacodon obesus*), par exemple, reste près du fond le jour et est plus actif la nuit où ses mouvements verticaux dans la colonne sont plus fréquents (Fitzpatrick et al. 2011). L'abondance de cette espèce peut donc être sous estimée par les méthodes classiques de recensement. Dans le cas des requins plus farouches en présence de l'homme, l'ADN environnemental peut révéler et quantifier l'abondance de requins et palier aux biais des échantillonnages visuels. De plus, les requins (chondrichthyens) sont plus facilement identifiables car plus éloignés phylogénétiquement de la plupart des poissons (ostéichthyens). Cette innovation importante est en cours de développement pour le milieu marin et £1.25 million viennent d'être soulevés pour financer le projet SeaDNA mené par Stefano Mariani (University of Manchester). Ce projet évaluera l'efficacité de l'ADN environnemental pour le recensement des requins. Si cette méthode est validée, ses applications seront très nombreuses allant de la détection d'espèces mobiles à la détermination d'assemblages plus anciens par récupération de fragments d'ADN préservés.

Les travaux de cette thèse ont permis de dresser un bilan relativement exhaustif des populations de requins récifaux en Nouvelle-Calédonie, de déterminer l'impact de la proximité humaine sur leur diversité, leur abondance et leur comportement et d'évaluer l'efficacité des mesures de gestion pour les protéger. Les limitations inhérentes à la méthode d'échantillonnage telles que les altérations comportementales, le caractère ponctuel des déploiements de caméras appâtées et le coût élevé des missions océanographiques soulignent la nécessité de mettre en place de nouvelles méthodes de recensement. Les innovations technologiques actuelles telles que la miniaturisation des caméras et des senseurs ou l'utilisation d'outils génétiques offrent aujourd'hui un large panel méthodologique permettant d'obtenir des données inédites sur des prédateurs essentiels mais encore largement méconnus.

RÉFÉRENCES



Références

- Akaike H (1998) Information Theory and an extension of the maximum likelihood. *Springer Series in Statistics*, 199-213.
- Albins MA, Hixon MA (2011) Worst case scenario: potential long-term effects of invasive predatory lionfish (*Pterois volitans*) on Atlantic and Caribbean coral-reef communities. *Environmental Biology of Fish*, **96**, 1151-1157.
- Allen AP, Brown JH, Gillooly JF (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297, 1545.
- Allen GR (2008) Conservation hotspots of biodiversity and endemism for Indo-Pacific coral reef fishes. *Aquatic Conservation*, **18**, 541-556.
- Andréfouët S, Cabioch G, Flamand B, Pelletier B (2009) A reappraisal of the diversity of geomorphological and genetic processes of New Caledonia coral reefs: a synthesis from optical remote sensing, coring and acoustic multibeam observations. *Coral Reefs*, **28**, 691-707.
- Andréfouët S, Muller-Karger F, Robinson J, Kranenburg C, Torres-Pulliza D, Spraggins S, Murch B (2006) Global assessment of modern coral reef extent and diversity for regional science and management applications: a view from space. In *Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium*, Okinawa, Japan.
- Andréfouët S, Torres-Pulliza D (2004) Atlas des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. *IFRECOR Nouvelle-Calédonie*, IRD, Nouméa, 26p + 22 planches.
- Andréfouët S, Wantiez L (2010) Characterizing the diversity of coral reef habitats and fish communities found in a UNESCO world heritage site: the strategy developed for lagoons of New Caledonia. *Marine Pollution Bulletin*, **61**, 612-620.
- Aronson LR, Aronson FR, Clark E (1967) Instrumental conditioning and light-dark discrimination in young nurse sharks. *Bulletin of Marine Science*, **17**, 249-256.
- Baille JS, Jegat P (2012) La situation minière de 1978 à nos jours in Bonvallet J, Gay JC, Habert E (coord) 2012, Atlas de la Nouvelle-Calédonie, Marseille -Nouméa, IRD-Congrès de la Nouvelle-Calédonie, 272p.
- Barnett A, Abrantes KG, Seymour J, Fitzpatrick R (2012) Residency and spatial use by reef sharks of an isolated seamount and its implications for conservation. *PLoS ONE*, **7**, e36574.
- Barr BW, Kliskey AD (2014) Perceptions of wilderness and their application to ocean and coastal waters. *Ocean and Coastal Management*, **96**, 1-11.
- Baum JK, Kehler D, Myers RA (2005) Robust estimates of decline for pelagic shark populations in the northwest Atlantic and Gulf of Mexico. *Fisheries*, **30**, 27-30.
- Baum JK, Myers RA (2004) Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the gulf of Mexico. *Ecology Letters*, **7**, 135-145.
- Baum JK, Myers RA, Kehler DG, Worm B, Harley SJ, Doherty PA (2003) Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science*, **299**, 389-392.
- Baum JK, Worm B (2009) Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 699-714.

Références

- Beale CM, Monaghan P (2004) Human disturbance: people as predation-free predators ? *Journal of Applied Ecology*, **41**, 335-343.
- Beerkircher LR, Cortés E, Shivji M (2002) Characteristics of shark bycatch observed on pelagic longlines off the southeastern United States, 1992-2000. *Marine Fisheries Review*, **64**, 40-49.
- Bejder L, Samuels A, Whitehead H, Finn H, Allen S (2009) Impact assessment research: use and misuse of habituation, sensitisation and tolerance in describing wildlife response to anthropogenic stimuli. *Marine Ecology Progress Series*, **395**, 177-185.
- Bejder L, Samuels A, Whitehead H, Gales N, Mann J, Connor R, Heithaus M, Watson-Capps J, Flaherty C, Krützen M (2006) Decline in relative abundance of bottlenose dolphins exposed to long-term disturbance. *Conservation Biology*, **20**, 179-1798.
- Beldade R, Holbrook SJ, Schmitt RJ, Planes S, Malone D, Bernardi G (2012) Larger female fish contribute disproportionately more to self-replenishment. *Proceedings of the royal society Biological sciences*, **279**, 2116–2121.
- Bellwood DR, Hoey AS, Hughes TP (2011) Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proceedings of the royal society Biological sciences*, DOI: 10.1098/rspb.2011.1906.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature*, **429**, 827-833.
- Bellwood DR, Hughes TP, Hoey AS (2006) Sleeping functional group drives coral-reef recovery. *Current Biology*, **16**, 2434-2439.
- Blanchard JL, Jennings S, Law R, Castle MD, McCLoghrie P, Rochet MJ, Benoît E (2009) How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs ? *Journal of Animal Ecology*, **78**, 270-280.
- Block BA, Jonsen ID, Jorgensen SJ, Winship AJ, Shaffer SA, Bograd SJ, Hazen EL, Foley DG, Breed GA, Harrison A-L, Ganong JE, Swithenbank A, Castleton M, Dewar H, Mate BR, Shillinger GL, Schaefer KM, Benson SR, Weise MJ, Henry RW, Costa DP (2011) Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, **475**, 86-90.
- Bohmann K, Evans A, Gilbert MTP, Carvalho GR, Creer S, Knapp M, Yu DW, de Druyn M (2014) Environmental DNA for wildlife biology and biodiversity monitoring. *Trends in Ecology and Evolution*, **6**, 358-367.
- Bond ME, Babcock EA, Pikitch EK, Abercombrie D L, Lamb N F, Chapman DD (2012) Reef sharks exhibit site-fidelity and higher relative abundance in marine reserves on the mesoamerican barrier reef. *PLoS ONE*, **7**, e32983.
- Bonfils R (1999) Marine protected areas as a shark fisheries management tool. In *Proceedings of the 5th IndoPacific Fish Conference*, Nouméa, 1997, 217-230.
- Bouchet PJ, Meeuwig JJ (2015) Drifting baited stereo-videography: a novel sampling tool for surveying pelagic wildlife in offshore marine reserves. *Ecosphere*, **6**, 8. DOI: 10.1890/ES14-00380.1.
- Brena PF, Mourier J, Planes S, Clua E (2015) Shark and ray provisioning: functional insights into behavioral, ecological and physiological responses across multiple scales. *Marine Ecology Progress Series*, **538**, 273-283.

- Brewer TD, Cinner JE, Fisher R, Green A, Wilson SK (2012) Market access, population density, and socioeconomic development explain diversity and functional group biomass of coral reef fish assemblages. *Global Environmental Change*, **22**, 399-406.
- Brown C, Laland K (2003) Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries*, **4**, 280-288.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771-1789.
- Bruce BD, Bradford RW (2013) The effects of shark cage-diving operations on the behaviour and movements of white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the Neptune Islands, South Australia. *Marine Biology*, **160**, 889-907.
- Brunnschweiler JM, Abrantes KG, Barnett A (2014) Long-term changes in species composition and relative abundances of sharks at a provisioning site. *PLoS One*, **9**, e86682.
- Brunnschweiler JM, Barnett A (2013) Opportunistic visitors: long-term behavioural response of bull sharks to food provisioning in Fiji. *PLoS ONE*, **8**, e58522.
- Brunnschweiler JM, Ward-Paige CA (2014) Shark fishing and tourism. *Oryx*, **48**, 486-487.
- Bruno JF, Precht WF, Vroom PS, Aronson RB (2014) Coral reef baselines: how much macroalgae is natural? *Marine Pollution Bulletin*, **80**, 24-29.
- Burke L, Reytar K, Spalding M, Perry A (2011) Reefs at risk revisited. World Resource Institute, Washington, 130p.
- Cappo M, Harvey ES, Shortis M (2006) Counting and measuring fish with baited video techniques - an overview. *Australian Society for Fish Biology Workshop Proceedings*, 101-114.
- Cappo M, Speare P, De'ath G (2004) Comparison of baited remote underwater video stations (BRUVS) and prawn (shrimp) trawls for assessments of fish bio-diversity in inter-reefal areas of the Great Barrier Reef Marine Park. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **302**, 123-152.
- Carr LA, Stier AC, Fietz K, Montero I, Gallagher AJ, Bruno JF (2013) Illegal shark fishing in the Galapagos Marine Reserve. *Marine Policy*, **39**, 317-321.
- Carrier JC, Pratt HL (1998) Habitat management and closure of a nurse shark breeding and nursery ground. *Fisheries Research*, **39**, 209-213.
- Catlin J, Hughes M, Jones T, Jones R, Campbell R (2013) Valuing individual animals through tourism: science or speculation. *Biological Conservation*, **157**, 93-98.
- Chapman DD, Pikitch EK, Babcock E, Shivji MS (2005) Marine reserve design and evaluation using automated acoustic telemetry: a case study involving coral reef associated sharks in the mesoamerican Caribbean. *Marine Technology Journal*, **39**, 42-55.
- Cinner JE, Graham NAJ, Huchery C, MacNeil MA (2012) Global effects of local human population density and distance to markets on the condition of coral reef fisheries. *Conservation Biology*, **27**, 453-458.
- Cinner JE, McClanahan TR, Daw TM, Graham AJ, Maina J, Wilson SK, Hughes TP (2009) Linking social and ecological systems to sustain coral reef fisheries. *Current Biology*, **19**, 206-212.

Références

- Cisneros-Montemayor AM, Barnes-Mauthe M, Al-Abdulzarrak D, Navarro-Holmes E, Sumaila UR (2013) Global economic value of shark ecotourism: implications for conservation. *Oryx*, **47**, 381-388.
- Ciuti S, Northrup JM, Muhly TB, Simi S, Musiani M, Pitt JA, Boyce MS (2012) Effects of humans on behaviour of wildlife exceed those of natural predators in a landscape of fear. *PLoS ONE*, **7**, e50611.
- Clarke SC, McAllister MK, Milner-Gulland EJ, Kirkwood GP, Michielsens CGJ, Agnew DJ, Pikitch EK, Nakano H, Shivji MS (2006) Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. *Ecology Letters*, **9**, 1115-1126.
- Clarke SC, Milner-Gulland EJ, Bjørndal T (2007) Social, Economic, and regulatory drivers of the shark fin trade. *Marine Resource Economics*, **22**, 305-327.
- Constantine R, Brunton DH, Dennis T (2004) Dolphin-watching tour boats change bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) behaviour. *Biological Conservation*, **117**, 299-307.
- Cortés E (2004) Life history patterns, demography, and population dynamics. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, 449-469.
- Costa GC (2009) Predator size, prey size, and dietary niche breadth relationships in marine predators. *Ecology*, **90**, 2014-2019.
- Costanza R, de Groot R, Sutton P, van der Ploeg S, Anderson SJ, Kubiszewski I, Farber S, Turner RK (2014) Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, **26**, 152-158.
- Cozar A, Echevarria F, Gonzalez-Gordillo JI, Irigoien X, Ubeda B, Hernandez-Leon S, Palma AT, Navarro S, Garcia-de-lomas J, Ruiz A, Fernandez-de-Puelles ML, Duarte CM (2014) Plastic debris in the open ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 10239-10244.
- Creel S, Christianson D (2008) Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 194-201.
- Cressey D (2011) Uncertain sanctuary. *Nature*, **480**, 166-167.
- Crooks KR, Soulé ME (1999) Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*, **400**, 563-566.
- D'agata S, Mouillot M, Kulbicki M, Andrefouët S, Bellwood DR, Cinner JE, Cowman PF, Kronen M, Pinca S, Vigliola L (2014) Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. *Current Biology*, **24**, 1-6.
- De Roos AM & Persson L (2002) Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 12907-12912.
- Dell'Apa A, Smith MC, Kaneshiro-Pineiro MY (2014) The influence of culture on the international management of shark finning. *Environmental Management*, **54**, 151-161.
- Dent F, Clarke S (2015) State of the global market for shark products. *FAO fisheries and aquaculture technical paper*, **590**, 187p.

- Dent F, Clarke S (2015) State of the global market for shark products. *FAO Fisheries and Aquaculture technical paper*, ISSN 2070-7010, 196p.
- Deutsch C, Ferrel A, Seibel B, Pörtner H-O, Huey RB (2015) Climate change tightens a metabolic constraint on marine habitats. *Science*, **348**, 1132-1135.
- Dorman SR, Harvey ES, Newman SJ (2012) Bait effects in sampling coral reef fish assemblages with stereo-BRUVs. *PLoS ONE*, **7**, e41538.
- Doropoulos C, Hyndes GA, Abecasis D, Vergès A (2013) Herbivores strongly influence algal recruitment in both coral- and algal-dominated coral reef habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **486**, 153-164.
- Dulvy NK (2006) Conservation biology: strict marine protected areas prevent reef shark declines. *Current Biology*, **16**, 989-991.
- Dulvy NK (2013) Super-sized MPAs and the marginalization of species conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **23**, 357-362.
- Dulvy NK, Baum JK, Clarke S, Compagno LJV, Cortés E, Domingo A, Fordham S, Fowler S, Francis MP, Gibson C, Martinez J, Musick JA, Soldo A, Stevens JD, Valenti S (2008) You can swim but you can't: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **18**, 459-482.
- Dulvy NK, Fowler SL, Musick JAM, Cavanagh RD, Kyne PM, Harrison LR, Carlson JK, Davidson LNK, Fordham SV, Francis MP, Pollock CM, Simpfendorfer CA, Burgess GH, Carpenter KE, Compagno LJV, Ebert DA, Gibson C, Heupel MR, Livingstone SR, Sanciangco JC, Stevens JD, Valenti S, White WT (2014) Extinction risk and conservation of the world's shark and rays. *ELife*, **3**, e00590.
- Dulvy NK, Sadovy Y, Reynolds JD (2003) Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries*, **4**, 25-64.
- Edgar GJ, Stuart-Smith RD, Willis TJ, Kininmonth S, Baker SC, Banks S, Barrett NS, Becerro MA, Bernard ATF, Berkhout J, Buxton CD, Campbell SJ, Cooper AT, Davey M, Edgar SC, Försterra G, Galván DE, Irigoyen AJ, Kushner DJ, Moura R, Parnell PE, Shears NT, Soler G, Strain EMA, Thomson RJ (2014) Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, **506**, 216-220.
- Elith J, Leathwick JR, Hastie T (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 802-813.
- Ernest SKM, Enquist BJ, Brown JH, Charnov EL, Gillooly JF, Savage VM, White EP, Smith FA, Hadly EA, Haskell JP, Lyons SK, Maurer BA, Niklas KJ, Tiffney B (2003) Thermodynamic and metabolic effects on the scaling of production and population energy use. *Ecology Letters*, **6**, 990-995.
- Espinoza M, Cappo M, Heupel MR, Tobin AJ, Simpfendorfer CA (2014) Quantifying shark distribution patterns and species-habitat associations: implications of marine park zoning. *PLoS ONE*, **9**, e106885.
- Essington TE, Beaudreau AH, Wiedenmann J (2006) Fishing through marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 3171-3175.
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen T, Paine RT, Pickett EK, Ripple WJ, Sandin SA, Scheffer M,

Références

- Schoener TW, Shurin JB, Sinclair ARE, Soulé ME, Virtanen R, Wardle DA (2011) Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, **333**, 301-306.
- Farkas A, Salánki J, Specziár A (2003) Age- and size-specific patterns of heavy metals in the organs of freshwater fish *Abramis brama* L. populating a low-contaminated site. *Water Research*, **37**, 959–964.
- Ferretti F, Worm B, Britten GL, Heithaus MR, Lotze HK (2010) Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters*, **13**, 1055-1071.
- Field IC, Meekan MG, Buckworth RC, Bradshaw CJA (2009) Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. *Advances in Marine Biology*, **56**, 275-363.
- Fisher MR, Ditton RB (1993) A social and economic characterization of the U.S. gulf of Mexico recreational shark fishery. *Marine Fisheries Review*, **55**, 21-27.
- Fitzpatrick R, Abrantes KG, Seymour J, Barnett A (2011) Variation in depth of whitetip reef sharks: does provisioning ecotourism change their behaviour ? *Coral Reefs*, **30**, 569-577.
- Foale S, Cohen P, Januchowski-Hartley S, Wenger A, Maintyre M (2011) Tenure and taboos: origins and implications for fisheries in the Pacific. *Fish and Fisheries*, **12**, 357-369.
- Fox J, Weisberg S (2011) An R Companion to Applied Regression. SAGE Publications, London, UK, 472p.
- Frank KT, Petrie B, Choi JS, Leggett WC (2005) Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, **308**, 1621-1623.
- Fricke R, Kulbicki M, Wantiez L (2011) Checklist of the fishes of New Caledonia, and their distribution in the Southwest Pacific Ocean (Pisces). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie*, **4**, 341-463.
- Frid A, Dill L (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Biology*, **6**, 11.
- Friedlander AM, DeMartini EE (2002) Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Marine Ecology Progress Series*, **230**, 253-264.
- Friedlander AM, Sandin SA, DeMartini EE, Sala E (2010) Spatial patterns of the structure of reef fish assemblages at a pristine atoll in the central Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **410**, 219-231.
- Friedman JH (2002) Stochastic gradient boosting. *Computational Statistics and Data Analysis*, **38**, 367-378.
- Gaines SD, White C, Carr MH, Palumbi SR (2010) Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 18286-18293.
- Gallagher AJ, Hammerschlag N (2011) Global shark currency: the distribution, frequency, and economic value of shark ecotourism. *Current Issue in Tourism*, **14**, 797-812.
- Gallagher AJ, Vianna MSG, Papastamatiou YP, Macdonald C, Guttridge TL, Hammerschlag N (2015) Biological effects, conservation potential, and research priorities of shark diving tourism. *Biological Conservation*, **184**, 365-379.

- Gannon R, Taylor MD, Suthers IM, Gray CA, van der Meulen DE, Smith JA, Payne NL (2014) Thermal limitation of performance and biogeography in a free-ranging ectotherm: insights from accelerometry. *Journal of Experimental Biology*, **217**, 3033-3037.
- Gardiner JM, Atema J, Hueter J, Motta PJ (2014) Multisensory integration and behavioural plasticity in sharks from different ecological niches. *PLoS ONE*, **9**, e93036.
- Genner MJ, Sims DW, Southward AJ, Budd GC, Masterson P, Mchugh M, Rendle P, Southall EJ, Wearmouth VJ, Hawkins SJ (2010) Body size-dependent responses of a marine fish assemblage to climate change and fishing over a century-long scale. *Global Change Biology*, **16**, 517–527.
- Giglio VJ, Luiz OJ, Gerhardinger LC (2015) Depletion of marine megafauna and shifting baselines among artisanal fishers in eastern Brazil. *Animal Conservation*, **18**, 348-358.
- Goetze JS, Fullwood LAF (2013) Fiji's largest marine reserve benefits reef sharks. *Coral Reefs*, **32**, 121-125.
- Gontard T, de Coudenhove G (2013) Etude de veille économique: la filière pêche en Nouvelle-Calédonie. Lettre d'information sur les pêches de la CPS n°141, 29-36.
- Graham NAJ, Bellwood DR, Cinner JE, Hughes TP, Norström AV, Nyström M (2013) Managing resilience to reverse phase shifts in coral reefs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**, 541-548.
- Graham NAJ, McClanahan TR (2013) The last call for marine wilderness ? *BioScience*, **63**, 397-402.
- Graham NAJ, Spalding MD, Sheppard CRC (2010) Reef shark declines in remote atolls highlight the need for multi-faceted conservation action. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **20**, 543-548.
- Grubbs RD (2010) Ontogenic shifts in movements and habitats use. In *Sharks and their relatives II* (Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR, eds), 319p. Boca Raton, CRC Press.
- Guttridge TL, Myrberg AA, Porcher IF, Sims DW, Krause J (2009) The role of learning in shark behaviour. *Fish and Fisheries*, **10**, 450-469.
- Hammerschlag N, Gallagher AJ, Lazarre DM (2011) A review of shark satellite tagging studies. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, **398**, 1-8.
- Hardinge J, Harvey ES, Saunders BJ, Newman SJ (2013) A little bait goes a long way: The influence of bait quantity on a temperate fish assemblage sampled using stereo-BRUVs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **449**, 250-260.
- Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tormanek L, Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, **9**, 228-241.
- Harrison MJ, McCabe BPM (1979) A Test for Heteroscedasticity Based on Ordinary Least Squares Residuals. *Journal of the American Statistical Association*, **74**, 494–499.
- Harvey ES, Cappo M, Butler J, Hall N, Kendrick G (2007) Bait attraction affects the performance of remote underwater video stations in assessment of demersal fish community structure. *Marine Ecology Progress Series*, **350**, 245–254.

Références

- Harvey ES, Fletcher D, Shortis MR, Kendrick GA (2004) A comparison of underwater visual distance estimates made by scuba divers and a stereo-video system: implications for underwater visual census of reef fish abundance. *Marine and Freshwater Research*, **55**, 573–580.
- Harvey ES, Fletcher D, Shortis M (2001) Improving the statistical power of length estimates of reef fish: a comparison of estimates determined visually by divers with estimates produced by a stereo-video system. *Fisheries Bulletin*, **99**, 72–80.
- Harvey ES, Fletcher D, Shortis M (2002) Estimation of reef fish length by divers and by stereo-video: A first comparison of the accuracy and precision in the field on living fish under operational conditions. *Fisheries Research*, **57**, 255–265.
- Harvey ES, Goetze J, McLaren B, Langlois T, Shortis MR (2010) Influence of range, angle of view, image resolution and image compression on underwater stereo-video measurements: high-definition and broadcast-resolution video cameras compared. *Marine Technology Society Journal*, **44**, 75-85.
- Harvey ES, Shortis M (1995) A system for stereo-video measurement of sub-tidal organisms. *Marine Technological Society Journal*, **29**, 10-22.
- Harvey ES, Shortis M (1998) Calibration stability of an underwater stereo-video system: implications for measurement accuracy and precision. *Marine Technology Society Journal*, **329**, 3-17.
- Harvey ES, Shortis M, Stadler M, Cappo M (2002)b. A Comparison of the Accuracy and Precision of Measurements from Single and Stereo-Video Systems. *Marine Technology Society Journal*, **36**, 38-49.
- Hays GC, Scott R (2013) Global patterns for upper ceilings on migration distance in sea turtles and comparisons with fish, birds and mammals. *Functional Ecology*, **27**, 748-756.
- Heithaus MR, Dill LM (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, **83**, 480-491.
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Dill LM, Fourqueran JW, Burkholder D, Thomson J, Bejder L (2007) State-dependent risk-taking by green sea turtles mediates top-down effects of tiger shark intimidation in a marine ecosystem. *The Journal of Animal Ecology*, **76**, 837-844.
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 202-210.
- Heithaus MR, Wirsing AJ, Burkholder D, Thompson J, Dill LM (2009) Towards a perspective framework for predator risk effects: the interaction of landscape features and prey escape tactics. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 556-562.
- Hepp J, Wilson EG (2014) Shark conservation efforts as diverse as shark themselves. In Techera EJ, Klein N, *Shark conservation, governance and management*, Routledge, New York.
- Hervé M (2014) RVAideMemoire: Diverse basic statistical and graphical functions. R package version 0.9-32. <http://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>.
- Heupel MR, Carlson JK, Simpfendorfer CA (2007) Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series*, **337**, 287-297.

- Heupel MR, Hueter RE (2002) Importance of prey density in relation to the movement patterns of juvenile blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) within a coastal nursery area. *Marine & Freshwater Research*, **53**, 543-550.
- Heupel MR, Knip DM, Simpfendorfer CA, Dulvy N (2014) Sizing up the ecological role of sharks as predators. *Marine Ecology Progress Series*, **495**, 291-298.
- Heupel MR, Simpfendorfer CA (2011) Estimation of mortality of juvenile blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, within a nursery area using telemetry data. *Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques*, **59**, 624-632.
- Heupel MR, Simpfendorfer CA (2014) Importance of environmental and biological drivers in the presence and space use of a reef-associated shark. *Marine Ecology Progress Series*, **496**, 47-57.
- Heupel MR, Simpfendorfer CA (2015) Long-term movement patterns of a coral reef predator. *Coral Reefs*, DOI: 10.1007/s00338-015-1272-4.
- Heupel MR, Simpfendorfer CA, Fitzpatrick R (2010) Large-scale movement and reef fidelity of grey reef sharks. *PloS ONE*, **5**, e9650.
- Heupel MR, Williams AJ, Welch DJ, Ballagh A, Mapstone BD, Carlos G, Davies C, Simpfendorfer CA, (2009) Effects of fishing on tropical reef associated shark populations on the Great Barrier Reef. *Fisheries Research*, **95**, 350-361.
- Hijmans RJ, Phillips S, Leathwick J, Elith J (2013) dismo: Species distribution modeling, R package ver. 0.9-3, <<http://CRAN.R-project.org/package=dismo>>.
- Hill J, Wilkinson C (2004) Methods for ecological monitoring of coral reefs: A resource for managers, version 1. Australian Institute of Marine Science (AIMS), Townsville, Australia, 117p.
- Hobson ES (1963) Feeding behavior in three species of sharks. *Pacific Science*, **17**, 171-194.
- Holmes TH, Wilson SK, Travers MJ, Langlois TJ, Evans RD, Moore G, Douglas RA, Shedrawi G, Harvey ES, Hickey B (2013) A comparison of visual- and stereo-video-based fish community assessment methods in tropical and temperate marine waters of Western Australia. *Limnology and Oceanography: Methods*, **7**, 337-350.
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, **301**, 929-933.
- Hussey NE, MacNeil MA, Siple MC, Popp BN, Dudley SFJ, Fisk AT (2015) Expanded trophic complexity among large sharks. *Food Webs*, **4**, 1-7.
- IREMIA (*Institut de recherche en mathématiques et informatique appliquées*), LIM (*Laboratoire d'informatique et de mathématiques*) (2008) Base de connaissances sur les coraux des Mascareignes: grâce aux TIC, technologies de l'information et de la communication, mieux connaître la biodiversité pour mieux la préserver. *Université de la Réunion*, Saint-Denis, la Réunion.
- Jackson JBC (2001) What was natural in the coastal oceans ? *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, **98**, 5411-5418.

Références

- Jackson JBC (2008) Ecological extinction and evolution in the brave new ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United of America*, **105**, 11458-11465.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, **293**, 629-637.
- Januchowski-Hartley FA, Graham NAJ, Cinner JE, Russ GR (2013) Spillover of fish naïveté from marine reserves. *Ecology Letters*, **16**, 191-197.
- Jetz W, Carbone C, Fulford J, Brown JH (2004) The scaling of animal space use. *Science*, **306**, 266-268.
- Johnson R, Kock A (2006) South Africa's white shark cage-diving industry - is their cause for concern? In Nel DC & Peschak TP (eds) Finding a balance: White shark conservation and recreational safety in the inshore waters of Cape Town, South Africa; proceedings of a specialist workshop. WWF South Africa Report Series.
- Juhel JB, Wantiez L, Mouillot D, Mailau S, Vigliola L (2014) Occurrence of sub-adult tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in a small and very remote atoll lagoon. *Marine Biodiversity*, **45**, 151-152.
- Katsanevakis S, Weber A, Pipitone C, Leopold M, Cronin M, Scheidat M, Doyle TK, Buhl-Mortensen P, D'Anna G, de Boois IJ, Dalpadado P, Damalas D, Fiorentino F, Garofalo G, Giacalone VM, Hawley K, Issaris Y, Jansen J, Knight C, Knittweiss L, Kröncke I, Mirto S, Muxika I, Reiss H, Skjoldal HR, Vöge S (2012) Monitoring marine population and communities: methods dealing with imperfect detectability. *Aquatic Biology*, **16**, 31-52.
- Kinney MJ, Simpfendorfer CA (2009) Reassessing the value of nursery areas to shark conservation and management. *Conservation Letters*, **2**, 53-60.
- Knip DM, Heupel M, Simpfendorfer C (2012) Evaluating marine protected areas for the conservation of tropical coastal sharks. *Biological Conservation*, **148**, 200-209.
- Knip DM, Heupel M, Simpfendorfer C, Tobin AJ, Moloney J (2011) Ontogenetic shifts in movement and habitat use of juvenile pigeye sharks *Carcharhinus amboinensis* in a tropical nearshore region. *Marine Ecology Progress Series*, **425**, 233-246.
- Knowlton N, Brainard RE, Fisher R, Moews M, Plaisance L, Caley MJ (2010) Coral reef biodiversity in McIntyre A D (2010) *Life in the world's ocean Diversity, Distribution, and abundance*. Blackwell Publishing, Oxford, United Kingdom.
- Komyakova V, Munday PL, Jones GP (2013) Relative importance of coral cover, habitat complexity and diversity in determining the structure of reef fish communities. *PLoS ONE*, **8**, e83178.
- Kulbicki M, Sarramegna S (1999) Comparison of density estimates derived from strip transect and distance sampling for underwater visual censuses: a case study of Chaetodontidae and Pomacanthidae. *Aquatic Living Resources*, **12**, 315-325.
- Labrosse P, Fichez R, Farman R, Adams T (2000) New Caledonia. C.R.C. Sheppard (Ed.) *Seas at the Millenium: an environmental evaluation*, Pergamon, Amsterdam, 723-736.
- Labrosse P, Kulbicki M, Ferraris J (2002) Underwater visual fish census surveys. Proper use and implementation. *Reef resource assessment tools. Noumea, New Caledonia: Secretariat of the Pacific Community*, 54 p.

- Langlois TJ, Fitzpatrick BR, Fairclough DV, Wakefield CB, Hesp SA, Mclean DL, Harvey ES, Meeuwig JJ (2012) Similarities between Line Fishing and Baited Stereo-Video Estimations of Length-Frequency: Novel Application of Kernel Density Estimates. *PLoS ONE*, **7**, e45973.
- Lea JSE, Wetherbee BM, Queiroz N, Burnie N, Aming C, Sousa LL, Mucientes GR, Humphries NE, Harvey GM, Sims DW, Shivji MS (2015) Repeated, long-distance migrations by a philopatric predator targeting highly contrasting ecosystems. *Science Reports*, **5**, 11202.
- Letessier TB, Kawaguchi S, King R, Meeuwig JJ, Harcourt R, Cox MJ, (2013)a. A robust and economical underwater stereo video system to observe Antarctic krill (*Euphausia superba*). *Open Journal of Marine Biology*, **3**, 148–153.
- Letessier TB, Bouchet PJ, Reisser J, Meeuwig JJ (2014) Baited videography reveals remote foraging and migration behaviour of sea turtles. *Marine Biodiversity*, DOI 10.1007/s12526-014-0287-3.
- Letessier TB, Juhel JB, Vigliola L, Meeuwig JJ (2015) Low-cost small action cameras in stereo generates accurate underwater measurements of fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **466**, 120-126.
- Letessier TB, Meeuwig JJ, Gollock M, Groves L, Bouchet PJ, Chapuis L, Vianna GMS, Kemp K, Koldewey HJ (2013)b. Assessing pelagic fish populations: The application of demersal video techniques to the mid-water environment. *Methods in Oceanography*, **8**, 41–55.
- Liang CK, Peng YC, Chen H (2005) Rolling shutter distortion correction. *SPIE Proceedings*, DOI:10.1117/12.632671.
- Lotze HK, Worm B (2009) Historical baselines for large marine animals. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 254-262.
- Lowe CG, Wetherbee BM, Crow GL, Tester AL (1996) Ontogenic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes*, **47**, 203-211.
- MacLeod CD, MacLeod R, Learmonth JA, Cresswell W, Pierce GJ (2014) Predicting population-level risk effects of predation from the responses of individuals. *Ecology*, **95**, 2006-2015.
- MacNeil MA, Carlson JK, Beerkircher LR (2009) Shark depredation rates in pelagic longline fisheries: a case study from the Northwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, **66**, 000-000.
- MacNeil MA, Graham NAJ, Cinner JE, Wilson SK, Williams ID, Maina J, Newman S, Friedlander AM, Jupiter S, Polunin NVC, McClanahan TR (2015) Recovery potential of the world's coral reef fishes. *Nature*, **520**, 341-3440.
- Madin EMP, Dill LM, Ridlon AD, Heithaus MR, Warner RR (2015) Human activities change marine ecosystems by altering predation risk. *Global Change Biology*, DOI: 10.1111/gcb.13083
- Madin EMP, Gaines SD, Warner RR (2010) Field evidence for pervasive indirect effects of fishing on prey foraging behaviour. *Ecology*, **91**, 3563-3571.
- Mallet D (2014) Des systèmes vidéos pour étudier l'ichtyofaune: application a l'analyse des variations spatiales et temporelles dans les lagons de Nouvelle-Calédonie. PhD Thesis, University of New Caledonia.
- Mallet D, Pelletier D (2014) Underwater video techniques for observing coastal marine biodiversity: A review of sixty years of publications (1952-2012). *Fisheries Research*, **154**, 44-62.

Références

- Mandelman JW, Cooper PW, Werner TB, Lagueux KM (2008) Shark bycatch and depredation in the U.S. Atlantic pelagic longline fishery. *Review in Fish Biology and Fisheries*, **18**, 427-442.
- Marinesque S, Kaplan DM, Rodwell LD (2012) Global implementation of marine protected areas: Is the developing world being left behind ? *Marine Policy*, **36**, 727-737.
- Martin RA (2007) A review of shark agonistic displays: comparison of display features and implications for shark-human interactions. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, **40**, 3-34.
- McCauley DJ, McLean KA, Bauer J, Young HS, Micheli F (2012) Evaluating the performance of methods for estimating the abundance of rapidly declining coastal shark populations. *Ecological Applications*, **22**, 385-392.
- McCauley DJ, Pinsky ML, Palumbi SR, Estes JA, Joyce FH, Warner RR (2015) Marine defaunation: animal loss in the global ocean. *Science*, **347**, 6219.
- McClanahan TR, Graham NAJ, Calnan JM, MacNeil MA (2007) Toward pristine biomass: reef fish recovery in coral reef marine protected areas in Kenya. *Ecological Applications*, **17**, 1055-1067.
- McClanahan TR, Graham NAJ, Calnan JM, MacNeil MA, Muthiga NA, Cinner JE, Bruggemann JH, Wilson SK (2011) Critical thresholds and tangible targets for ecosystem-based management of coral reef fisheries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United of America*, **108**, 17230-17233.
- McClanahan TR, Omukoto JO (2011) Comparison of modern and historical fish catches (AD 750-1400) to inform goals for marine protected areas and sustainable fisheries. *Conservation Biology*, **25**, 945-955.
- McCook LJ, Ayling T, Cappo M, Choat JH, Evans RD, De Freitas DM, Heupel M, Hughes TP, Jones GP, Mapstone B, Marsh H, Mills M, Molloy FJ, Pitcher CR, Pressey RL, Russ GR, Sutton S, Sweatman H, Tobin R, Wachenfeld DR, Williamson DH (2010) Adaptive management of the Great Barrier Reef: A globally significant demonstration of the benefits of networks of marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 18278-18285.
- McLean DL, Harvey ES, Meeuwig JJ (2011) Declines in the abundance of coral trout (*Plectropomus leopardus*) in areas closed to fishing at the Houtman Abrolhos Islands, Western Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **406**, 71-78.
- McNeil MA, Graham NAJ, Cinner JE, Wilson SK, Williams ID, Maina J, Newman S, Friedlander AM, Jupiter S, Polunin NVC, McClanahan TR (2015) Recovery potential of the world's coral reef fishes. *Nature*, **520**, 341-344.
- Meyer CG, Holland KN (2012) Autonomous measurement of ingestion and digestion processes in free-swimming sharks. *The Journal of Experimental Biology*, **215**, 3681-3684.
- Miller I, Sweatman H, (2004) Status of coral reefs in Australia and Papua New Guinea in 2004. In *Status of Coral Reefs of the World: 2004*, Wilkinson C, ed. (Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science), 303-335.
- Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, **29**, 215-233.
- Moilanen A, Nieminen M (2002) Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, **83**, 1131-1145.

- Molinos JG, Halpern BS, Schoeman DS, Brown CJ, Kiessling W, Moore PJ, Pandolfi JM, Poloczanska E S, Richardson AJ, Burrows MT (2015) Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Climate Change*. DOI: 10.1038/nclimate2769.
- Monastersky R (2014) Life - a status report. *Nature*, **516**, 159-161.
- Mouillot D, Villéger S, Parravicini V, Kulbicki M, Arias-Gonzalez JE, Bender M, Chabanet P, Floeter SR, Friedlander AM, Vigliola L, Bellwood DR (2014) Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish fauna on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 13757-13762.
- Mourier J, Mills SC, Planes S (2013) Population structure, spatial distribution and life-history traits of blacktip reef sharks *Carcharhinus melanopterus*. *Journal of Fish Biology*, **82**, 979-993.
- Mourier J, Planes S, Buray N (2012) Trophic interactions at the top of the coral reef food chain. *Coral Reefs*, **32**, 285.
- Muggeo V M R (2015) Segmented, R package ver. 0.5-1.4, <<http://CRAN.R-project.org/package=segmented>>.
- Munday PL, Jones GP (1998) The ecological implications of small body size among coral reef fishes. *Oceanographic Marine Biology Annual Review*, **36**, 373-411.
- Munroe SEM, Simpfendorfer CA, Heupel MR (2014) Defining shark ecological specialisation: concepts, context, and examples. *Review in Fish Biology and Fisheries*, **24**, 317-331.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH (2007) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, **315**, 1846-50.
- Myers RA, Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, **423**, 280-283.
- Myers RA, Worm B (2005) Extinction, survival or recovery of large predatory fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences*, **360**, 13-20.
- Nadon MO, Baum JK, Williams ID, McPherson JM, Zgliczynski BJ, Richards BL, Schroeder RE, Brainard RE (2012) Re-creating missing population baselines for Pacific reef sharks. *Conservation Biology*, **26**, 493-503.
- Nelson DR, Johnson RR, McKibben JN, Pittenger GG (1986) Agonistic attacks on divers and submersibles by grey reef sharks, *Carcharhinus amblyrhynchos*: antipredatory or competitive ? *Bulletin of Marine Science*, **38**, 68-88.
- Oksanen J, Blanchet GF, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H (2013) Vegan : Community Ecology, R package ver. 2.0-6, <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- Oliver J, De'ath G, Done T, Williams D (1995) Long-term Monitoring of the Great Barrier Reef. *Status Report Number 1. Australian Institute of Marine Science* 121.
- Olsen EM, Carlson SM, Gjøsaeter J, Stenseth NC (2009) Nine decades of decreasing phenotypic variability in Atlantic cod. *Ecology Letters*, **12**, 622-631.

Références

- Olsen EM, Heino M, Lilly GR, Morgan MJ, Brattey J, Ernande B, Dieckmann U (2004) Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, **428**, 932–935.
- Olsen EM, Moland E (2010) Fitness landscape of Atlantic cod shaped by harvest selection and natural selection. *Evolutionary Ecology*, **25**, 695–710.
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bjorndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner RR, Jackson JBC (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, **301**, 955-958.
- Papastamatiou YP, Lowe CG (2012) An analytical and hypothesis-driven approach to elasmobranch movement studies. *Journal of Fish Biology*, **80**, 1342-1360.
- Papastamatiou YP, Watanabe YY, Bradley D, Dee LE, Weng K, Lowe CG, Caselle JE (2015) Drivers of daily routines in a ectothermic marine predator: hunt warm, rest warmer ? *PLoS ONE*, **10**, e0127807.
- Parravicini V, Villéger S, McClanahan TR, Arias-Gonzalez JE, Bellwood DR (2014) Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecology Letters*, **17**, 1101-1110.
- Pauly D (1995) Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 430.
- Payri C, Richer de Forges B, Colin F (2006) Compendium of marine species from New Caledonia. Nouméa: IRD, 391p.
- Peters RH (1986) The ecological implications of body size. Cambridge University Press, UK.
- Pinheiro J, Bates D, Debroy S, Sarkar D, R Development Core Team (2013) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-108.
- Pinnegar JK, Engelhard GH (2008) The "shifting baseline" phenomenon : a global perspective. *Reviews in Fish Biology Fisheries*, **18**, 1-16.
- Preisser EL, Bolnik DI, Benard MF (2005) Scared to death ? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, **86**, 501-509.
- Priede IG, Merrett NR (1996) Estimation of abundance of abyssal demersal fishes; a comparison of data from trawls and baited cameras. *Journal of Fish Biology*, **49**, 207–216.
- Prugh LR, Stoner CJ, Epps CW, Bean WT, Ripple WJ, Laliberte AS, Brashares JS (2009) The rise of the mesopredator. *Bioscience*, **59**, 779-791.
- R Core team, (2012) R: a language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, Available: ISBN 3-900051-07-0, <<http://www.R-project.org/>>.
- Ravanbakhsh M, Shortis MR, Shafait F, Mian A, Harvey ES, Seager JW (2015) Automated fish detection in underwater images using shape-based level sets. *The photogrammetric Record*, **30**, 46-62.
- Ridgeway G (2007) gbm: generalized boosted regression models, R package ver. 1.6-3, <<http://cran.r-project.org/web/packages/gbm.pdf>>.

- Ripple WJ, Beschta RL (2003) Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. *Forest Ecology and Management*, **184**, 299-313.
- Ritchie EG, Johnson CN (2009) Predators interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, **12**, 982-998.
- Rizzari JR, Frisch AJ, Connolly SR (2014) How robust are estimates of coral reef shark depletion? *Biological Conservation*, **176**, 39-47.
- Robbins WD (2006) Abundance, demography and population structure of the grey reef shark (*Carcharhinus amblyrhynchos*) and the white tip reef shark (*Triaenodon obesus*) (Fam. Carcharhinidae). PhD thesis, James Cook University.
- Robbins WD, Hisano M, Connolly SR, Choat JH (2006) Ongoing collapse of coral-reef populations. *Current Biology*, **16**, 2314-2319.
- Robbins WD, Renaud P (2015) Foraging mode of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, under two scenarios. *Coral Reefs*, DOI: 10.1007/s00338-015-1366-z.
- Roberts CM (2007) The unnatural history of the sea. Island Press, Shearwater Books, Washington, 435p.
- Roff G, Mumby PJ (2012) Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 404-413.
- Rohr A, Stephan E, Tachoures S (2014) Synthèse bibliographique sur les mesures de gestion spatio-temporelles liées aux élastomobranches. *Rapport scientifique - convention APECS/AAMP n°13/124*, 73p.
- Ruppert JLW, Travers MJ, Smith LL, Fortin MJ, Meekan MG (2013) Caught in the middle: combined impacts of shark removal and coral loss on the fish communities of coral reefs. *PLoS ONE*, **8**, e74648.
- Sakamoto Y, Ishiguro M, Kitagawa K (1988) Akaike Information Criterion Statistics. *Journal of the American Statistical Association*, **83**, 902-926.
- Sanderson EW, Jaiteh M, Levy MA, Redford KH, Wannebo AV, Woolmer G (2002) The human footprint and the last of the wild. *BioScience*, **52**, 891-904.
- Sandin SA, Smith JE, Demartini EE, Dinsdale EA, Donner SD, Friedlander AM, Konochick T, Malay M, Maragos JE, Obura D, Pantos O, Paulay G, Richie M, Rohwer F, Schroeder RE, Walsh S, Jackson JBC, Knowlton N, Sala E (2008) Baselines and degradation of coral reefs in the northern line islands. *PLoS ONE*, **3**, e1548.
- Santana-Garcon JS, Braccini M, Langlois TJ, Newman SJ, McAuley R, Harvey ES (2014)a. Calibration of pelagic stereo-BRUVs and scientific longline surveys for sampling sharks. *Methods in Ecology*, **5**, 824-833.
- Santana-Garcon JS, Newman SJ, Harvey ES (2014)b. Development and validation of a mid-water baited stereo-video technique for investigating pelagic fish assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **452**, 82-90.
- Sarma SSS, Brena-Bustamante P, Nandini S (2008) Body size and population growth of *Brachionus patulus* (Rotifera) in relation to heavy metal (copper and mercury) concentrations. *Journal of*

Références

- Environmental Science and Health. Part A: Toxic/Hazardous Substances and Environmental Engineering*, **43**, 547–553.
- Scharf FS, Juanes F, Rountree RA (2000) Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*, **208**, 229-248.
- Schiller L, Alava JJ, Grove J, Reck G, Pauly D (2015) The demise of Darwin's fishes: evidence of fishing down and illegal shark finning in the Galapagos Islands. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **25**, 431-446.
- Schmidt GA (2012) Measurement of Micro-bathymetry with a GOPRO Underwater Stereo Camera Pair. *Oceans*, 1-6.IEEE. DOI: 10.1109/OCEANS.2012.6404786.
- SeaGIS (2008) PhotoMeasure. SeaGIS Pty. Bacchus Marsh. www.seagis.com.au.
- Shah S, Aggarwal JK (1994) A simple calibration procedure for fish-eye (high distortion) lens camera. *IEEE Comput. Soc. Press*, 3422–3427.
- Sheather SJ, Jones MC (1991) A Reliable Data-Based Bandwidth Selection Method for Kernel Density-Estimation. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological*, **53**, 683–690.
- Sih A, Bell A, Chadwick Johnson J (2004) Behavioural syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 372-378.
- Silvertown J (2015) Have ecosystem services been oversold ? *Trends in Ecology and Evolution*, DOI: 10.1016/j.tree.2015.08.007.
- Simpfendorfer CA, Milward NE (1993) Utilisation of a tropical bay as a nurse area by sharks of the families Carcharhinidae and Sphyrnidae. *Environmental Biology of Fish*, **37**, 337-345.
- Simpfendorfer CA, Wetherbee B (2015) Shark and ray life history. *Marine and Freshwater Research*, **66**, DOI: 10.1071/MFv66n4_ED.
- Singleton RL, Roberts CM, (2014) The contribution of very large marine protected areas to marine conservation: giant leaps of smoke and mirrors ? *Marine Pollution Bulletin*, **87**, 7-10.
- Skomal G, Bernal D (2010) Physiological response to stress in sharks. In Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR, 2010. Shark and their relatives II: Biodiversity, adaptive physiology, and conservation. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Smith SED, Au W, Show C (1998) Intrinsic rebound potential of 26 species of Pacific sharks. *Marine and Freshwater Research*, **49**, 663-678.
- Speed CW, Field IC, Meekan MG, Bradshaw CJA (2010) Complexities of shark movements and their implications for management. *Marine Ecology Progress Series*, **408**, 275-293.
- Speed CW, Meekan MG, Field IC, McMahon CR, Abrantes K, Bradshaw CJA (2012) Trophic ecology of reef sharks determined using stable isotopes and telemetry. *Coral Reefs*, **31**, 357-367.
- Speed CW, Meekan MG, Field IC, McMahon CR, Stevens JD, McGregor F, Huvneers C, Berger Y, Bradshaw CJA (2011) Spatial and temporal movement patterns of a multi-species coastal reef shark aggregation. *Marine Ecology Progress Series*, **429**, 261-275.

- Sperone E, Micarelli P, Andreotti, Brandmayr P, Bernabo I, Brunelli E, Tripepi S (2012) Surface behaviour of bait-attracted white sharks at Dyer Island (South Africa). *Marine Biology Research*, **8**, 982-991.
- St John J, Russ G, Gladstone W (1990) Accuracy and bias of visual estimates of numbers, size structure and biomass of a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, **64**, 253–262.
- Stankowich T (2008) Ungulate flight responses to human disturbance: a review and meta-analysis. *Biological Conservation*, **2008**, 2159-2173.
- Stevenson C, Katz LS, Micheli F, Block B, Heiman KW, Perle C, Weng K, Dunbar R, Witting J (2007) High apex predator biomass on remote Pacific islands. *Coral Reefs*, **26**, 47-51.
- Taberlet P, Coissac E, Hajibabaei M, Rieseberg LH (2012) Environmental DNA. *Molecular Ecology*, **21**, 1789-1793.
- Taylor MD, Baker J, Suthers IM (2013) Tidal currents, sampling effort and baited remote underwater video (BRUV) surveys: Are we drawing the right conclusions ? *Fisheries Research*, **140**, 96-104.
- Teh LSL, Teh LCL, Sumaila UR (2013) A global estimate of the number of coral reef fishers. *PLoS ONE*, **8**, e65397.
- Terborgh JW (2015) Toward a trophic theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**, 11415-11422.
- Trebilco R, Baum JK, Salomon AK, Dulvy NK (2013) Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 423-431.
- Vianna GMS, Meekan MG, Pannell DJ, Marsh SP, Meeuwig JJ (2012) Socio-economic value and community benefits from shark-diving tourism in Palau: A sustainable use of reef shark populations. *Biological Conservation*, **145**, 267-277.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **227**, 494-499.
- Wallach AD, Izhaki I, Toms JD, Ripple WJ, Shanas U (2015)a. What is an apex predator? *Oikos*, **00**, 001-009.
- Wallach AD, Ripple WJ, Carroll SP (2015)b. Novel trophic cascades: apex predators enable coexistence. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 146-153.
- Wand M, Jones MC (2014) KernSmooth: Functions for kernel smoothing for Wand & Jones (1995). R package version 2.23-12.
- Wardle CS (1975) Limit of fish swimming speed. *Nature*, **255**, 725–727.
- Ward-Paige CA, Britten GL, Bethea DM, Carlson JK (2014) Characterizing and predicting essential habitat features for juvenile coastal sharks. *Marine Ecology*, **36**, 1-13.
- Ward-Paige C, Flemming JM, Lotze HK (2010) Overestimating fish counts by non-instantaneous visual censuses: consequences for population and community descriptions. *PLoS ONE*, **5**, e11722.
- Watson DL, Harvey ES (2007) Behaviour of temperate and sub-tropical reef fishes towards a stationary SCUBA diver. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, **40**, 85-103.

Références

- Watson DL, Harvey ES, Fitzpatrick BM, Langlois TJ, Shedrawi G (2010) Assessing reef fish assemblage structure: how do different stereo-video techniques compare ? *Marine Biology*, **157**, 1237-1250.
- Werry JM, Planes S, Berumen ML, Lee KA, Braun CD, Clua E (2014) Reef-fidelity and migration of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, across the coral sea. *PLoS ONE*, **9**, e83249.
- White ER, Myers MC, Flemming JM, Baum JK (2015) Shifting elasmobranch community assemblage at Cocos Island - an isolated marine protected area. *Conservation Biology*, **29**, 1186-1197.
- White J, Simpfendorfer CA, Tobin AJ, Heupel MR (2013) Application of baited remote underwater video surveys to quantify spatial distribution of elasmobranchs at an ecosystem scale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **448**, 281-288.
- Wilkinson CR (2008) Status of coral reefs of the world: 2008. Global coral reef monitoring network and rainforest research centre, Townsville, 298p.
- Williams R, Lusseau D, Hammond PS (2006) Estimating relative energetic costs of human disturbance to killer whales (*Orcinus orca*). *Biological Conservation*, **133**, 301-311.
- Willis TJ, Millar RB, Babcock RC (2000) Detection of spatial variability in relative density of fishes: comparison of visual census, angling, and baited underwater video. *Marine Ecology Progress Series*, **198**, 249-260.
- Wilmers CC, Nickel B, Bryce CM, Smith JA, Wheat RE, Yovovich V (2015) The golden age of bio-logging: how animal-borne sensors are advancing the frontiers of ecology. *Ecology*, **96**, 1741-1753.
- Wirsing AJ, Heithaus MR, Dill LM (2007) Fear factor: do dugongs (*Dugons dugon*) trade food for safety from tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) ? *Oecologia*, **153**, 1031-1040.
- Worm B, Davis B, Kettner L, Ward-Paige CA, Chapman D, Heithaus MR, Kessel ST, Gruber SH (2013) Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Marine Policy*, **40**, 194-204.

ANNEXES

Liste des Annexes

Appendix 1: Manuscript 4 "Occurrence of sub-adult tiger sharks (<i>Galeocerdo cuvier</i>) in a small and very remote atoll lagoon"	204
Appendix 2: Cross validation coefficients in Boosted Regression Trees (BRT) modeling shark diversity (A) et abundance (B) with decrease constant α varying from 0.5 to 3 by 0.5	206
Appendix 3: Abundance of reef sharks species as a function of proximal human influence (PHI)	208
Appendix 4: Reef sharks species total length measured using S-BRUVS and estimated using UVC as a function of proximal human influence (PHI)	210
Appendix 5: Temporal monitoring of the large no-take Aboré reserve near the capital city Nouméa.	212
Appendix 6: Worldwide marine protected areas size distribution (World Database on Protected Area, ICUN 2015).	214

Appendix 1: Manuscript 4 "Occurrence of sub-adult tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in a small and very remote atoll lagoon"

Mar Biodiv (2015) 45:151–152
DOI 10.1007/s12526-014-0246-z

SENCKENBERG

OCEANARIUM

Occurrence of sub-adult tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in a small and very remote atoll lagoon

J. B. Juhel · L. Wantiez · D. Mouillot · S. Mailau · L. Vigliola

Received: 5 March 2014 / Revised: 6 May 2014 / Accepted: 28 May 2014 / Published online: 25 June 2014
© Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung and Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2014

Despite their large body size, wide distribution, apex predator role and near-threatened IUCN status, little is known about the ecology and habitat use of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*, Peron & Lesueur, 1822) (Meyer et al. 2010, Simpfendorfer 2009). A recent study showed complex behaviour within and between reefs in the Coral Sea, and pointed out the high proportion of sub-adults in remote but large reefs (Werry et al. 2014). However, no information has been collected in remote small atolls yet.

In the morning of the 10th July 2013, during an oceanographic expedition in the remote atoll of North Minerva (23°38.280'S; 178°54.759'W), two tiger sharks were recorded on a stereo baited remote underwater video system (BRUVS) at 10 m deep inside the lagoon. North Minerva is a very small atoll of only 5.6 km diameter, with a single other small atoll nearby (South Minerva at 36 km), both at 460 km south of the closest large island (Tongatapu) in Tonga.

The two sub-adult sharks had a similar size but opposite sex. The male was 2.87 m long (total length) with 14-cm long claspers and arrived first on the video. The female was 2.91 m long and arrived 4 min after the departure of the male. The BRUVS was deployed for 1 h inside the lagoon, 2.5 km away from the only pass. Tiger sharks were not recorded outside the reef (4 BRUVS) or at the South Minerva reef (18 BRUVS). Adult tiger sharks are known to perform large-scale migrations, with some individuals travelling distances over 1,000 km (Werry et al. 2014). The presence of these two individuals at

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s12526-014-0246-z) contains supplementary material, which is available to authorized users.

J. B. Juhel · L. Vigliola
Laboratoire Excellence LABEX, IRD (Institut de Recherche pour le Développement) UR227 Coreus, BPA5, 98848 Nouméa, Nouvelle-Calédonie

J. B. Juhel · L. Wantiez
LIVE EA4243, Université de la Nouvelle-Calédonie, BPR4, 98851 Nouméa, Nouvelle-Calédonie

J. B. Juhel (✉) · D. Mouillot
UMR CNRS-IFREMER-UM2 5119 Ecosym, Université Montpellier 2, CC 093, 34 095 Montpellier Cedex 5, France
e-mail: jean-baptiste.juhel@ird.fr

S. Mailau
Fisheries Division, Government of Tonga, PO Box 871, Nuku'alofa, Kingdom of Tonga



Fig. 1 Pair of tiger sharks (*G. cuvier*) recorded on the same video: **a** the male (*inset* showing its claspers); **b** the female (*inset* showing its cloaca entrance between the pelvic fins). The time indicates their arrival and departure on the video

North Minerva suggests that sub-adults (<300 cm total length) may also travel very large distances in the open ocean. This unique video supports the notion that remote atolls are important habitats as possible migration stepping stones in the life history of large oceanic predators. Such occurrences increase the breadth of habitat use by this threatened apex species.

Acknowledgments We are grateful to Jessica Meeuwig and Tom Bech Letessier, Centre for Marine Futures, University of Western Australia, for providing the equipment and their technical skills and to the Fisheries Division of the Government of Tonga for their support. This study is part of the PRISTINE program funded by TOTAL Foundation

References

- Meyer CG, Papastamatiou YP, Holland KN (2010) A multiple instrument approach to quantifying the movement patterns and habitat use of tiger (*Galeocerdo cuvier*) and Galapagos sharks (*Carcharhinus galapagensis*) at French Frigate Shoals, Hawaii. *Mar Biol* 157: 1857–1868
- Simpfendorfer C (2009) *Galeocerdo cuvier*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. www.iucnredlist.org
- Werry JM, Planes S, Berumen ML, Lee KA, Braun CD, Clua E (2014) Reef-fidelity and migration of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, across the coral sea. *PLoS ONE* 9:e83249

Appendix 2: Cross validation coefficients in Boosted Regression Trees (BRT) modeling shark species richness (A) et abundance (B) with decrease constant α varying from 0.5 to 3 by 0.5. Each model is iterated 10 times (referred as Iter in the table). The highest cross validation coefficient value of each iteration is shaded. In analyses, alpha (α) were set at 2.5.

A) Shark species richness

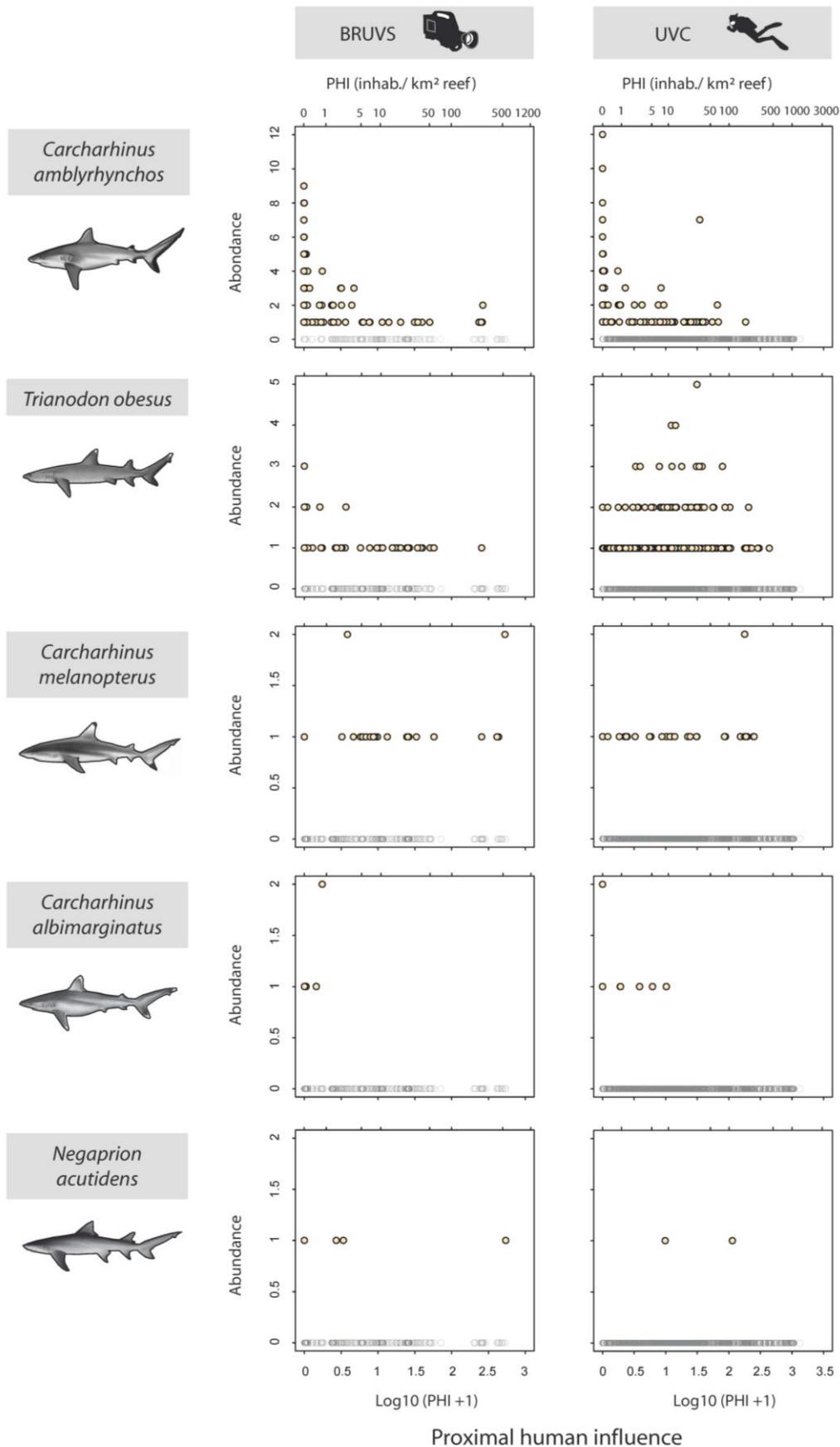
	Cross validation coefficient (cv)									
	Iter1	Iter2	Iter3	Iter4	Iter5	Iter6	Iter7	Iter8	Iter9	Iter10
alpha 0.5	0.571	0.568	0.573	0.568	0.578	0.574	0.570	0.577	0.568	0.572
alpha 0.6	0.588	0.589	0.566	0.588	0.584	0.569	0.583	0.586	0.607	0.571
alpha 0.7	0.559	0.543	0.568	0.577	0.575	0.552	0.575	0.566	0.572	0.591
alpha 0.8	0.583	0.586	0.571	0.586	0.575	0.577	0.590	0.583	0.580	0.563
alpha 0.9	0.574	0.579	0.568	0.574	0.569	0.549	0.576	0.583	0.555	0.570
alpha 1.0	0.549	0.578	0.576	0.594	0.574	0.571	0.574	0.577	0.585	0.572
alpha 1.1	0.563	0.555	0.570	0.564	0.570	0.586	0.575	0.562	0.590	0.566
alpha 1.2	0.586	0.572	0.571	0.592	0.588	0.593	0.586	0.547	0.576	0.575
alpha 1.3	0.560	0.590	0.580	0.572	0.583	0.569	0.563	0.567	0.580	0.577
alpha 1.4	0.567	0.598	0.573	0.585	0.581	0.573	0.556	0.578	0.560	0.572
alpha 1.5	0.592	0.564	0.594	0.569	0.574	0.560	0.593	0.571	0.593	0.575
alpha 1.6	0.589	0.582	0.566	0.567	0.581	0.568	0.583	0.572	0.586	0.573
alpha 1.7	0.591	0.575	0.575	0.560	0.566	0.577	0.565	0.585	0.574	0.580
alpha 1.8	0.603	0.559	0.569	0.573	0.587	0.554	0.565	0.577	0.574	0.582
alpha 1.9	0.574	0.581	0.574	0.563	0.584	0.580	0.577	0.576	0.582	0.572
alpha 2.0	0.577	0.588	0.582	0.584	0.567	0.572	0.567	0.566	0.564	0.583
alpha 2.1	0.598	0.591	0.571	0.593	0.594	0.587	0.585	0.565	0.588	0.585
alpha 2.2	0.557	0.561	0.552	0.579	0.581	0.571	0.574	0.560	0.580	0.568
alpha 2.3	0.555	0.588	0.589	0.585	0.549	0.586	0.564	0.598	0.568	0.584
alpha 2.4	0.551	0.585	0.587	0.572	0.559	0.591	0.567	0.580	0.580	0.567
alpha 2.5	0.580	0.569	0.572	0.598	0.578	0.596	0.594	0.592	0.568	0.586
alpha 2.6	0.581	0.548	0.573	0.584	0.602	0.589	0.587	0.604	0.559	0.570
alpha 2.7	0.581	0.557	0.580	0.579	0.589	0.567	0.569	0.563	0.559	0.557
alpha 2.8	0.581	0.570	0.583	0.562	0.589	0.578	0.588	0.568	0.578	0.582
alpha 2.9	0.569	0.589	0.596	0.572	0.573	0.570	0.575	0.578	0.562	0.551
alpha 3.0	0.584	0.567	0.568	0.581	0.567	0.576	0.589	0.563	0.574	0.566

Appendix 2 (continued)

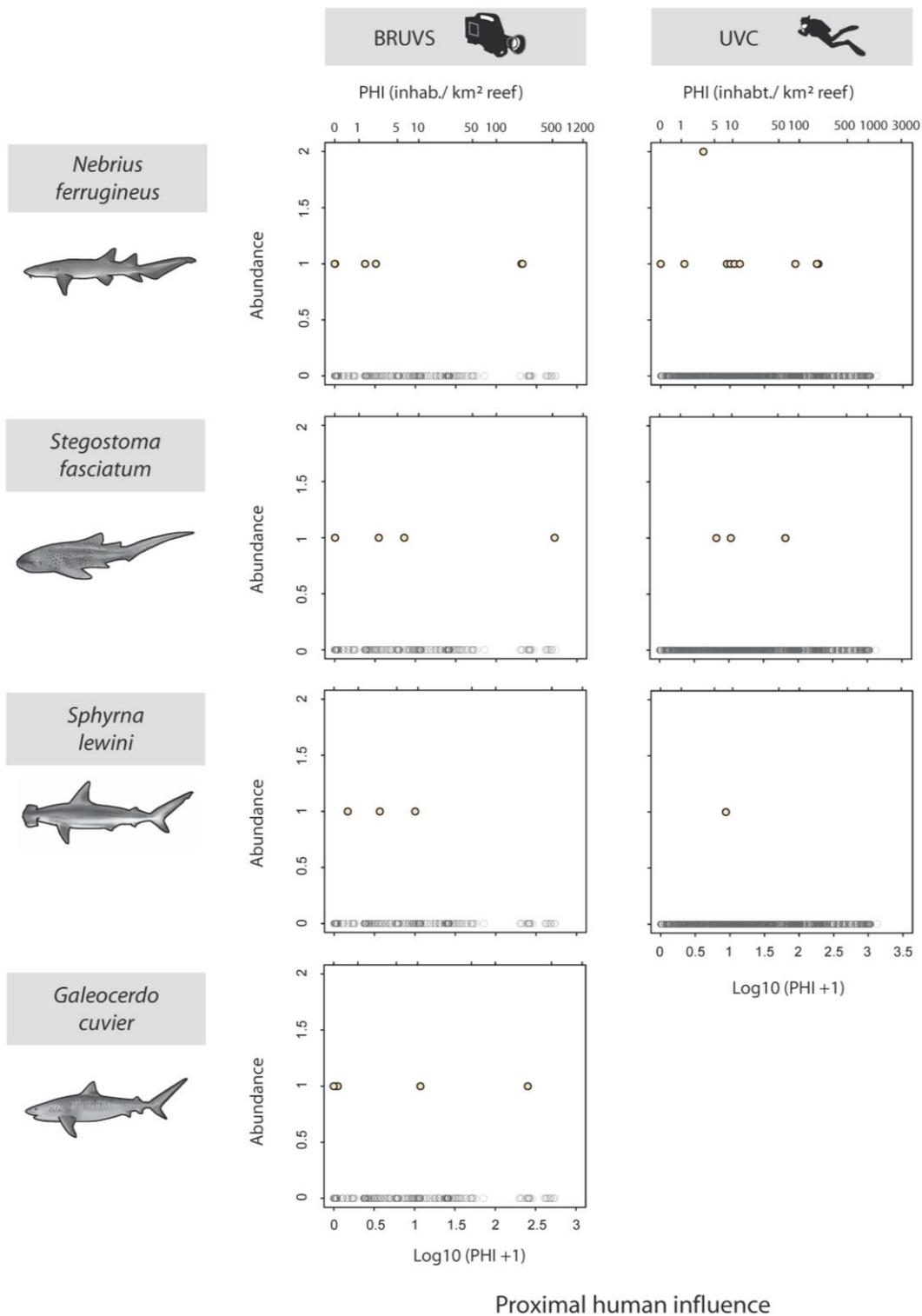
B) Shark abundance

	Cross validation coefficient (cv)									
	Rand1	Rand2	Rand3	Rand4	Rand5	Rand6	Rand7	Rand8	Rand9	Rand10
alpha 0.5	0.671	0.670	0.666	0.660	0.695	0.714	0.646	0.683	6.370	6.735
alpha 0.6	0.693	0.679	0.677	0.690	0.709	0.696	0.696	0.660	6.501	6.764
alpha 0.7	0.684	0.676	0.665	0.691	0.695	0.689	0.659	0.681	6.715	6.742
alpha 0.8	0.674	0.695	0.669	0.669	0.670	0.694	0.711	0.690	6.789	6.927
alpha 0.9	0.680	0.696	0.688	0.666	0.710	0.664	0.683	0.676	6.949	6.772
alpha 1.0	0.692	0.685	0.689	0.673	0.672	0.675	0.677	0.697	6.909	6.828
alpha 1.1	0.687	0.684	0.676	0.697	0.634	0.688	0.665	0.689	6.912	6.932
alpha 1.2	0.655	0.674	0.681	0.691	0.668	0.688	0.659	0.675	6.780	6.848
alpha 1.3	0.687	0.690	0.675	0.698	0.671	0.691	0.656	0.682	6.710	6.894
alpha 1.4	0.674	0.661	0.669	0.682	0.691	0.685	0.694	0.693	6.803	6.691
alpha 1.5	0.677	0.641	0.683	0.692	0.685	0.678	0.705	0.684	6.665	6.707
alpha 1.6	0.675	0.686	0.693	0.673	0.697	0.620	0.670	0.665	6.977	6.998
alpha 1.7	0.690	0.685	0.667	0.672	0.657	0.655	0.688	0.661	6.495	6.799
alpha 1.8	0.660	0.651	0.682	0.663	0.676	0.688	0.676	0.709	6.793	6.529
alpha 1.9	0.667	0.702	0.672	0.690	0.683	0.707	0.676	0.666	7.061	6.877
alpha 2.0	0.659	0.682	0.667	0.671	0.660	0.686	0.670	0.674	7.107	7.218
alpha 2.1	0.696	0.690	0.655	0.685	0.676	0.673	0.683	0.688	6.657	6.603
alpha 2.2	0.673	0.658	0.671	0.676	0.685	0.689	0.658	0.658	6.786	6.975
alpha 2.3	0.667	0.688	0.666	0.671	0.629	0.646	0.671	0.694	7.037	6.086
alpha 2.4	0.676	0.688	0.681	0.684	0.660	0.667	0.683	0.693	6.863	6.551
alpha 2.5	0.730	0.667	0.688	0.673	0.686	0.708	0.708	0.685	7.183	7.022
alpha 2.6	0.673	0.669	0.676	0.675	0.645	0.673	0.637	0.659	6.163	6.834
alpha 2.7	0.670	0.673	0.689	0.692	0.693	0.675	0.693	0.679	7.021	6.773
alpha 2.8	0.678	0.641	0.678	0.664	0.664	0.688	0.668	0.702	6.617	6.764
alpha 2.9	0.668	0.686	0.698	0.696	0.661	0.646	0.690	0.716	6.615	6.516
alpha 3.0	0.681	0.668	0.649	0.655	0.680	0.692	0.664	0.678	6.666	6.763

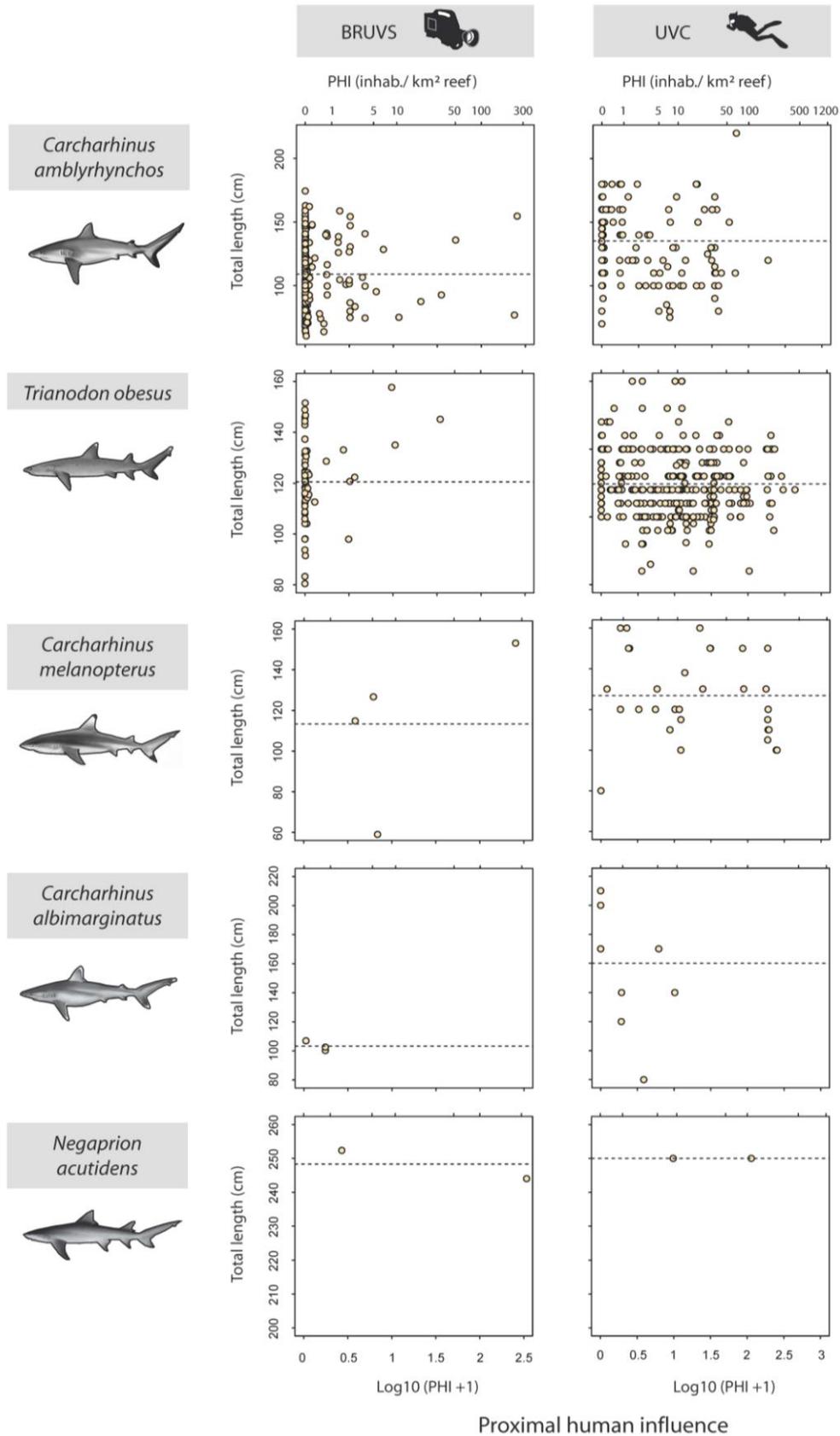
Appendix 3: Abundance of reef sharks species as a function of proximal human influence (PHI)



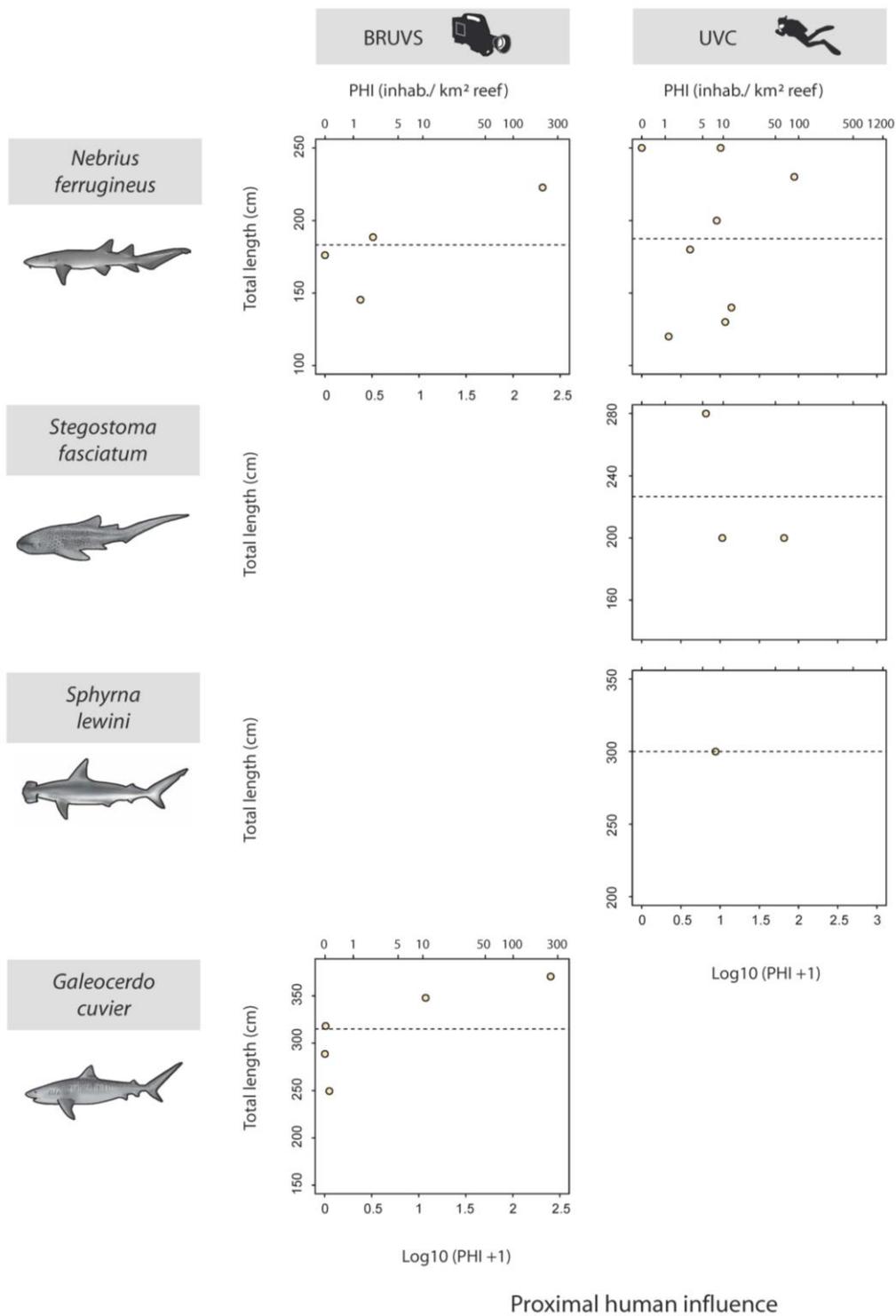
Appendix 3 (continued)



Appendix 4: Reef sharks species total length measured using S-BRUVS and estimated using UVC as a function of proximal human influence (PHI)

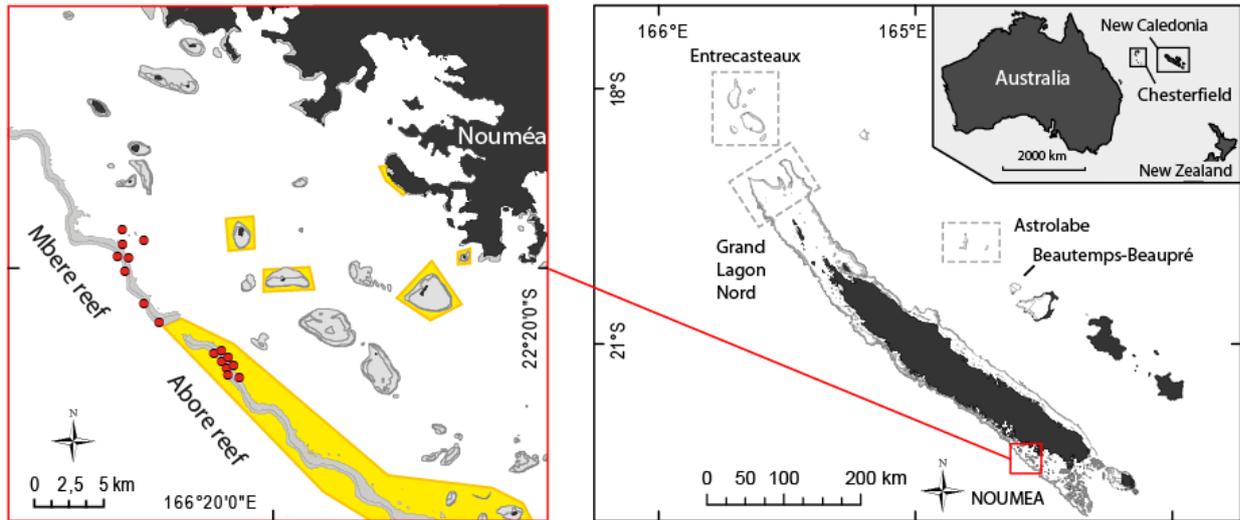


Appendix 4 (continued)



Appendix 5: Temporal monitoring of the large no-take Aboré reserve near the capital city Nouméa.

Map of New Caledonia showing the location of Baited Remote Underwater Videos Systems (BRUVS, red circles) deployed near the capital city Noumea. BRUVS were deployed every three months on outer and back reef during one year, from November 2013 to November 2014. No-take MPAs in the Noumea lagoon are colored in yellow.



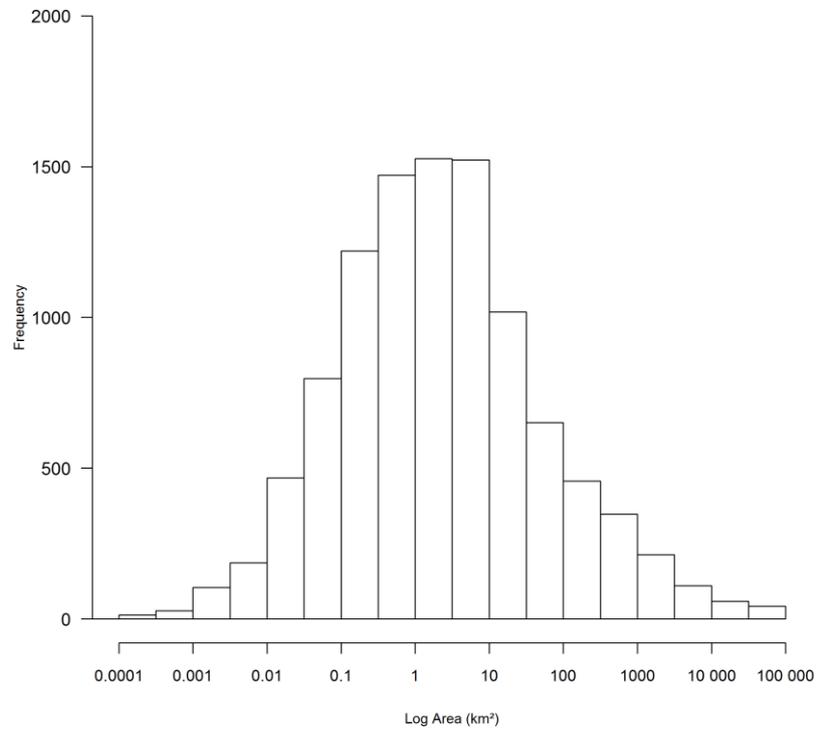
Summary of Baited Remote Underwater Video Systems (BRUVS) deployed over time in the different sites and habitats.

Months	Site	Habitat	
		Back reef	Outer slope
Nov.2013	Abore	-	-
	Mbere	4	4
Jan. 2014	Abore	4	4
	Mbere	-	-
May 2014	Abore	4	4
	Mbere	4	4
Aug. 2014	Abore	4	4
	Mbere	4	4
Nov. 2014	Abore	4	4
	Mbere	4	4

Summary of shark species occurrence and abundance using Baited Remote Video System (BRUVS) in the open Mbere reef and inside the no-take Abore reserve during the year round temporal survey.

Family	Species	Frequency of occurrence (%)		Abundance	
		Mbere	Abore	Mbere	Abore
Carcharhinidae	<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>	12.50	31.25	4	11
	<i>Carcharhinus melanopterus</i>	3.120	6.25	1	2
	<i>Galeocerdo cuvier</i>	6.250	0	3	0
	<i>Triaenodon obesus</i>	15.62	21.88	5	7
Ginglymostomatidae	<i>Nebrius ferrugineus</i>	3.120	3.12	1	2
	All species	37.50	46.88	14	22

Appendix 6: Worldwide marine protected areas size distribution (World Database on Protected Area, ICUN 2015).



Résumé

L'impact anthropique sur les écosystèmes coralliens est aujourd'hui largement documenté, que ce soit sur la biodiversité qu'ils hébergent, leur diversité fonctionnelle, les services écosystémiques qu'ils procurent ou leur capacité de résilience. Parmi les groupes trophiques, les prédateurs apicaux en général et les requins en particulier, sont particulièrement sensibles aux perturbations d'origine humaine du fait de leurs traits d'histoire de vie conservateurs (e.g. croissance lente, maturité sexuelle tardive, faible fécondité). D'après certaines estimations, les populations de requins ont décliné de plus de 90% à l'échelle globale. Afin d'assurer le maintien de leurs populations et de leur rôle fonctionnel dans la communauté, il est nécessaire de mettre en place des mesures de gestion adaptées. Les objectifs de cette thèse sont de 1) faire le bilan des populations de requins de Nouvelle-Calédonie ; 2) déterminer l'efficacité des vidéos stéréoscopiques appâtées (S-BRUVS) pour recenser les requins en les comparant aux comptages en plongées (UVC) et évaluer leur possible amélioration ; 3) évaluer l'impact de la proximité humaine sur la diversité, l'abondance et le comportement des requins récifaux et 4) déterminer l'efficacité des mesures de gestion en place pour protéger ces espèces emblématiques. Les résultats des deux méthodes de recensement montrent un important déclin d'environ 90% des abondances de requins récifaux le long d'un gradient anthropique complet en Nouvelle-Calédonie alors que la pêche des requins est historiquement absente dans cet archipel. Une importante altération comportementale du requin gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*) face à la nouveauté d'un appât a été mise en évidence. Les individus se tiennent plus éloigné du dispositif, interagissent moins avec l'appât et mettent plus de temps pour le mordre avec l'augmentation de la proximité humaine. Cette dernière est le principal moteur de ce déclin d'abondance (46 à 71%) et de l'altération comportementale vers des individus plus craintifs (50 à 80%). Globalement, les aires marines protégées de Nouvelle-Calédonie ne sont pas efficaces pour la protection des requins. Néanmoins, la réserve intégrale Merlet héberge des populations de requins proche du niveau de récifs isolés de l'archipel et protège une partie du comportement. Les résultats de ce travail révèlent 1) l'importance et le caractère unique des récifs coralliens isolés ; 2) qu'en absence de pêche la proximité humaine conditionne l'abondance et le comportement des requins de récifs avec des conséquences écologiques potentielles sur l'ensemble du réseau trophique ; 3) que l'efficacité des AMPs réside dans leur capacité à exclure la présence humaine sur une surface suffisamment grande.

Mots clés: Requins, humains, aires marines protégées, base de référence, récifs coralliens isolés, BRUVS, altération comportementale.

Abstract

Anthropogenic impacts on coral reefs are largely documented through changes in functional diversity, ecosystem services or resilience. Among trophic groups, apex predators in general and sharks in particular are the most sensitive to disturbance due to conservative life history traits (e.g. slow growth, late sexual maturity, low fecundity). By some estimates, shark populations have declined by >90% worldwide. To ensure the sustainability of their populations and their functional role in the reef community, appropriate management measures must be implemented. The aims of this thesis are 1) to assess reef shark populations in New Caledonia; 2) to evaluate the efficiency of stereo baited remote underwater video systems (S-BRUVS) in surveying shark distribution comparing them to underwater visual censuses (UVC) and to evaluate their potential improvements ; 3) to evaluate the impact of human proximity on diversity, abundance and behaviour of reef sharks and 4) to determine the efficiency of management measures currently in place in New Caledonia to protect reef shark populations. The results of S-BRUVS and UVC were congruent and revealed a dramatic decline of shark abundance of ~90% along the anthropogenic gradient in a country where shark fishing is historically absent. An important behavioural alteration of the grey reef shark (*Carcharhinus amblyrhynchos*) towards bait was highlighted. Individuals remained farther from the device, exhibited more cautious approaches, interacted less with the bait and took longer to bite it as human proximity increased. Human proximity was the main driver of the abundance decline (46 to 71%) and the behavioural alteration towards shier individuals (50 to 80%). Globally, MPAs in New Caledonia are not effective in protecting reef sharks. However, the oldest and most restrictive MPA (Merlet) hosts shark abundance close to that of some remote reefs of the archipelago and partially protect the behaviour of individuals. These results 1) emphasize the unique role of remote coral reefs as the last refuges for sharks ; 2) reveal that in absence of shark fishing, human proximity condition shark abundance and behaviour with potential ecological consequences and 3) indicate that the MPAs efficiency to ensure the protection of reef sharks is effected by their ability to exclude human presence over a sufficiently large area.

Keywords: Sharks, humans, marine protected areas, baseline, pristine coral reef, BRUVS, feeding behavior alteration.