



© Fred FLORA

A LA DÉCOUVERTE DE LANJ DES ANTILLES FRANÇAISES

Citation recommandée : Beaufort O., Kap Natirel, 2024, A la découverte de lanj des antilles françaises, 39 pages.

Contact : Beaufort Océane, Association Kap Natirel, oceane.beaufort@kapnatirel.org.

Remercîments à toutes les personnes et structures (dont les clubs de plongée) qui ont participé aux différents programmes et suivis menés par l'association Kap Natirel pour améliorer les connaissances sur les populations de requins et de raies, dont la raie léopard. Merci à Rocío Prieto González pour son appui dans les modèles statistiques utilisés, ainsi qu'à Julie Mellinger et Thibaud Rossard pour la relecture de ce document.

Ce projet est réalisé dans le cadre des actions du :



Ce projet a été réalisé avec le soutien de :



Direction
de l'Environnement,
de l'Aménagement et du Logement

Sommaire

PARTIE A – ETAT DES CONNAISSANCES GÉNÉRALES	5
1. TAXONOMIE ET RÉPARTITION	6
2. DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE	7
3. REPRODUCTION	9
4. RÉGIME ALIMENTAIRE	10
5. HABITAT	12
5.1. GÉNÉRALITÉS	12
5.2. FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX POUVANT INFLUENCER LA RÉPARTITION DES RAIES LÉOPARD	13
5.2.1. Paramètres physico-chimiques	13
5.2.2. Paramètres biologiques	13
6. COMPORTEMENT SOCIAL, MIGRATION, STATUT DE RESIDENCE ET FIDELITE AU SITE	14
6.1. ORGANISATION SOCIALE	14
6.2. AFFINITE AUX SITES	15
6.3. DÉPLACEMENTS ET MIGRATION	15
6.4. INFORMATIONS COMPLEMENTAIRES SUR LE COMPORTEMENT	16
7. RÔLE DANS LES ÉCOSYSTÈMES ET MENACES	16
7.1. RÔLE DANS LES ECOSYSTEMES	16
7.2. MENACES	17
8. POLITIQUES ET LÉGISLATIONS	19
8. LOIS NATIONALES ET INTERNATIONALES	19
8.2. ACCORDS INTERNATIONAUX (CONVENTIONS ET TRAITÉS)	19
PARTIE B - POPULATIONS DE RAIES LÉOPARD DANS LES ANTILLES FRANÇAISES	21
1. DISTRIBUTION SPATIALE DES POPULATIONS DE RAIES LÉOPARD	22
1.1. DISTRIBUTION DES OBSERVATIONS PONCTUELLES	22
1.2. OCCURRENCE DES OBSERVATIONS, STATUT D'OBSERVATION ET INDICE D'ABONDANCE	26
1.2.1. A l'échelle des Antilles françaises	26
1.2.2. A l'échelle de l'archipel guadeloupéen	27
1.2.3. A l'échelle de la Martinique	29
2. FACTEURS POUVANT INFLUENCER LA RÉPARTITION	30
2.1. PARAMÈTRES ENVIRONNEMENTAUX	30
2.1.1. Période de l'année	30
2.1.2. La lune	31
2.2. PARAMÈTRES ANTHROPIQUES	32
3. DISTRIBUTION TEMPORELLE DES OBSERVATIONS DE RAIES LÉOPARD	35
4. CONCLUSION	36
PARTIE C – RECOMMANDATIONS	37
1. RÉGLEMENTATION ET ACTIONS DE CONSERVATION	38
2. DONNÉES ÉCOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES MANQUANTES POUR LA CONSERVATION DES RAIES LÉOPARDS DANS LES AF	39



Partie A – Etat des connaissances générales

1. Taxonomie et répartition

La famille des **Aetobatidae** regroupe 5 espèces de “raies aigle pélagiques”. Cette famille se distingue des Myliobatidae (“raie aigle”) notamment par sa capacité à évoluer en pleine-eau, au large des côtes. Parmi ces espèces, seule *Aetobatus narinari* est présente dans l’Atlantique. En français, cette raie est également appelée “raie aigle”, “raie aigle léopard”, “raie tachetée”, ainsi que “wakawa” et “lanj” dans les Antilles françaises. En anglais, elle est appelée “white spotted eagle ray” ou “atlantic white spotted eagle ray”.

Il y a encore quelques années, la raie léopard de l’Indo-Pacifique (*Aetobatus ocellatus*) et la raie léopard du Pacifique (*Aetobatus laticeps*) n’étaient pas différenciées de la raie léopard de l’Atlantique en raison de leur apparence physique similaire, notamment la présence de motifs clairs sur le dos. Au cours des dix dernières années, des études taxonomiques et moléculaires ont fait évoluer la classification de la famille des *Aetobatidae* permettant ainsi de confirmer la présence de 3 espèces distinctes. Cet élément a été pris en compte dans la recherche bibliographique, car de nombreuses études indiquées comme portant sur *Aetobatus narinari* concernent en réalité l’une des deux autres espèces mentionnées.

La raie léopard (*Aetobatus narinari*) évolue dans **les eaux tropicales de l’océan Atlantique** (figure 1) (Dulvy et al. 2021). Dans l’Atlantique Centre-Ouest et Sud-Ouest sa répartition s’étend de la Caroline du Nord, aux États-Unis, au Brésil, en passant par le golfe du Mexique, les Bahamas et les îles des Caraïbes (Last et al. 2016, Sales et al. 2019). Dans le Centre-Est et dans l’Atlantique Sud-Est, cette espèce s’étend au moins de la Mauritanie jusqu’à l’Angola (Sales et al. 2019, Fricke et al. 2020).

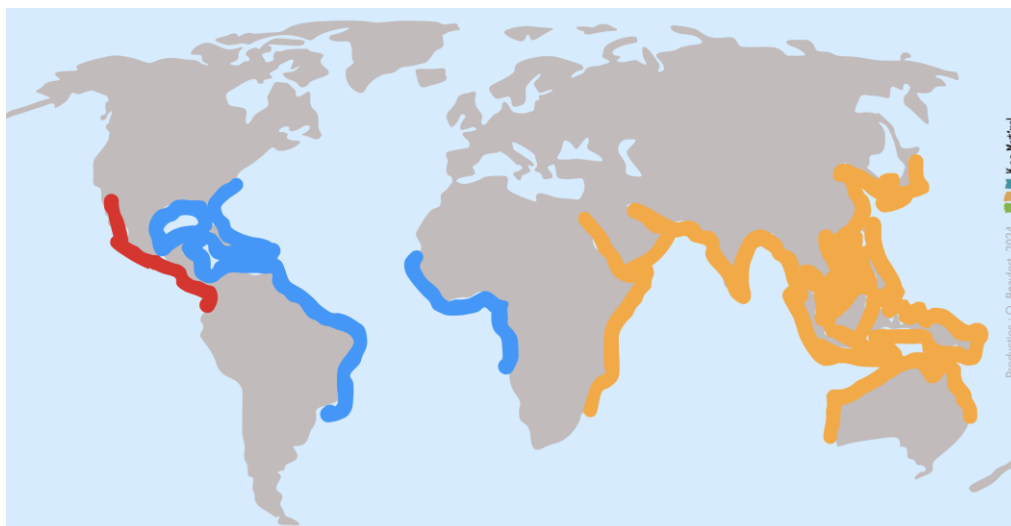


Figure 1 : Carte de répartition de la raie léopard de l’Atlantique, *Aetobatus narinari*, (en bleu), de la raie léopard du Pacifique, *Aetobatus laticeps*, en rouge, et de la raie léopard de l’Indo-Pacifique, *Aetobatus ocellatus* (en jaune).

Dans la suite de ce document, le terme “raie léopard” sera employé pour faire référence à l’espèce présente dans la région Atlantique (*Aetobatus narinari*), sauf en cas de mention contraire.

2. Description morphologique

La raie léopard est reconnaissable à **sa silhouette en losange** qui permet de la distinguer de la raie pastenague et de la raie torpille (figure 2). **L'absence de nageoires céphaliques** permet de la distinguer de la raie manta et de la mobula (figure 2). Le corps est aplati dorso-ventralement, avec la bouche et les cinq fentes branchiales situées sur la partie ventrale du corps. Deux spiracles, organes utilisés pour la respiration situés derrière les yeux. Ils permettent à l'eau de pénétrer dans les branchies tout en évitant l'ingestion de sable lorsque la raie est posée sur le fond marin (figure 3).

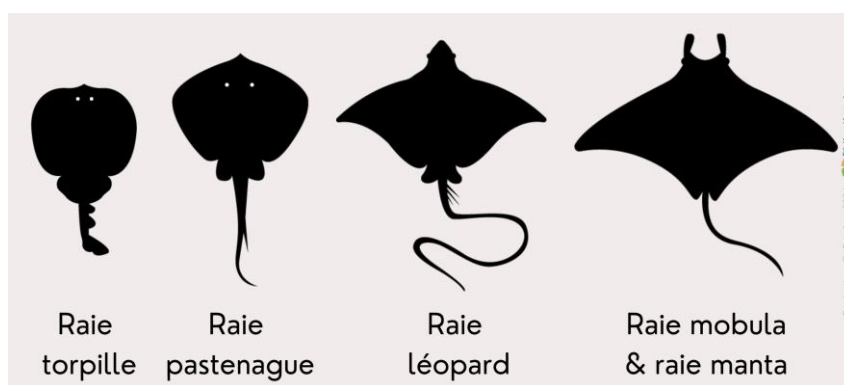


Figure 2 : Silhouettes des principaux taxons de raies présents dans les eaux côtières des Antilles françaises.



Figure 3 : Raie léopard observée avec le spiracle gauche ouvert.

Les nageoires pectorales, appelées également « ailes » ont une morphologie musculaire adaptée pour faire de longues distances (Parson *et al*, 2011). Tout comme la raie manta (famille des *Mobulidae*), la nage de la raie léopard est **oscillatoire**, ce qui la distingue de la nage de la raie pastenague qui est ondulatoire (figure 4).

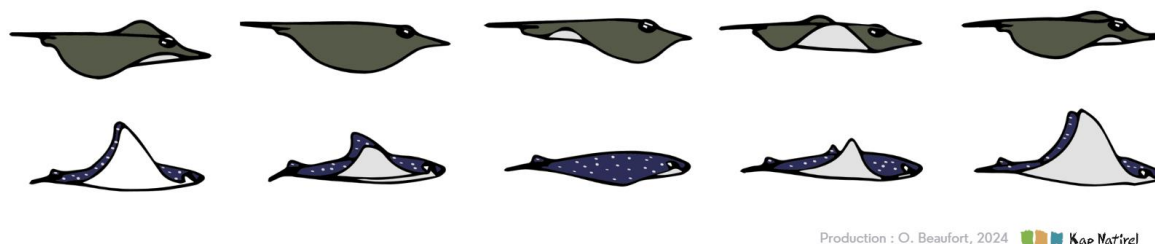


Figure 4 : Représentation de la nage ondulatoire (en haut) et de la nage oscillatoire (en bas).

La forme de la tête change en fonction de l'activité de l'animal (*com. pers.*). Lorsque l'animal est en déplacement, la raie léopard présente un rostre (partie située à l'avant de la tête) en forme de V inversé, en revanche, en phase d'alimentation, le rostre rappelle le bec d'un canard (figure 5). Cette modification morphologique s'explique par la rétractation, ou non, des plis labiaux (des excroissances situées au niveau de rostre de l'animal).



Figure 5 : Évolution de la forme du rostre de la raie léopard.

Deux nageoires pelviennes sont situées à l'arrière des deux nageoires pectorales, au niveau de l'insertion d'une nageoire caudale. Cette dernière, appelée également « queue », prend l'aspect d'un fouet et peut mesurer jusqu'à 5 fois la longueur du corps. Au niveau de l'insertion de la queue, une nageoire dorsale de petite taille ainsi que des dards venimeux (généralement 2 à 3) sont présents.

Sa **coloration dorsale est brunâtre à grisâtre avec des motifs clairs parsemés** (points, cercles, traits, ...) et propre à chaque individu. La partie ventrale est majoritairement blanche avec des zones qui peuvent être plus sombres sur les bords des nageoires pectorales (*Compagno et Last, 1999*). Concernant la taille, la largeur du disque des nouveau-nés est compris entre 18- 36 cm (de l'extrémité d'une nageoire pectorale à l'autre). Les adultes peuvent atteindre environ 230 cm (*Tagliafico et al. 2012, Last et al. 2016*) et peser jusqu'à 230 kg (*Robins et al, 1986*).

Comme chez les différentes espèces de requins et de raies, il existe un **dimorphisme sexuel**. Les mâles possèdent deux appendices sexuels externes, appelés ptérygopodes (« claspers » en anglais) sur la face ventrale, au niveau des nageoires pelviennes. Ces appendices sont cependant plus difficiles à déceler en raison de leur petite taille par rapport à ceux d'autres raies, comme la pastenague. Lors de la copulation, le mâle insère l'un de ses appendices dans le cloaque de la femelle (orifice permettant l'excrétion des déchets et la reproduction). Par ailleurs, d'après certaines études, les femelles pourraient atteindre des tailles plus importantes que les mâles (*Schluessel et al. 2010b*).

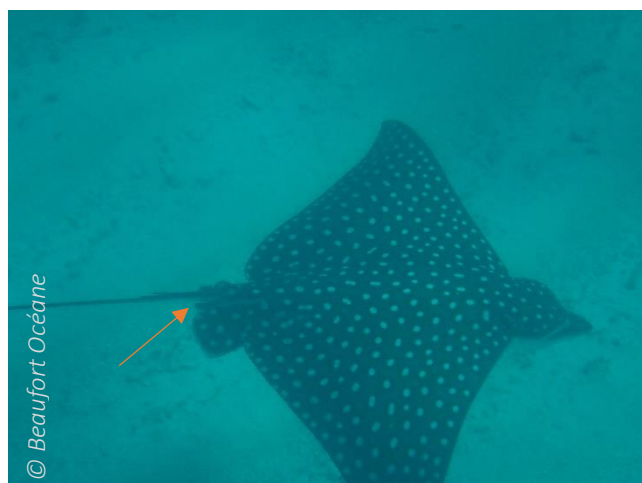


Figure 6 : Une raie léopard mâle avec les ptérygopodes, organes reproducteurs mâles, qui dépassent légèrement des nageoires pelviennes.

3. Reproduction

La maturité sexuelle de la raie léopard serait atteinte lorsque l'envergure du disque est d'environ 130 cm, atteint généralement vers **les 4 à 6 ans** (*Tagliafico et al. 2012, Last et al. 2016*). Néanmoins il faut prendre en considération qu'en fonction des conditions environnementales (dégradés, pression de pêche, ...) et des individus cette taille peut varier.

La raie léopard est **vivipare matotrophe** : le développement des embryons dépend de l'apport nutritionnel direct de la mère via une structure similaire au placenta. La femelle donne naissance à des petits qui sont physiquement similaires aux adultes (il n'y a pas de ponte d'œufs).

Après environ **12 mois de gestation**, la femelle peut mettre au monde entre **1 et 5 petits**, avec une moyenne de 3 (*Tagliafico et al. 2012, Last et al. 2016, Dulvy et al. 2021*). D'après certaines études, la durée de la gestation peut varier en fonction des conditions environnementales, notamment de la température. Plus une eau est chaude, plus la période de gestation serait courte (*Schluessel et al. 2010b; Harris, 1952; Wallman et Bennett, 2006*). Dans les Antilles françaises, des nouveau-nés ont été observés à plusieurs reprises en Guadeloupe et à Saint-Martin entre juin et juillet, laissant supposer qu'il s'agit de la période des naissances (*com.personnel Beaufort*). Une femelle a également été retrouvée échouée sur une plage de

Saint-Martin en juin, entourée de 4 nouveau-nés entièrement formés, probablement expulsés par la femelle avant que celle-ci ne meurt (com.personnel Beaufort).

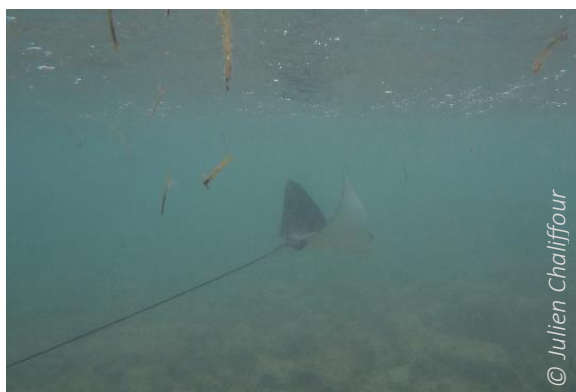


Figure 7 : Observation d'une raie juvénile à Saint-Martin.



Figure 8 : Observation d'une raie femelle échouée avec trois juvéniles.

4. Régime alimentaire

La raie léopard est un **carnivore** qui se nourrit principalement d'invertébrés tels que les polychètes, les bivalves, les gastéropodes, les céphalopodes, les crevettes mais aussi de petits poissons (Last et al., 2016). Comme chez de nombreux élastomobranthes, le régime alimentaire de la raie varie en fonction du stade de son cycle de vie. En grandissant, la raie léopard passe d'un régime alimentaire principalement basé sur les crustacés à un régime alimentaire basé sur les mollusques à coquilles dures (Ajemian, 2012).

Il est intéressant de noter que les préférences alimentaires de la raie léopard semblent varier en fonction des zones géographiques. Par exemple, en Caroline du Nord, la raie léopard se nourrit principalement de bivalves (Coles 1910, Gudger 1910), tandis qu'aux Bahamas, elle se nourrit principalement de lambi (Iversen et al., 1986, Randall, 1964). Parmi les proies identifiées figurent les espèces suivantes : pitar maculé (*Macrocallista maculata*), escargot olive (*Codakia* sp), coque notabilis (*Anadara notabilis*), escargot olive réticulé (*Americoliva reticularis*), telline divisée (*Tagelus divisus*), naticaire (*Natica* sp.), strombe laiteux (*Strombus costatus*) et strombe combattant (*Strombus pugilis*).

Lorsqu'elle se nourrit, la raie léopard relâche ses plis labiaux et utilise son rostre comme un outil pour chercher des proies dans le sable. Ses mâchoires possèdent une série de dents aplaties et larges en forme de chevron, idéales pour écraser les mollusques à coquille dure (figure 9) (Summers, 2000 ; White et al., 2010).



Figure 9 : Mâchoire d'une raie léopard.



Figure 10 : Quelques proies de la raie léopard.

En haut de gauche à droite, *Macrocallista maculata*, *Americoliva reticularis*, *Tagelus divisus*.

En bas de gauche à droite, *Strombus costatus*, *Strombus pugilis*.

Lors des phases de recherche alimentaire, la raie peut remuer les fonds sableux avec son rostre, mais également en utilisant ses nageoires pelviennes (figures 11 et 12) (*com. pers.*).

Bien que certaines de ces proies soient nocturnes, aux Bermudes des études sur le comportement alimentaire ont mis en évidence une recherche alimentaire plus importante l'après-midi, lorsque les températures sont les plus élevées, probablement pour réduire le coût énergétique (Ajemian, 2014). De plus, les raies seraient principalement observées dans des eaux peu profondes (< 5 m) pendant cette recherche alimentaire.

En supposant qu'une raie consomme 3% de sa masse par jour, une raie de 35 kg, mesurant environ 130 cm, se nourrirait de 1,05 kg par jour. Si une palourde a un poids humide moyen de 7,76 g de tissus, cela signifie qu'il faudrait près de 135 palourdes par jour pour satisfaire les besoins alimentaires de la raie (Ajemian, 2012).



Figure 11 : Une raie léopard remuant le sable avec son rostre pour trouver des proies.



Figure 12 : Une raie léopard remuant le sable avec son rostre et ses nageoires pelviennes pour trouver des proies.

5. Habitat

5.1. Généralités

La raie léopard est une espèce dite « **bentho-pélagique** ». Elle évolue principalement dans les eaux côtières (du rivage jusqu'au bord du plateau continental), mais elle peut également être observée dans des eaux pélagiques, notamment lors de migrations (Dulvy et al. 2021). Elle se déplace principalement dans des eaux peu profondes (< 25 m), mais peut occasionnellement atteindre des profondeurs de 60 m. Les habitats principaux de la raie léopard sont **les zones sableuses, les zones à débris** (coralliens ou de coquillages), **les zones à herbiers marins et les zones récifales** (Sterrer, 1992). Les trois premiers habitats sont propices aux phases d'alimentation, tandis que les zones récifales servent principalement de zones de transition, où les raies sont généralement observées en pleine eau ou en surface.



Figure 13 : Observation d'une jeune raie léopard le long du rivage de Marie-Galante, Guadeloupe.

5.2. Facteurs environnementaux pouvant influencer la répartition des raies léopard

5.2.1. Paramètres physico-chimiques

L'utilisation de l'habitat par la raie léopard semble varier en fonction du moment de la journée, ce qui pourrait être corrélé avec **la température**. La température peut être un facteur important dans les déplacements des élassomobranches notamment lié à la régulation des processus physiologiques tels que la digestion, la reproduction, la croissance, ainsi que des processus qui affectent la survie (*Sims et al, 2006, Hight and Lowe 2007, Cartamil et al, 2010*).

De récentes études ont mis en évidence une activité plus intense de la raie léopard lorsque les températures sont plus élevées (*DeGroot, 2020*). De manière générale, les raies évolueraient dans les eaux plus profondes la journée par rapport à la nuit (*Ajemian, 2012, Brewster, L.R et al, 2020*). Une étude a mis en évidence l'utilisation des eaux inférieures à 1 m de profondeurs la nuit (*Ajemian, 2012*), probablement en lien avec la température, mais également pour l'évitement des prédateurs -voir section paramètres biologiques- (*Brewster, L.R et al, 2020*)

L'équipement de balises GPS sur des raies léopard aux Bermudes a également mis en évidence une distribution qui évolue au cours de la journée, avec un rapprochement des eaux peu profondes (< 5 m) l'après-midi (*Ajemian, 2012*). On note également une utilisation des masses d'eaux proches de la surface (< 1m) entre 00h-05h et entre 18h-23h.

La phase lunaire pourrait également influencer la présence de raies, avec une influence positive de la phase de nouvelle lune observée dans le golfe du Mexique (*Cuevas-Zimbrón et al, 2011*). En Polynésie, d'autres facteurs comme **le courant** et **la direction des vagues** semblent influencer la répartition de la raie léopard à ocelles (*Aetobatus ocellatus*) (*Berthe et al, 2016*). En effet, nager contre un courant fort serait plus coûteux en énergie pour les jeunes raies (*Conrath et Musick, 2010*) ce qui pourrait expliquer l'observation de juvéniles dans les endroits plus calmes par rapport aux adultes (*Berthe et al, 2016*). D'autres facteurs, tels que **les changements de pression atmosphérique** (*Heypel et al, 2003 ; Udyawer et al, 2013 ; Strickland et al, 2020*) peuvent également jouer un rôle.

5.2.2. Paramètres biologiques

La raie léopard présente **un changement ontogénique** dans l'utilisation de l'habitat : les juvéniles et les adultes n'utilisent pas le même habitat. Les juvéniles évoluent principalement dans des zones confinées (estuaires, limite de mangroves, lagons protégés, ...) qui apportent

une protection face à certaines menaces comme la prédation (*Grubbs and Musick, 2007, Heithaus et al, 2009*) et qui abritent une forte abondance de petites proies et des eaux chaudes, des facteurs favorisant une croissance rapide chez les jeunes (*Knip et al, 2011, Heupel et al, 2018*).

L'utilisation de tels habitats est une stratégie utilisée par plusieurs espèces côtières d'élaémobranthes qui, au stade juvénile, sont particulièrement vulnérables face aux prédateurs (requins, barracudas,...). Pour réduire les risques de prédation, les élaémobranthes immatures occupent généralement des eaux peu profondes dans des nurseries (*Heupel et Hueter, 2002, Matich et Heithaus, 2012*). En grandissant, ils vont vers des zones plus productives, mais avec plus de risques de prédation (*Werner et al, 1988, Ajemian et Power, 2016, Heupel et al, 2018*). Les individus matures ont moins de risque de prédation que les juvéniles, les facteurs d'influence seront plus axés sur la compétition, la thermorégulation, la présence de congénères pour la reproduction ainsi que la disponibilité des proies (*Mater et al, 2000, Heithaus et al 2002, Jacoby et al, 2010*). Cette stratégie permet également de réduire la compétition intraspécifique, notamment pour la ressource alimentaire (*Spina 2000, Knip et al, 2011, Ajemian et Powers, 2015*).

Par ailleurs, des études ont mis en évidence une corrélation positive entre la présence de raies léopard et la **densité de proies** (*Ajemian, 2012 ; Berthe, 2016*). D'autres facteurs, qui influencent la répartition de certaines espèces d'élaémobranthes, pourraient également influencer la raie léopard, notamment l'**abondance des prédateurs** et la **présence de conspécifiques** (*Collins et al, 2007, Heithaus et al, 2009, Jaine et al, 2012*) ainsi que la **présence de blooms algaux toxiques** (*Flewelling et al, 2010*).

Les paramètres anthropiques seront détaillés dans la section 7.

6. Comportement social, migration, statut de résidence et fidélité au site

6.1. Organisation sociale

D'après des recherches menées sur l'organisation sociale chez la raie léopard, les individus se déplacent principalement seuls ou en petits groupes (2 à 3 individus) et parfois en groupe de plus de 10 individus (*Silliman et al, 1999, Newby et al, 2014, com. Pers.*), appelés « school » en anglais. Cette formation se distingue par un regroupement d'individus organisés qui présentent une synchronisation comportementale dans la nage probablement pour des raisons de protection contre les prédateurs, d'efficacité énergétique ou bien de succès reproducteur.

Ces rassemblements seraient organisés en fonction de certaines caractéristiques dont la taille et le sexe. Formés en ligne ou en losange, ces groupements se produisent généralement aux mêmes endroits et à la même période de la journée en fonction du mouvement des marées (*Silliman et al, 1999*). Ces rassemblements sont notamment observés autour des passes et des criques (*Basso-Hull, 2014*).

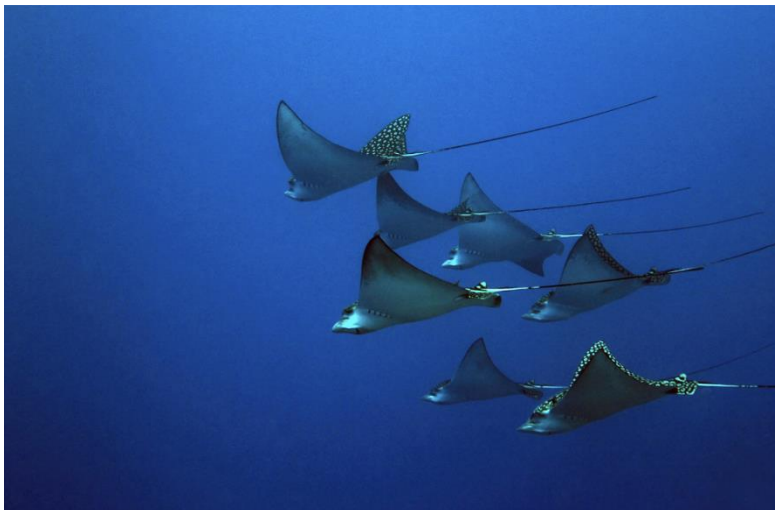


Figure 14 : Rassemblement de raies léopards.

6.2. Affinité aux sites

Les études menées sur les déplacements de la raie léopard ont mis en évidence une forte proportion d'observations répétées des mêmes individus sur les mêmes sites, indiquant **une résidence¹, une fidélité au site** ou une combinaison des deux (Flower, 2017, Ajemian et al., 2012 ; Bassos-Hull et al., 2014). Le statut de résidence et la fidélité au site semble varier en fonction du sexe mais également des individus (Bassos-Hull et al., 2014, Berthe et al. 2016, Ajemian, 2012). L'analyse des déplacements a mis en évidence un taux de résidence supérieur chez les femelles, par rapport aux mâles (Ajemian, 2012). Ces derniers présentant un comportement plus transitoire entre les lagons côtiers et les récifs coralliens externes.

6.3. Déplacements et migration

Les populations de raies léopard peuvent être **résidentes** ou **migratrices transitoires** (Sellas et al., 2015, Brewster et al., 2020). Bien que des études indiquent une certaine résidence sur un laps de temps donné, d'autres mettent en évidence des mouvements importants. Dans le Golf du Mexique, les raies étudiées présentent **un schéma de migration annuel répétitif** : les raies se dirigent vers le sud à partir de l'automne et reviennent au début du printemps ; pouvant être lié aux fluctuations de température (Bassos-Hull et al., 2014 ; Sellas et al., 2015). D'autres évolutions des populations ont été confirmées, notamment par des études génétiques et des enquêtes. Une augmentation de l'abondance serait observée au sud-est du Mexique pendant les mois d'hiver (Cuevas-Zimbrón et al. 2011), ainsi qu'au large de Cuba (Ruiz A, données non publiées) et au Venezuela (Tagliafico et al. 2012). Une diminution des populations serait observée aux Bahamas et en Floride pendant les mois d'hiver (Silliman et Gruber 1999, Bassos-Hull et al. 2014).

Globalement, la raie léopard est une espèce capable de se déplacer sur de longues distances, ce qui est soutenu à la fois par la génétique de la population et des études de marquage (Bassos-

¹ La résidence concerne la présence continue d'un individu dans une zone sur un temps donné, tandis que la fidélité au site implique un retour régulier à un même endroit sur un temps donné.

Hull et coll., 2014 ; Sellas et al., 2015). La pose de balise sur des individus a permis d'estimer la vitesse de déplacement des individus marqués. Par exemple, une raie de 130 cm d'envergure, réalise en moyenne entre 1 et 8 km par jour (Ajemian, 2014). D'autres méthodes, comme la photo-identification, permettent également d'étudier les déplacements. Par exemple, une raie a été observée sur 2 sites éloignés de plus de 20 km en l'espace de 520 jours (Flower, 2017).

6.4. Informations complémentaires sur le comportement

La raie léopard peut être observée posée sur les fonds sableux pendant près de 30 minutes, probablement en phase de repos ou de nettoyage (Flowers, 2020). Cette espèce est également observée occasionnellement en train de sauter hors de l'eau (Silliman et coll., 1999, com. pers.). Bien que peu de connaissances soient disponibles sur ce comportement, il pourrait être lié à divers processus comportementaux et écologiques tels que l'élimination de parasites externes mais également internes, l'évasion face à des prédateurs, la communication (notamment pour la reproduction) ainsi que pour la mise bas (Chapman and Gruber, 2002, White et al. 2017, Rangel et al. 2021),

7. Rôle dans les écosystèmes et menaces

7.1. Rôle dans les écosystèmes

En tant que **prédateur intermédiaire** (également appelé « méso prédateur ») la raie léopard possède une **position trophique importante** et donc un rôle essentiel dans les écosystèmes marins : **c'est une proie et un prédateur** (Bernett et al, 2010, Serrano-Flores et al, 2018). Un large éventail d'organismes se nourrissent de raies, notamment d'autres élaémobranches (dont le grand requin marteau, *Sphyrna mokarran*, le requin tigre, *Galeocerdo cuvier* et le requin de récif des Caraïbes, *Carcharhinus perezii*), des téléostéens et des mammifères marins (Chapman et al, 2002, Simfendorfer et al, 2001, pers.com. Chapman). En tant que prédateur, la raie léopard participe également à la **régulation des proies** (Schluessel et al., 2010a; Ajemian et al., 2012; Newby et al., 2014).

En complément, cette espèce est un **bioturbateur** : en fouillant et en déplaçant les sédiments jusqu'à une profondeur de 15 cm, la raie participe au maintien d'un écosystème sain (Suchanek et Colin, 1986, Flowers et al. 2021). Plus précisément, lors de sa phase de recherche alimentaire, les raies entraînent des changements abiotiques et biotiques dans le milieu environnant. Le déplacement des sédiments permet de mélanger la matière organique, les nutriments accumulés mais aussi de mettre en évidence des invertébrés enfouis. Ces modifications favorisent l'alimentation de la production primaire planctonique, la colonisation de l'endofaune et apporte des opportunités alimentaires pour d'autres espèces, notamment des téléostéens (Flowers et al. 2021).

7.2. Menaces

En 2021, lié à une **diminution des populations estimée entre 50-79 % au cours des 30 dernières années**, la raie léopard a rejoint la Liste Rouge des espèces menacées d'extinction de l'UICN avec le statut « **En danger** ». De part ses caractéristiques biologiques (morphologie, croissance lente, maturité tardive, gestation longue, peu de petits par portée, reproduction biannuelle) et écologiques (dont l'habitat côtier et le régime alimentaire) **cette espèce est particulièrement vulnérable face à de nombreuses activités anthropiques ainsi qu'à la dégradation des habitats côtiers** (Hoenig & Gruber, 1990 ; Schluessel et al. 2010b). Ces pressions peuvent impacter directement ou indirectement l'espèce (par exemple en entraînant des modifications dans l'environnement entraînant une réduction de proies potentielles).

Parmi les menaces connues :

- **la pression de la pêche :**

La raie léopard a été largement pêchée dans le passé, et **la pression de pêche s'est intensifiée à travers son aire de répartition**. Cette pêche, qu'elle soit accidentelle ou ciblée, industrielle ou artisanale, est considérée comme étant **une des principales menaces** (Dulvy et al, 2021, Frisk et al. 2005). De part son habitat côtier (où la pression de la pêche est généralement élevée) et son comportement de nage (benthique et pélagique), cette espèce est sensible à toute une gamme d'engins de pêche. Parmi les engins concernés : le filet maillant, engin utilisé de manière intensive dans plusieurs territoires de son aire de répartition, les chaluts démersaux à crevettes, ainsi que les sennes de plage (Cuevas-Zimbrón et al. 2011, Tagliafico et al. 2012., Mendoza, 2015, Flowers et al. 2021).

La pression de la pêche est importante et souvent non réglementée dans la majorité de l'aire de répartition de l'espèce, en particulier dans le golfe du Mexique, la mer des Caraïbes et l'océan Atlantique Centre-Est et Sud-Est le long de la côte africaine (Dulvy et al. 2021). Par ailleurs, les populations de proies étant un facteur influençant la répartition des raies léopard d'après plusieurs études, la pêche intensive des proies pourrait entraîner des conséquences sur les populations de raies.



Figure 15 : Capture d'une raie léopard dans un filet maillant.

- **la dégradation des habitats :**

Les récifs coralliens, herbiers marins et zones sableuses, principaux habitats de la raie léopard, sont souvent altérés, voire détruits, à mesure que l'urbanisation côtière et le tourisme se développent ainsi que les pratiques de pêche destructrices (notamment les filets qui raclent les

fonds marins). Cette dégradation réduit les zones de reproduction, d'alimentation et de refuge essentielles à la survie de l'espèce.

- **la pollution sonore :**

Les bruits anthropiques (dont les moteurs de bateaux) sont une forme de pollution permanente qui impacte de plus en plus le paysage sonore naturel à l'échelle mondiale. Cette pollution peut provoquer des problèmes physiologiques, neurologiques et hormonaux sur de nombreuses espèces sauvages (*Francis et Barber, 2013 ; Simpson et al., 2016*). Bien que peu d'études existent sur cette thématique, le trafic maritime pourrait influencer la répartition des raies léopard. Une étude aux Bermudes a montré une plus faible présence de raies dans les zones à forte activité anthropique (*DeGroot, 2020*). D'autres études menées sur la raie léopard ocellée en Polynésie ont mis en évidence que les raies en alimentation préféraient les sites moins pollués par le bruit des moteurs (*Berthe et al, 2018*). En effet, dans les zones à fort trafic maritime, les raies étaient généralement observées en déplacement. En cas d'alimentation, la présence de bateau à moteur pouvait entraîner l'arrêt de l'alimentation.

- **la pollution chimique :**

Les métaux lourds, pesticides et hydrocarbures souvent issus des activités industrielles et agricoles, peuvent se retrouver dans les écosystèmes marins et s'accumuler dans les tissus des organismes vivants. Une étude menée sur une autre espèce de raie léopard en Australie a mis en évidence la présence de biphényles polychlorés (DDT et HCB) avec des concentrations suffisamment élevées pour avoir, sur le long terme, des effets négatifs sur la santé des raies (*Cagnazzi et al. 2019*). Bien qu'il n'y ait pas d'étude spécifique sur la raie léopard présente dans l'Atlantique, l'exposition à ces substances toxiques pourrait entraîner des effets néfastes sur leur santé, dont des anomalies de développement, une diminution de la fertilité et une mortalité accrue.

- **le réchauffement climatique :**

Les études menées sur le comportement des raies léopard ont mis en évidence une sélection de certains habitats à certains moments de l'année et de la journée, en partie lié à la température. La sélection de températures spécifiques leur permet d'améliorer certains processus physiologiques, allant de la performance de nage à la digestion en passant par la reproduction. La raie léopard est ainsi particulièrement sensible à l'évolution des conditions thermiques en raison du réchauffement climatique.

8. Politiques et législations

La raie léopard se déplace à travers de nombreux territoires avec des juridictions différentes en termes de réglementation de la pêche. Sur certains territoires, comme dans l'Etat de Floride aux États Unis, aux Bermudes et dans les îles Caïmans, l'espèce est protégée. Dans d'autres territoires, sa pêche est interdite, notamment à Puerto Rico. Sur d'autres secteurs de son aire de répartition la pêche de l'espèce est largement répandue, notamment à Cuba et au Mexique (*Lascelles et al, 2014, Cuevas-Zimbrón et al, 2011, Tagliafico et al, 2012, Serrano-Flores et al, 2018*).

8. Lois nationales et internationales

Dans les Antilles françaises, le statut de protection et la réglementation de la pêche de la raie léopard varie en fonction du territoire.

8.1.1. Saint-Barthélemy

L'espèce est protégée par le Code de l'Environnement de Saint-Barthélemy, créé par *délibération n°2021-069 CT du 09/12/2021*. Ainsi, la destruction, la mutilation, la consommation, le commerce, l'achat, le transport, la perturbation intentionnelle et l'exportation sont interdits dans les eaux territoriales.

8.1.2. Saint-Martin

La pêche de l'espèce est interdite à la pêche de plaisance par *l'Arrêté n°971-2019-08-20-003*.

8.1.3. Guadeloupe

La pêche de l'espèce est interdite à la pêche de plaisance par *l'Arrêté n°971-2019-08-20-003*.

8.1.4. Martinique

La pêche de l'espèce est interdite à la pêche professionnelle et de plaisance par *l'Arrêté n°R02-2019.04.08-004* et *l'Arrêté n°R02-2019.04.25-003*.

8.2. Accords internationaux (conventions et traités)

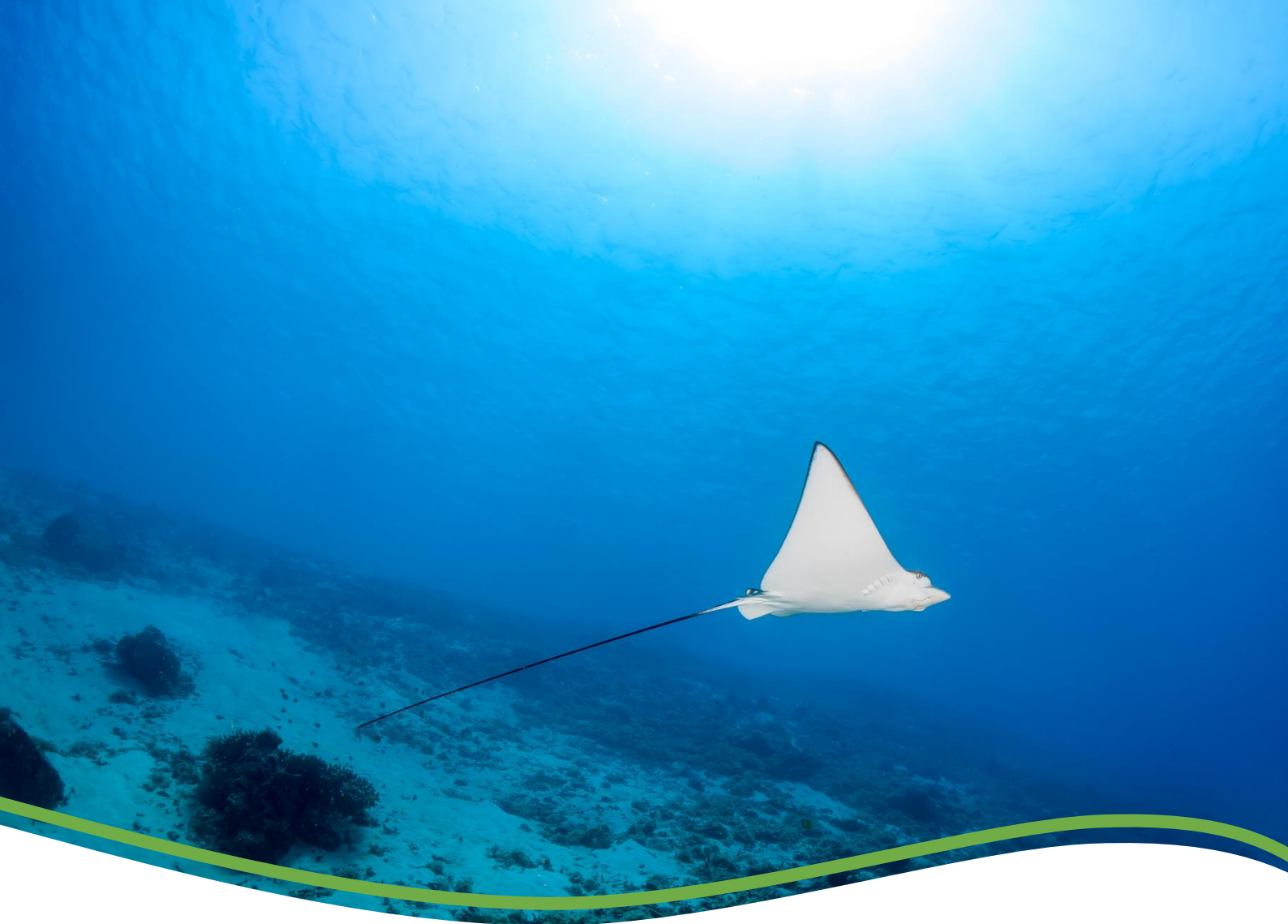
Ces dernières années, de nombreux accords internationaux ont été développés pour favoriser la conservation des élastomobranches dont :

- le plan international d'action pour les requins (IPOA-SHARK, créé en 1999),
- la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES), appelée également convention de Washington
- la Convention sur la conservation des espèces migratrices (CMS), appelée également convention de Bonn.
- le mémorandum de compréhension sur les requins pour la CMS (MOU SHARK),

Des accords spécifiques à la région caribéenne ont également été développés, dont :

- le plan régional d'actions pour les requins dans la Caraïbe (WECAFC RPOA-SHARK, créé en 2022),
- le protocole SPAW, appelé également la convention de Carthagène.

Malgré le fait que la raie léopard soit menacée d'extinction, que sa pêche reste largement répandue sur l'ensemble de son aire de répartition, qu'elle se déplace sur différents territoires, à ce jour, il n'existe aucun accord international comportant des mesures spécifiques pour favoriser la protection et la conservation de l'espèce.



Partie B - Populations de raies léopard dans les Antilles françaises

Cette section met en avant l'ensemble des connaissances disponibles sur les raies léopard dans les Antilles françaises. Les données sont issues des différents suivis menés par l'association Kap Natirel depuis 2013, permettant ainsi de fournir une vue d'ensemble approfondie sur cette espèce côtière.

1. Distribution spatiale des populations de raies léopard

1.1. Distribution des observations ponctuelles

Les observations ponctuelles² de raies léopard sont recensées sur l'ensemble des Antilles françaises et principalement dans des eaux côtières dont la profondeur n'excède pas les 20 m (figures 16 à 18).

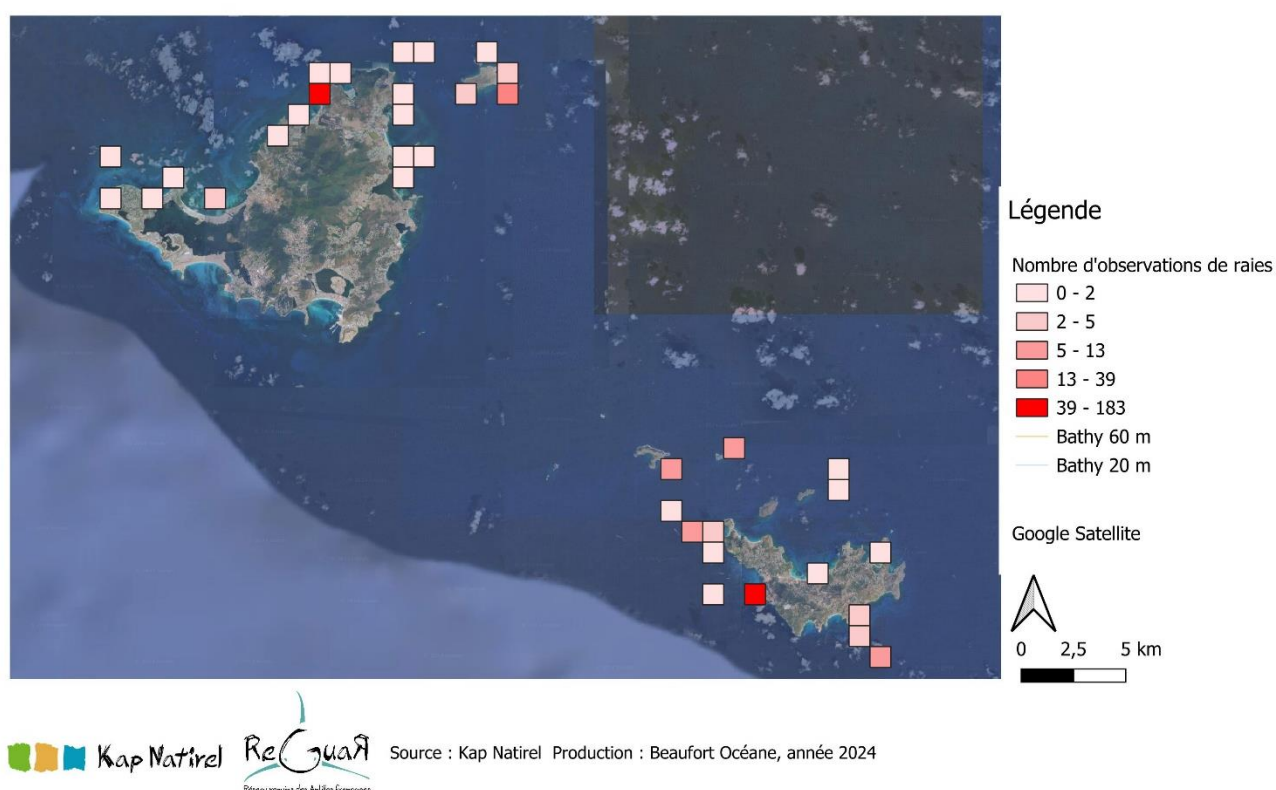


Figure 16 : Carte de répartition des observations de raies léopard à Saint-Martin et Saint-Barthélemy.

² Les données utilisées pour cette partie sont issues des observations recensées dans le cadre des programmes de sciences participatives (REGUAR et INA Scuba) et du suivi scientifiques avec les caméras appâtées. La description des suivis est présentée dans les encadrés 1 et 2).

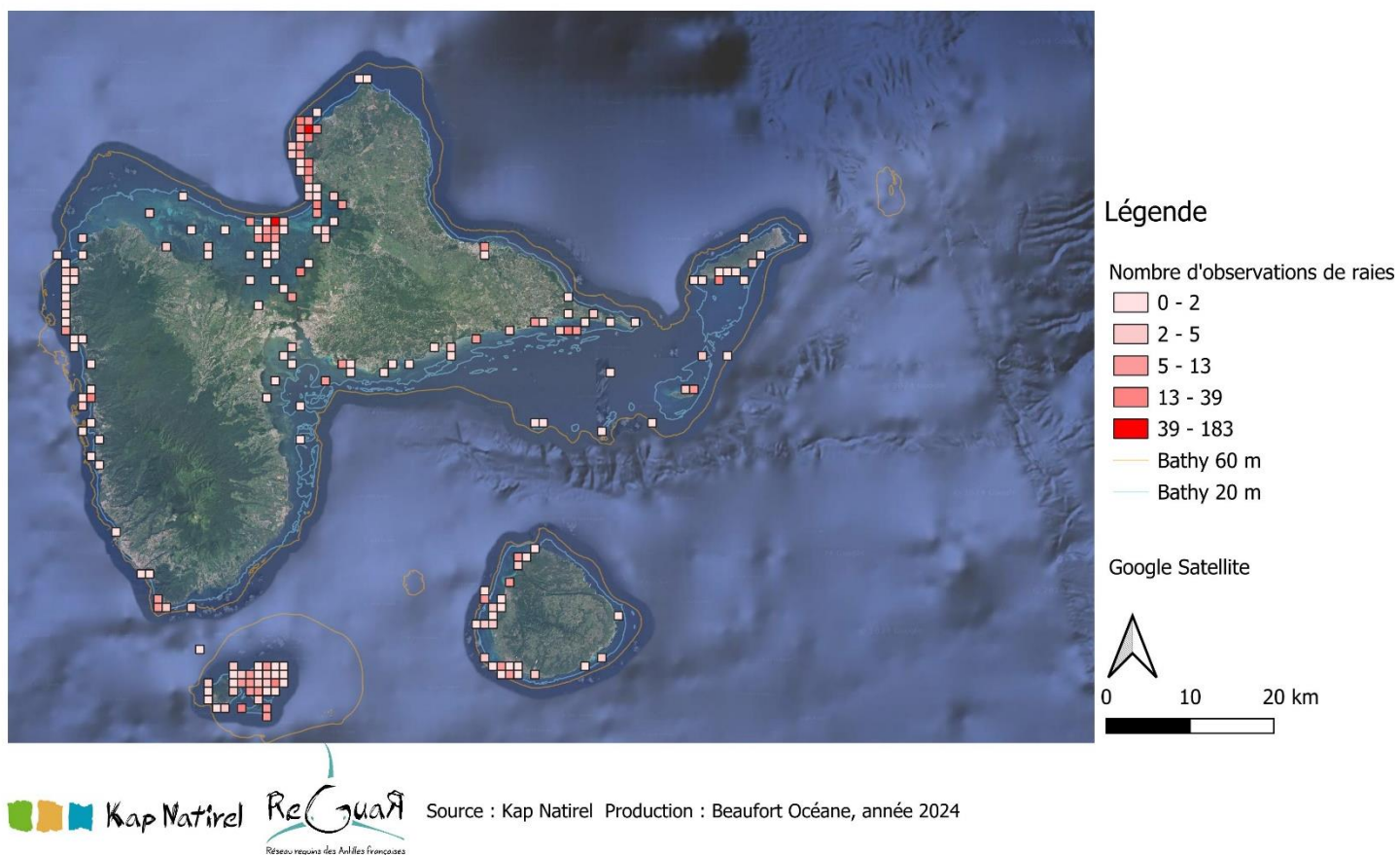


Figure 17 : Carte de répartition des observations de raies léopard en Guadeloupe.

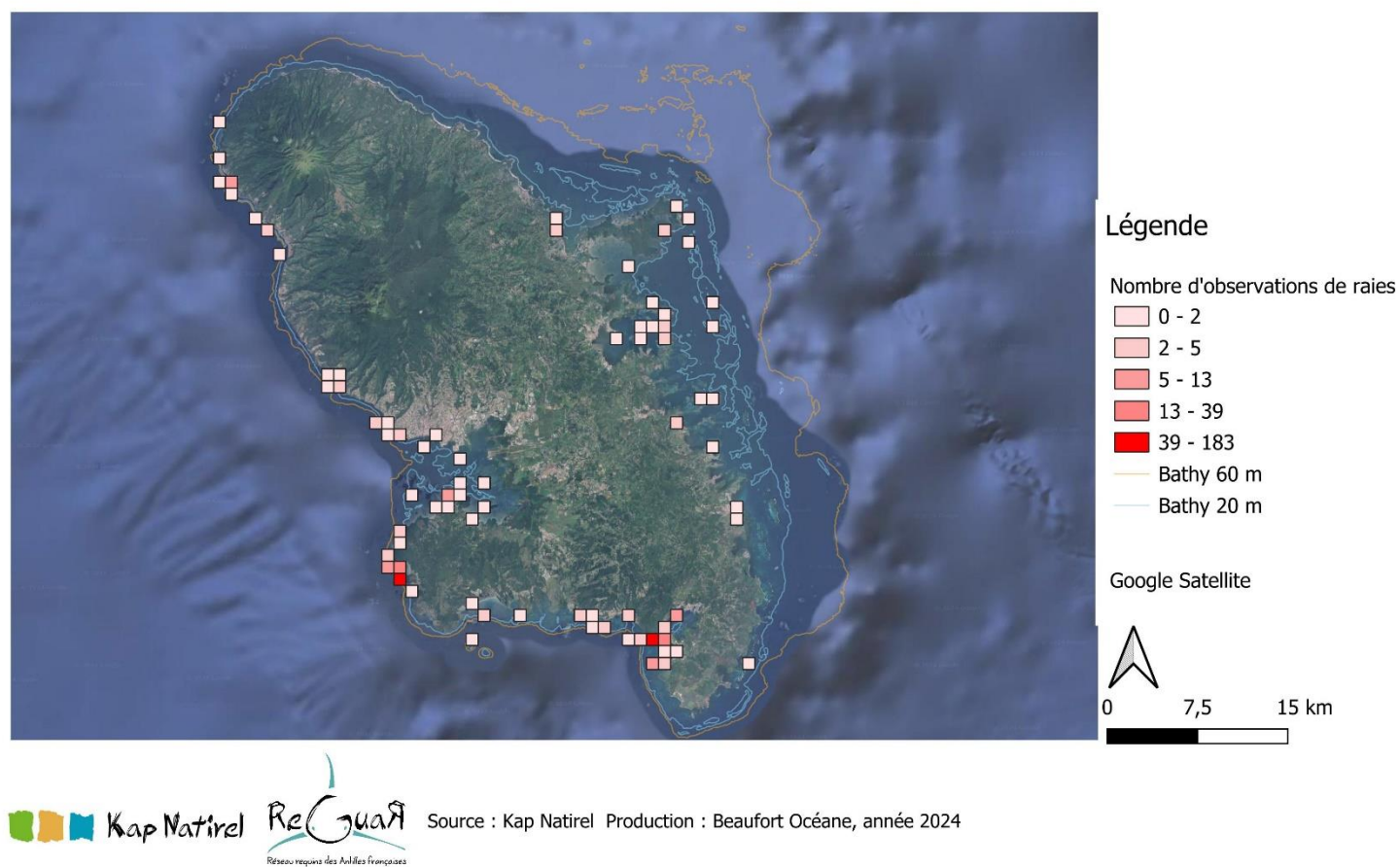


Figure 18 : Carte de répartition des observations de raies léopard en Martinique.

Encadré n° 1 : Programme "Observateur du REGUAR"

Le programme d'observation du REGUAR, créé en 2013, a pour mission de **recenser les observations ponctuelles de requins et de raies** sur l'ensemble des Antilles françaises. S'appuyant sur les principes **des sciences participatives**, il permet à un large éventail de publics de contribuer à l'acquisition de connaissances sur ces espèces fascinantes.

Que vous soyez pêcheur, plongeur, surfeur, ou simplement un amateur de la mer, chacun peut participer activement à ce projet.

Depuis sa création, REGUAR a permis de confirmer la **présence de près de 40 espèces de requins et de raies** dans la région. Le programme a considérablement enrichi les connaissances sur la répartition de ces espèces, offrant des données précieuses pour la recherche et la conservation. Grâce à la mobilisation et à l'engagement des participants, **REGUAR joue un rôle crucial dans la préservation des élasmobranches des Antilles françaises.**



RECENSEMENT DES REQUINS ET RAIES DES ANTILLES FRANÇAISES

Vous avez observé un requin ou une raie ?
(en) ou vivant)

Nous avons besoin de vous !

Transmettez-nous votre observation

C'est facile, c'est rapide, et vous pouvez tous participer !

ReGuAR
Réseau requins des Antilles françaises

MIEUX LES CONNAÎTRE...
Le Réseau contrôle les observations de requins et raies dans les Antilles françaises. Vos signalements sont importants, ils nous permettent d'identifier différentes espèces et lieux d'observation : une base essentielle à la conservation. Si ces animaux ont longtemps été associés au danger, leur existence se révèle primordiale à l'équilibre des océans. En effet, la diminution des populations peut entraîner d'importantes conséquences sur le bon fonctionnement des écosystèmes marins. Avec plus de 50 espèces de requins et de raies, les Antilles françaises possèdent une riche biodiversité. Cette diversité présente cependant une double fragilité avec un nombre élevé d'espèces menacées d'extinction et un faible nombre d'observations sur certaines îles. Agissons maintenant...

POUR MIEUX LES PROTÉGER

+590 690 08 05 44
www.kapnatirel.org/reguar
contact@kapnatirel.org
Réseau requins des Antilles françaises

1 - ou réalisez l'application mobile
2 - ou remplissez notre formulaire en ligne
3 - ou réalisez l'application mobile

4 - ou réalisez l'application mobile

5 - ou réalisez l'application mobile

Encadré n° 2 : Programme INA Scuba



Le programme INA Scuba a été créé et développé en 2004 par l'association Kap Natirel, initialement pour le suivi des tortues marines dans le cadre des actions du Réseau Tortues Marines. Depuis 2019, Kap Natirel a étendu ce programme pour inclure le suivi des requins et des raies à travers l'ensemble des Antilles françaises. En 2023, le Parc Naturel Marin de Martinique a décidé de reprendre l'animation du programme en Martinique.

Basé également sur les sciences participatives, ce programme est **exclusivement développé avec les clubs de plongée** et les moniteurs qui y sont affiliés. Les moniteurs participants reçoivent une formation sur le protocole et l'identification des espèces. Lors de chaque plongée, le moniteur note la date, le site de plongée, ainsi que le nombre d'individus observés pour chaque espèce rencontrée. Des informations complémentaires peuvent également être collectées, telles que la taille estimée des individus, leur sexe, etc.



1.2. Occurrence des observations, statut d'observation et indice d'abondance

Dans cette partie, les méthodes de suivi actuelles ne permettant pas de comptabiliser le nombre exact de raies dans les eaux territoriales, **les observations de raies léopard** sont utilisées comme proxy et elles seront un indice d'abondance relative. Ces observations sont recensées auprès des clubs de plongée dans le cadre du programme INA Scuba³.

Pour cette section, deux indices sont utilisés :

- **l'occurrence des observations (taux de rencontre)** : cet indice correspond à la fréquence à laquelle au moins une raie léopard est observée lors des plongées.
- **le nombre estimé d'observations (indice d'abondance relative)** : il représente une estimation du nombre de raies léopard qui devraient être observées dans une zone donnée, basée sur un modèle statistique prenant en compte divers facteurs environnementaux et anthropiques.

Cet indice est calculé en utilisant un modèle de régression binomiale négative (GLM NB⁴) qui permet de prédire le nombre d'observations de raies léopard en prenant en considération différentes variables : la présence de filets maillants, la période de l'année (trimestre), le jour lunaire (de 0 à 29) et le secteur. Cette méthode permet ainsi d'estimer l'effet de chaque variable tout en contrôlant les autres facteurs, fournissant ainsi une compréhension plus précise des influences relatives de chaque paramètre sur l'abondance relative des observations de raies léopard. Les résultats bruts sont disponibles en annexe.

En complément, en se basant sur le principe que plus une espèce est commune dans une région, plus elle est susceptible d'être observée en plongée, **un statut d'observation** a été déterminé de la manière suivante pour chaque zone d'étude :

Le statut d'observation est défini de la manière suivante :

- "**espèce rare**" : occurrence < 5 %
- "**espèce occasionnelle**" : 5 % < Occurrence < 25 %
- "**espèce commune**" : 25 % < Occurrence < 50 %
- "**espèce très commune**" : Occurrence > 50 %

1.2.1. A l'échelle des Antilles françaises

Les données disponibles, **provenant de près de 12 800 plongées**, révèlent des différences dans l'observation des raies léopard en fonction des îles (figure 19). Les données montrent que **les observations sont plus fréquentes à Saint-Barthélemy** ("**espèce commune**", avec un taux de

³ Les données utilisées pour cette partie sont issues des observations recensées par l'association Kap Natirel dans le cadre du programme de sciences participatives INA Scuba entre 2019 et 2023, voire encadré n°2.

⁴ Le modèle utilisé est le suivant : $N_Eagle \sim NB(\lambda_i, k)$; $\log(\lambda_i) = \alpha + \beta_1 \times Sector_i + \beta_2 \times Lunar\ day_i + \beta_3 \times Trimestre_i + \beta_4 \times Gillnet_occurrence_i$.

rencontre de 32 %), par rapport aux îles de Guadeloupe et de la Martinique (“**espèce rare**”, avec un taux de rencontre respectif de 3 % et 1 %). Sur Saint-Martin, elle est considérée comme “**espèce occasionnelle**”, avec un taux de rencontre de 13 %. La carte de répartition des sites de plongée et des taux de rencontre sont disponibles en annexe.

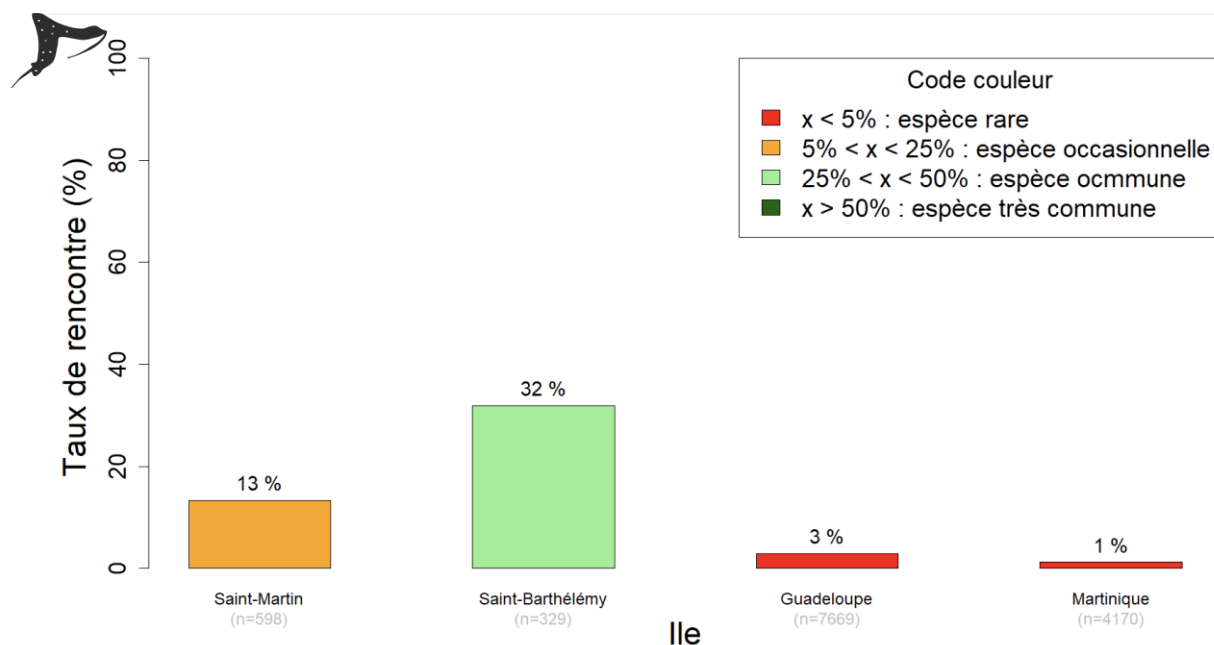


Figure 19 : Taux de rencontre des raies léopard en plongée dans les Antilles françaises.

1.2.2. A l'échelle de l'archipel guadeloupéen

Les données disponibles, **provenant de 7669 plongées**, montrent que la fréquence des observations de raies varie en fonction des secteurs (figures 20 et 21). **Les observations sont plus fréquentes dans les secteurs du “Grand-Cul-de-Sac-Marin” (GCSM) et du “Nord de la Grande-Terre” (NGT)**, où le statut d'observation est “**espèce occasionnelle**” avec un taux de rencontre respectif de 21 % et 6 %. Sur les autres secteurs, le taux de rencontre est entre 0 % et 4 % et le statut est “**espèce rare**”.

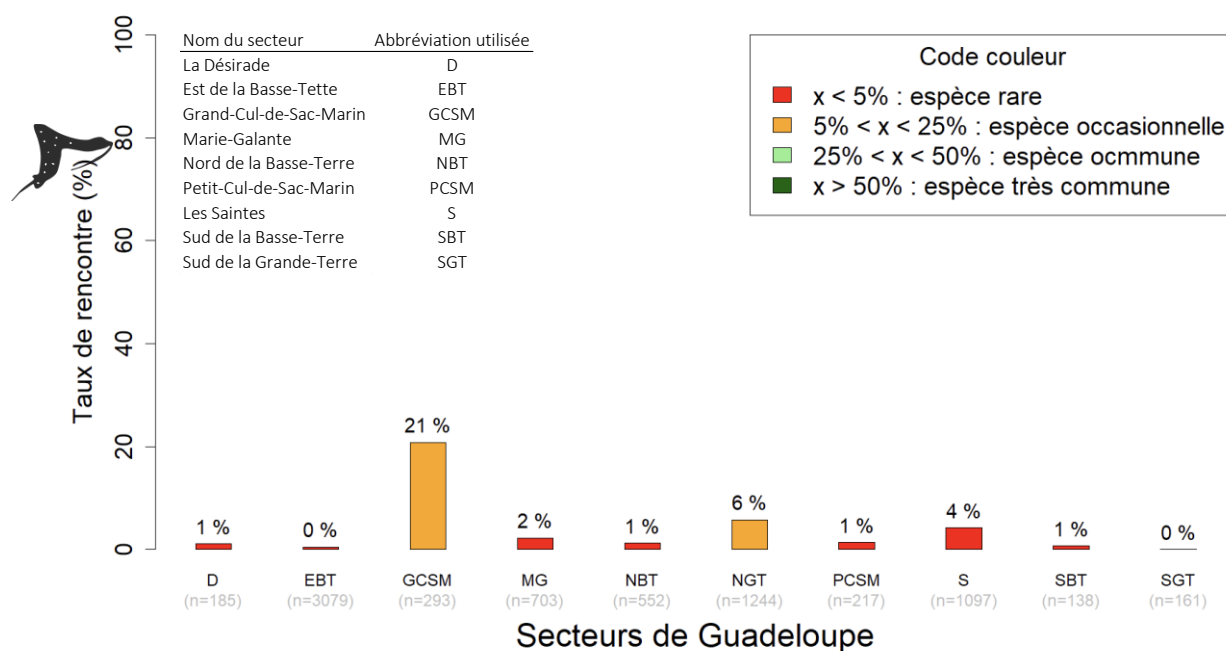
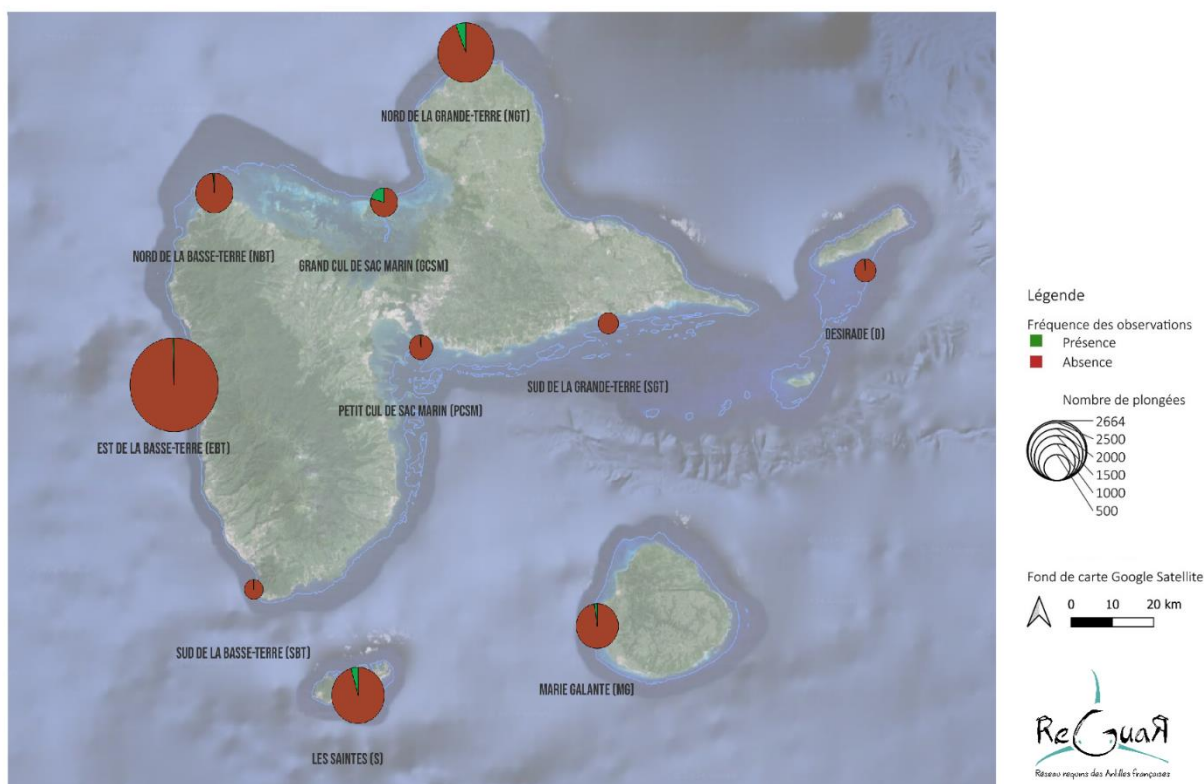


Figure 20 : Taux de rencontre des raies léopard en plongée sur l'archipel guadeloupéen..

Fréquence des observations de raies léopard (*Aetobatus narinari*) en Guadeloupe



D'après les données recensées dans le cadre du programme INA Scuba entre 2019 et 2023.

Production : 2024 - Océane Beaufort - Kap Naturel

Figure 21 : Carte de la fréquence des observations des raies léopard en plongée sur l'archipel guadeloupéen.

1.2.3. A l'échelle de la Martinique

D'après les données disponibles, provenant de 4170 plongées, le nombre d'observations de raies léopard est faible sur l'ensemble des secteurs étudiés, avec un statut d'observation "espèce rare" (figures 22 et 23).

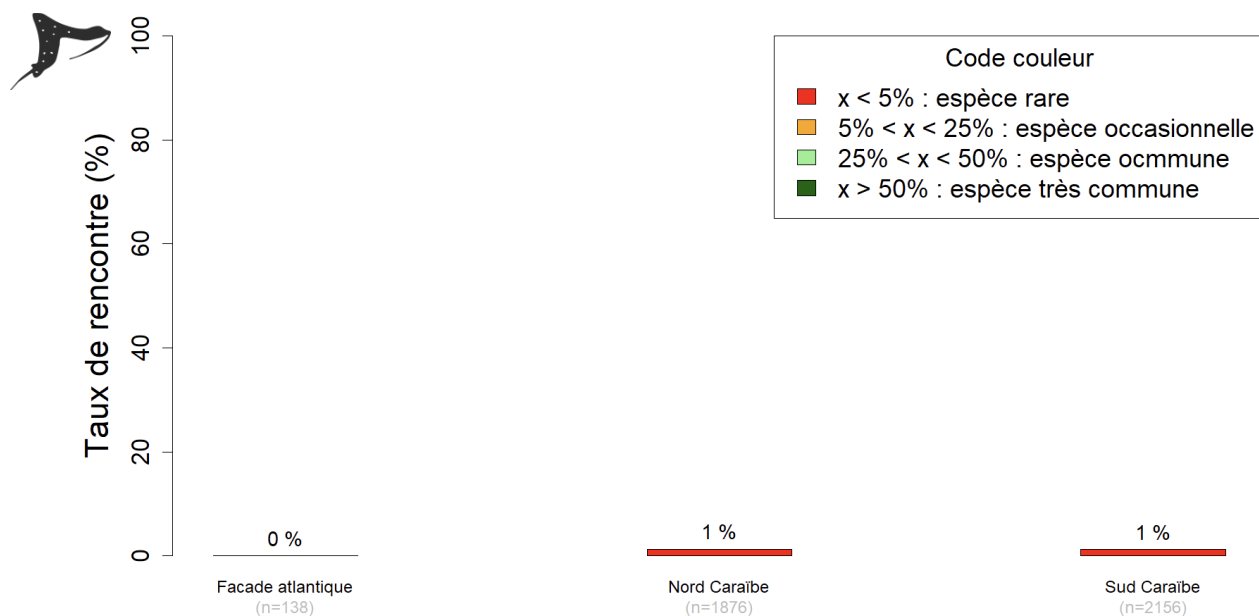
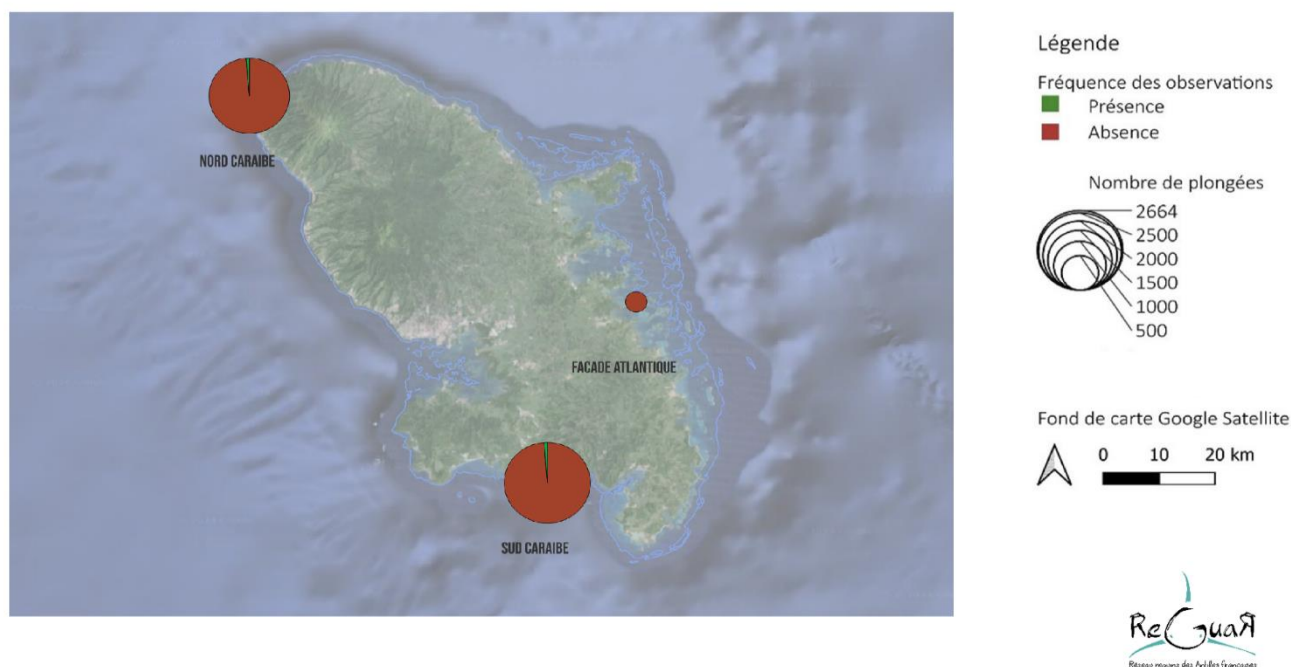


Figure 22 : Taux de rencontre des raies léopard en plongée en Martinique.

Fréquence des observations de raies léopard (*Aetobatus narinari*) en Martinique



D'après les données recencées dans le cadre du programme INA Scuba entre 2019 et 2023.

Production : 2024 - Océane Beaufort - Kap Natirel

Figure 23 : Carte de la fréquence des observations des raies léopard en plongée en Martinique.

2. Facteurs pouvant influencer la répartition

2.1. Paramètres environnementaux

D'après la littérature (voir la première section de ce document), divers paramètres environnementaux peuvent influencer la répartition des raies léopard. Ces paramètres incluent notamment la température, la profondeur, le type d'habitat et son état, la disponibilité des proies, la présence de prédateurs, la coexistence avec d'autres espèces de raies, ainsi que les cycles lunaires. Cependant, en raison des contraintes liées aux données disponibles, notre étude se concentrera sur l'analyse de deux de ces variables : la période de l'année et la lune⁵.

2.1.1. Période de l'année

L'étude a été menée dans des eaux tropicales, où les variations de température au cours de l'année sont moins marquées qu'en climat tempéré. Cependant, on observe des variations environnementales liées aux saisons, dont une légère baisse des températures en début et fin d'année, ainsi qu'une alternance entre une saison sèche (de décembre à juin) et une saison des pluies (de juillet à novembre). Pour évaluer l'influence de ces variations saisonnières sur les observations de raies, le trimestre a été utilisé comme variable d'analyse.

Les trimestres sont définis comme suit :

- T1 : janvier à mars
- T2 : avril à juin
- T3 : juillet à septembre
- T4 : octobre à décembre

Cette approche permet de mieux comprendre comment les changements environnementaux saisonniers pouvant affecter la répartition et l'abondance des raies et donc de leurs populations.

D'après les données disponibles, il y a une augmentation des observations de raies léopard au fur et à mesure que l'année avance (figure 24). Cette augmentation est significative entre T1 et T4 avec une augmentation des observations estimée à 58% entre ces deux périodes (IRR = 1.58, p-value = < 0.001). Les résultats du modèle utilisé sont disponibles en annexe. **On observe donc une saisonnalité des observations de raies, avec une augmentation significative entre octobre et décembre.** Cela pourrait s'expliquer par des conditions environnementales plus favorables dans les Antilles françaises à cette période, en contraste avec d'autres régions de la Caraïbe comme la Floride, où les températures commencent à baisser. Selon la littérature, des fluctuations saisonnières ont été observées dans la région des Caraïbes et dans le golfe du Mexique. Dans la baie de Sarasota, en Floride, où la température de la mer peut descendre jusqu'à 22° en hiver, des études ont montré une diminution de l'abondance en fin d'année (*Bassos-Hull et al. 2014, Sellas et al., 2015*). En comparaison, dans le sud-est du Mexique, à Cuba et au Venezuela, où les températures de la mer restent relativement élevées tout au long de l'année, l'abondance des raies léopard augmente en hiver (*Cuevas-Zimbrón et al. 2011,*

⁵ Les données utilisées pour cette partie sont issues des observations recensées dans le cadre du programme de sciences participatives INA Scuba entre 2019 et 2023. Les indices et le modèle statistique utilisés sont les mêmes que ceux décrits dans la section précédente.

Tagliafico et al. 2012, Ruiz A, données non publiées). La sélection de la température est utilisée dans le règne animal pour maximiser les performances physiologiques, notamment le taux de croissance et favoriser la reproduction (Heupel et al. 2007, Garla et al, 2006). Elle pourrait expliquer certaines migrations saisonnières. Des études plus approfondies, incluant le suivi satellitaire et l'analyse génétique, sont nécessaires pour mieux comprendre ce phénomène.

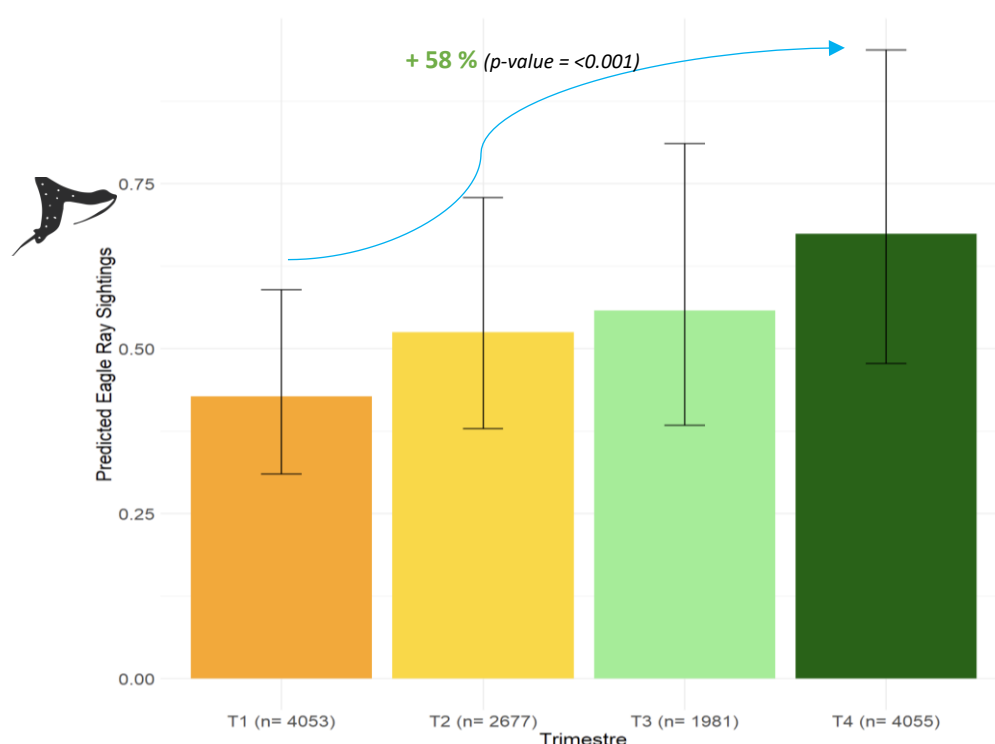


Figure 24 : Effet du trimestre sur les observations de raies léopard.

2.1.2. La lune

Pour étudier l'influence de la lune sur les observations de raies, le jour lunaire a été utilisé comme variable. Il est basé sur un cycle lunaire complet de 29 jours, avec le jour 0 correspondant à la nouvelle lune et le jour 15 à la pleine lune.

D'après les données disponibles, il n'y a pas d'évolution significative des observations de raies en fonction du jour lunaire (figure 25) (IRR = 1; p-value = 0.7). **Il n'y a pas d'effet significatif de la lune sur les observations de raies léopard.** Bien que les effets lunaires soient reconnus pour influencer le règne animal, notamment sur la raie léopard (Cuevas-Zimbron et al., 2010), dans notre étude, ils ne semblent pas avoir d'impact sur les observations de raies léopard. Ce constat contredit les affirmations des pêcheurs locaux, qui disent observer moins de raies léopard dans leurs filets lors de la pleine lune (*com. pers. de pêcheurs*). Une étude réalisée dans le sud du golfe du Mexique montre l'inverse, avec une augmentation des captures de raies léopard

pendant la pleine lune (Cuevas-Zimbron *et al.*, 2010). Il paraît donc pertinent de poursuivre les analyses sur l'influence potentielle de la lune sur les populations de raies léopard.

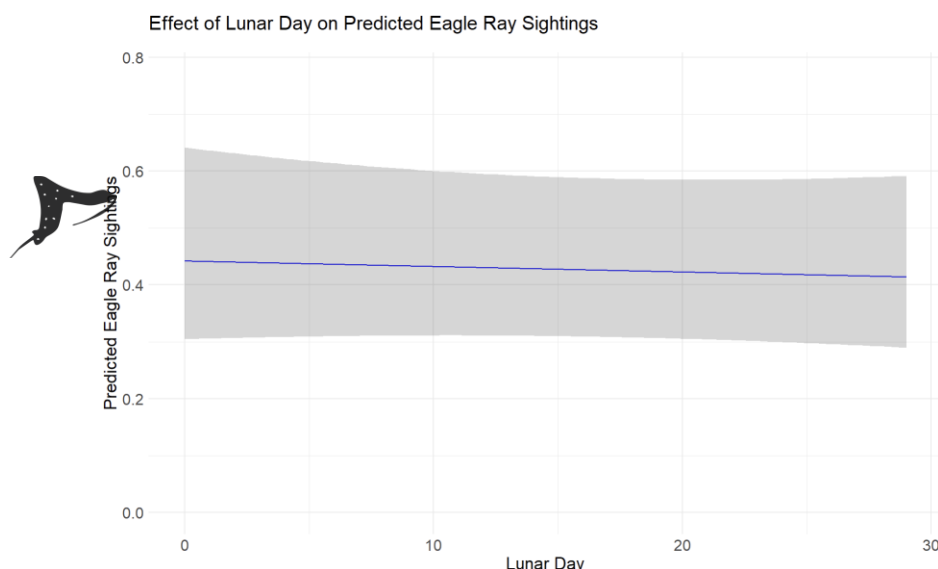


Figure 25 : Effet du jour lunaire sur les observations de raies léopard.

2.2. Paramètres anthropiques

D'après la littérature, plusieurs paramètres anthropiques peuvent influencer la répartition des raies léopard. Parmi ces facteurs, on retrouve notamment le trafic maritime, la pression de pêche, le statut de protection du site (par exemple réserve ou parc naturel), la pollution, le développement côtier, et les activités touristiques. Cependant, en raison des contraintes liées à la disponibilité des données et de la corrélation entre certaines variables (comme la pression de pêche et le statut de protection), notre étude se concentre sur un seul paramètre : la pression de pêche.

En raison des limites des données disponibles sur la pression de pêche dans les Antilles françaises et des engins principalement concernés par les captures (ciblées et accidentelles), il a été décidé d'utiliser comme variable l'occurrence des filets maillants. Lorsque les filets maillants sont utilisés dans un secteur, la variable sera définie comme "présente". Lorsqu'ils sont interdits et/ou non utilisés, la variable est considérée comme "absente".

D'après les données disponibles, il y a une diminution des observations de raies léopard sur les zones où les filets maillants sont utilisés (figure 26). Cette diminution est significative avec une diminution des observations estimée à 50 % (IRR = 0.50, p-value = 0.005). Les résultats du modèle utilisé sont disponibles en annexe. **On observe donc un effet négatif significatif de la présence de filets maillants dans les observations de raies.** Ce résultat n'est pas surprenant en raison du comportement de nage et d'alimentation de la raie léopard et des techniques utilisées pour la pêche aux filets maillants (folle, trémail et filet droit). Cette raie est benthopélagique, elle nage au-dessus des fonds sableux et des herbiers marins à la recherche de proies et nage en pleine eau au-dessus des récifs lorsqu'elle se déplace. Cela le rend particulièrement sensible aux filets maillants qui sont placés sur les fonds sableux, à herbiers et à proximité des récifs. Les filets maillants sont largement utilisés aux Antilles françaises, notamment en Guadeloupe et en

Martinique, en raison d'une forte demande en poissons côtiers dans ces territoires (à Saint Barthélemy et Saint Martin, la demande des consommateurs se porte essentiellement sur les poissons pélagiques).

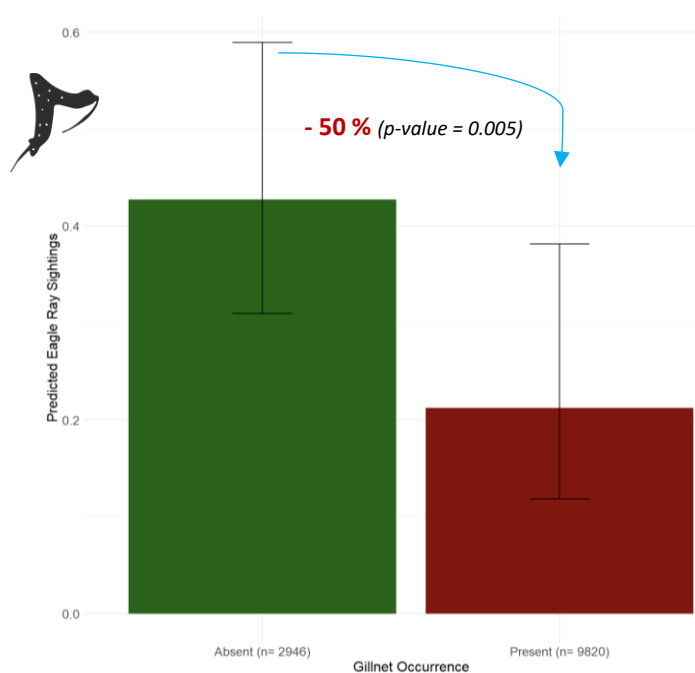


Figure 26 : Effet de l'occurrence des filets maillants sur les observations de raies léopard.

Encadré n°3 : Pêche de la raie léopard dans les Antilles françaises

Peu de données sont disponibles sur la pêche de la raie léopard dans les Antilles françaises. Les informations issues du Système d'Information Halieutique (SIH) de l'IFREMER, recueillies d'août 2007 à février 2023 en Martinique et en Guadeloupe, **ne permettent pas d'obtenir des données spécifiques au niveau de l'espèce**. En effet, les données sont agrégées sous des catégories générales telles que "*Batoïdes nca*", "*Pastenagues*", "*Raies, pastenagues, manta nca*", ne permettant pas d'extraire des informations spécifiques aux raies léopard.

Cependant, il a été possible de mettre en évidence les principaux engins de pêche impliqués dans les captures de raies côtières (incluant notamment la raie pastenague et la raie léopard) (figure 27). **La folle à raies et le trémail sont les principaux engins utilisés**, représentant respectivement 32 % et 31 % des captures de raies côtières. Ils sont suivis par la senne, le filet maillant droit, et la chasse au fusil en apnée (respectivement 16 %, 8 % et 7 %).

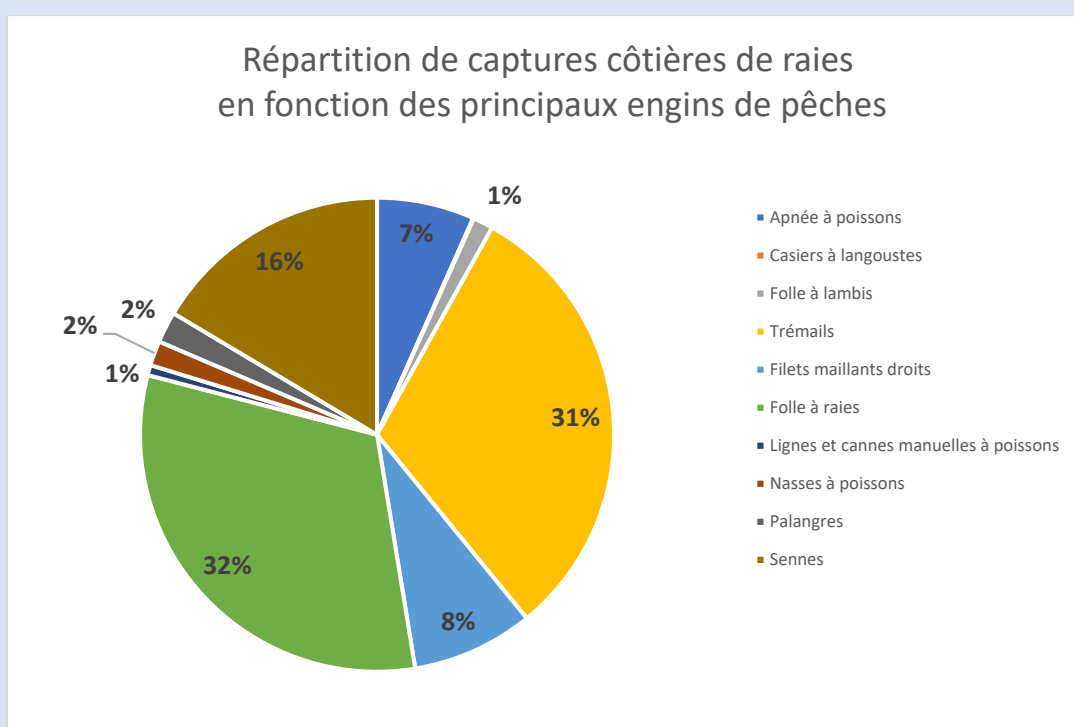


Figure 27 : Répartition des captures côtières de raies en fonction des principaux engins de pêche.

En Guadeloupe, un suivi des débarquements a été réalisé par Kap Natirel entre novembre 2016 et mai 2018. Sur 400 comptages effectués sur divers points de vente de l'archipel guadeloupéen (principalement à Basse-Terre et à Pointe-à-Pitre), des raies léopard ont été observées lors de 39 comptages (soit 10 %), avec parfois plus de 8 individus sur les points de vente. Des ailes de raie léopard ont également été observées en vente dans les grandes surfaces.

En complément, des enquêtes socioéconomiques réalisées par Kap Natirel en 2015 en Guadeloupe révèlent les informations suivantes :

- Sur 95 pêcheurs interrogés, 11 ont confirmé pêcher régulièrement des raies léopard et 6 ont mentionné pêcher des "raies" sans préciser l'espèce. **Il s'agit principalement de captures accidentelles**, bien que deux pêcheurs ciblent spécifiquement la raie léopard.

3. Distribution temporelle des observations de raies léopard

D'après la figure 28, les observations de raies léopard réalisées sur les secteurs étudiés ⁶ montrent des fluctuations annuelles importantes. Les observations varient avec un indice d'abondance moyen compris entre 0,07 et 0,26. Un pic d'observations a été enregistré en 2023, tandis que la valeur la plus faible a été observée en 2022. Il est important de noter que des observations exceptionnelles de plusieurs raies léopard ont conduit à des valeurs situées en dehors de la plage normale des données. Ces valeurs ont été maintenues dans l'analyse car, d'un point de vue biologique, elles ne sont pas aberrantes. En effet, la raie léopard est connue pour former des "schools", c'est-à-dire des groupes de raies, pouvant atteindre plus de 10 individus, avec un comportement de nage synchronisée.

Le modèle de régression utilisé a permis d'estimer les variations des observations de raies léopard en utilisant l'année 2019 comme référence. En 2020, 2021 et 2023, une augmentation des observations par rapport à 2019 a été estimée respectivement à 54,9 %, 35,6 % et 249,2 %. En revanche, en 2022, une diminution des observations de 9,2 % par rapport à 2019 a été observée. L'ensemble des résultats sont présentés en annexe. Cependant, il convient de noter que seule **l'augmentation des observations entre 2019 et 2023 est significative** (IRR = 3,492; p-value < 0,001). Il est également important de prendre en compte l'échelle des valeurs obtenues. Si on ramène à l'échelle de l'observation, en moyenne, **il y a une observation de raie léopard toutes les 10 plongées en 2019, et toutes les 4 plongées en 2023.**

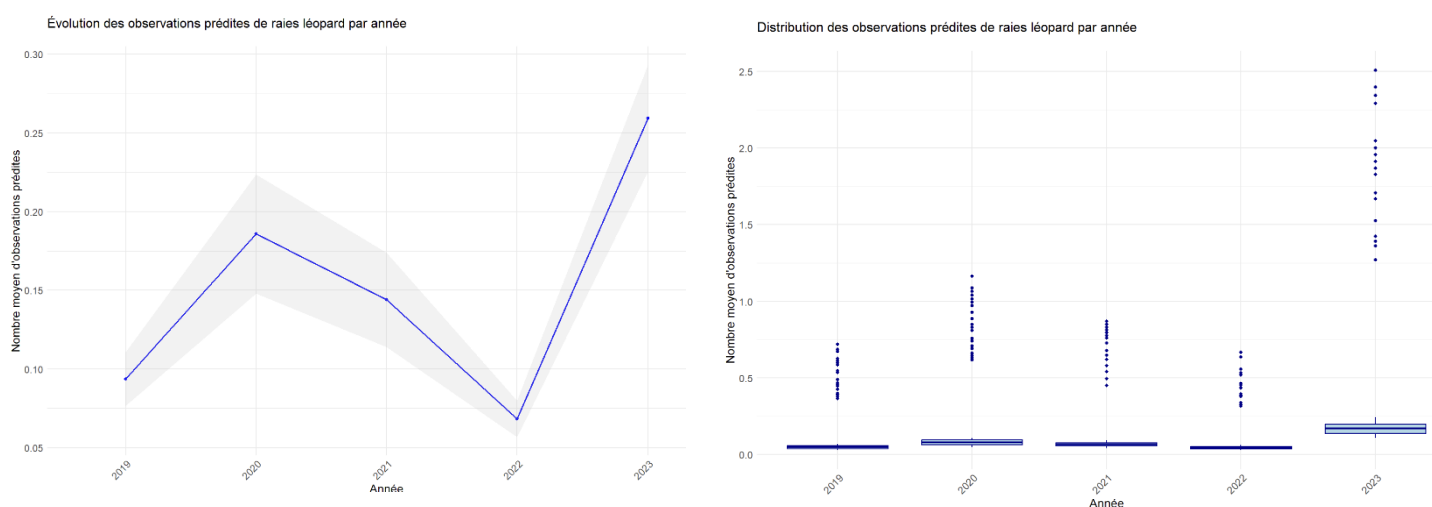


Figure 28 : Effet du temps sur les observations de raies léopard.

⁶ Les données utilisées pour cette partie sont issues des observations recensées dans le cadre du programme de sciences participatives INA Scuba entre 2019 et 2023 pour les secteurs NGT et GCSM en Guadeloupe. Ce sont les 2 secteurs pour lesquels il y a suffisamment de données pour chaque année. Le modèle utilisé pour cette partie est un modèle de régression linéaire avec une distribution de Tweedie. $N_Eagle \sim Tweedie(\mu_i, \phi)$; $\log(\mu_i) = \alpha + \beta_1 \times Year_i + \beta_2 \times Lunar\ day_i + \beta_3 \times Season_i + \beta_4 \times Gillnet_occurrence_i$. Les résultats du modèle sont disponibles en annexe.

4. Conclusion

L'analyse et la valorisation des connaissances acquises depuis 2013 ont permis de fournir les premières informations détaillées sur les populations de raies léopard dans les Antilles françaises. Les résultats indiquent **la présence de la raie léopard dans la majorité des secteurs dont la profondeur est inférieure à 20 mètres**, dans l'ensemble des Antilles françaises.

L'abondance relative des raies léopard varie en fonction du territoire, avec une fréquence d'observation plus élevée à Saint-Barthélemy (32%), suivie de Saint-Martin (13%), de la Guadeloupe (3%) et de la Martinique (1%). Ces résultats **traduisent un meilleur état des populations de raies léopard dans les Îles du Nord comparativement à celles de la Guadeloupe et de la Martinique**.

L'analyse des facteurs environnementaux a révélé que **la phase lunaire n'a pas d'effet significatif sur l'abondance relative** des raies, bien que d'autres études menées dans différentes régions de la Caraïbe suggèrent une augmentation des captures de raies pendant la nouvelle lune (*Cuevas-Zimbron et al., 2010*). En revanche, **la période de l'année a un effet significatif sur l'abondance relative des raies, avec une augmentation notable entre octobre et décembre**. Enfin, cette étude a également mis en évidence **l'impact de l'utilisation des filets maillants**, principaux engins de pêche impliqués dans les captures de raies léopard, **avec un effet significatif sur les observations de raies**. En effet, une diminution des observations de raies a été notée dans les secteurs où cet engin est utilisé.

Bien que les modèles utilisés dans cette étude aient été sélectionnés pour leur adéquation aux données disponibles, il est crucial de reconnaître leurs limites. Une analyse plus approfondie doit inclure d'autres facteurs potentiellement influents, tels que le biais de l'observateur et la durée de plongée, pour affiner les conclusions.

Cette première étude sur les populations de raies léopard fournit une base solide pour la compréhension des populations de raies léopard dans les Antilles françaises et met en lumière l'importance de poursuivre les recherches, notamment avec des méthodes avancées, pour améliorer nos connaissances et les efforts de conservation.



Partie C – Recommandations

1. Réglementation et actions de conservation

Compte tenu de l'aire de répartition de la raie léopard et des migrations connues dans la région caraïbe, **il apparaît essentiel de développer des outils de conservation internationaux communs.**

Dans les Antilles françaises, les mesures réglementaires pour la raie léopard varient d'un territoire à un autre, à l'exception de la Guadeloupe et de Saint-Martin, où la réglementation applicable à Saint-Martin à ce jour est celle de la Guadeloupe. À Saint-Barthélemy, des mesures de protection strictes sont en place (la raie léopard étant une espèce protégée), tandis que des mesures pour la pêche professionnelle sont inexistantes en Guadeloupe et à Saint-Martin. Pour faciliter l'application des mesures et assurer la continuité écologique des actions de conservation, il semble important **de développer des mesures communes mais également un outil de gestion commun** comme un plan d'actions co-construit entre les différents territoires.

Il est également crucial de reconnaître que l'existence de mesures réglementaires, bien qu'importantes, ne suffit pas pour réduire les menaces pesant sur la raie léopard. L'interdiction de la pêche, de la détention, du transbordement et de la vente peut réduire la pêche ciblée de l'espèce et sa commercialisation. Toutefois, **ces mesures ont leurs limites en ce qui concerne la réduction des captures accidentelles**, en particulier lorsque les engins de pêche impliqués, tels que les filets maillants, sont largement utilisés dans les territoires concernés.

Dans le contexte des Antilles françaises, et plus particulièrement en Guadeloupe et en Martinique, l'usage des filets maillants est intensément répandu et possède un rôle socio-économique considérable, rendant la réglementation de l'usage ces engins particulièrement complexe. Par exemple, en Martinique, l'usage du trémail est interdit par arrêté préfectoral depuis janvier 2020. Cependant, ce filet est encore observé sur certains points de débarquement, et cette nouvelle mesure a pu ajouter de nouvelles tensions entre les pêcheurs professionnels et les autorités. Ce cas illustre **l'importance de développer, autant que possible, des mesures en collaboration avec les pêcheurs concernés pour favoriser leur applicabilité et leur application.**

Entre 2020 et 2023, le CNRS, accompagné de nombreux collaborateurs, a initié dans le cadre du projet Topase des travaux de développement et de recherches sur les modifications techniques des filets maillants pour réduire les captures accidentelles de tortues marines. Les premiers résultats sont encourageants, et un nouveau projet, **Recaptured**, devrait débuter prochainement. Porté également par le CNRS, ce projet poursuit les travaux initiés dans Topase, en les élargissant aux élaémobranches, incluant la raie léopard. Ce projet ambitieux pourrait, d'ici quelques années, permettre d'accompagner les pêcheurs fileyeurs dans la réduction des captures accidentelles.

En attendant des propositions adaptées issues de ces travaux d'ingénierie des pêches, **il est essentiel d'identifier quelques bonnes pratiques à partager auprès des pêcheurs fileyeurs pour réduire les captures de raies.** Cela passe par l'information et la sensibilisation à la réglementation de pêche existante, ainsi que par l'identification de techniques et pratiques déjà existantes et utilisées par certains pêcheurs pour réduire les captures. Cela inclut notamment

l'identification des zones et des périodes principales d'interactions entre les raies léopard et les activités de pêche, afin d'informer les pêcheurs des périodes et zones à éviter.

Par ailleurs, dans les Antilles françaises, les raies léopard sont observées sur presque tous les secteurs côtiers à des profondeurs inférieures à 20 mètres. Cette bande côtière est également la plus fréquentée par les autres activités humaines (trafic maritime, activités nautiques ...) et la plus impactée par la pollution côtière, notamment les rejets d'eaux usées peu ou pas traitées. Cela met en évidence **un besoin urgent d'identifier les principales zones d'interactions entre les raies, le trafic maritime et les activités nautiques afin de proposer des mesures de réduction des dérangements** (« bonnes pratiques »). Il est également crucial de **poursuivre la sensibilisation et l'information sur l'impact de la pollution côtière sur les écosystèmes marins et la faune qui y est associée.**

2. Données écologiques et biologiques manquantes pour la conservation des raies léopard dans les Antilles françaises

Pour mettre en place des actions de conservation et de protection efficaces pour la raie léopard, il est essentiel de collecter et d'analyser diverses informations. Ces informations permettent de mieux comprendre les besoins spécifiques de l'espèce et de développer des stratégies de conservation adaptées par rapport aux contextes de chaque territoire des Antilles françaises.

Voici une liste structurée des types d'informations nécessaires. Les “*” signalent que des actions sont prochainement prévues pour améliorer les connaissances sur ces sujets.

- **Habitat et distribution**

- **Zones critiques pour la conservation*** : identifier les zones qui i) abritent des stades vulnérables du cycle de vie de l'espèce, tels que les juvéniles ou les femelles gestantes, ou encore par la formation d'agrégations (regroupement de plus de 3 individus), ii) sont fréquemment sujettes à des menaces liées aux activités humaines, iii) offrent des opportunités pour la mise en place de mesures visant à réduire ces menaces anthropiques et ainsi assurer la protection et la conservation de l'espèce.
- **Conditions environnementales*** : poursuivre l'identification des paramètres environnementaux qui peuvent influencer la présence et l'abondance de l'espèce (température de l'eau, salinité, profondeur, type et état des habitats ...).

- **Comportement et écologie**

- **Modèles de déplacement*** : identifier les mouvements de migrations saisonnières, les déplacements quotidiens, améliorer les connaissances sur le domaine vital de l'espèce.

- **Reproduction*** : identifier les périodes et les lieux de reproduction et de mises bas, identifier la présence de nurserie, identifier la taille à maturité pour les mâles et pour les femelles.
- **Régime alimentaire** : identifier les principales proies des populations présentes dans les Antilles françaises. Améliorer les connaissances sur ces populations de proies, notamment s'il s'agit d'espèces à valeur économique.
- **Menaces et pressions**
 - **Pêche ciblée ***: améliorer les connaissances sur la pêche des raies pratiquée en Guadeloupe, en Martinique et à Saint-Martin (nombre de pêcheurs pratiquant, effort de pêche et répartition sur le territoire, nombre/quantité d'individus prélevés par année, valeur commerciale ...).
 - **Prises accessoires ***: améliorer les connaissances sur la pêche accidentelle lors de la pêche d'autres espèces (notamment dans les filets maillants).
 - **Dérangement ***: améliorer les connaissances sur le potentiel dérangement par les activités nautiques (plongée, trafic maritime...).
 - **Pollution** : améliorer les connaissances sur les effets des polluants chimiques, plastiques, et autres déchets marins sur l'espèce.
 - **Destruction de l'habitat*** : améliorer les connaissances sur les effets de la dégradation des récifs coralliens et l'urbanisation côtière.
- **Données démographiques**
 - **Taille de la population** : Estimations actuelles de la population, diversité génétique et lien avec les autres pays de la Caraïbe.
 - **Structure de la population** : Étudier la répartition par âge et sexe.
 - **Tendances de la population** : Poursuivre l'évolution des populations dans le temps et l'espace *.
- **Mesures de conservation existantes**
 - **Réglementations de pêche ***: Étudier l'efficacité des mesures existantes.
 - **Zones protégées ***: Étudier l'efficacité des réserves marines, parcs marins et zones de réserve de pêche pour la conservation de la raie léopard.

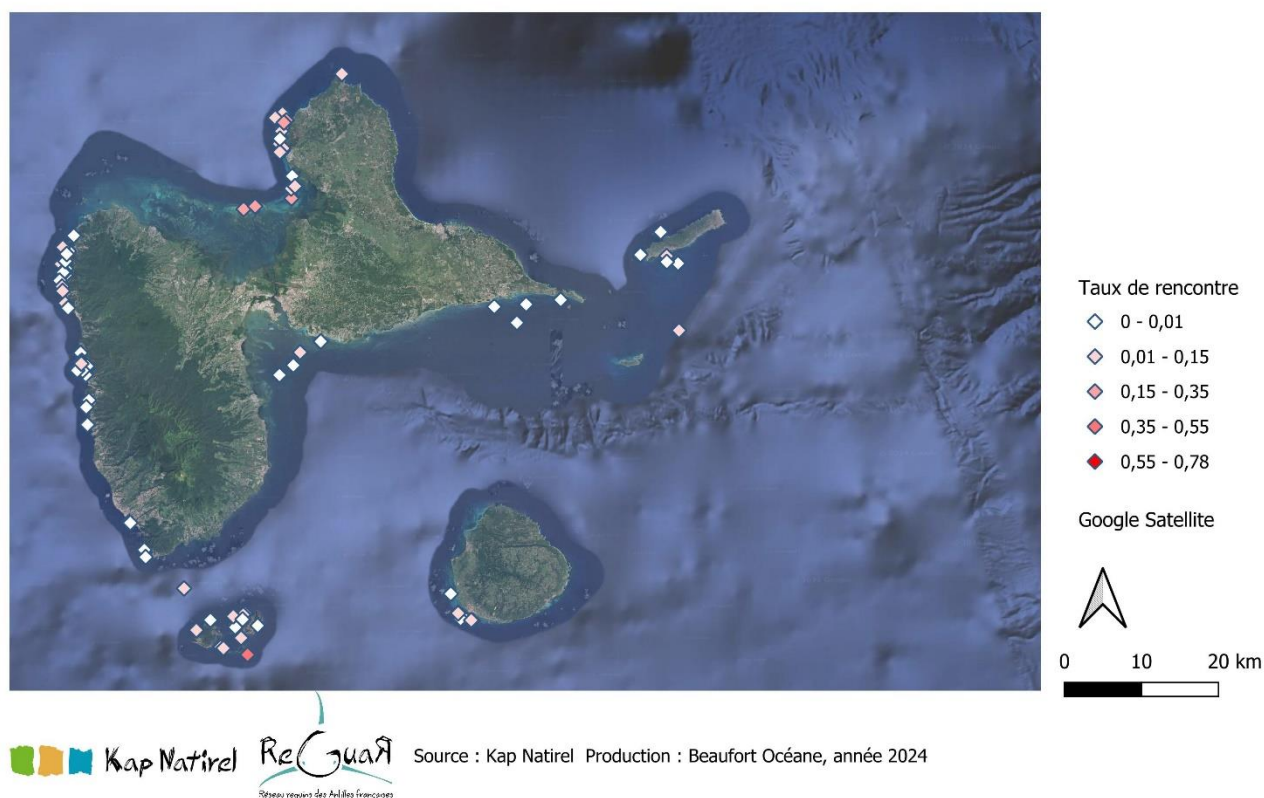


Annexes

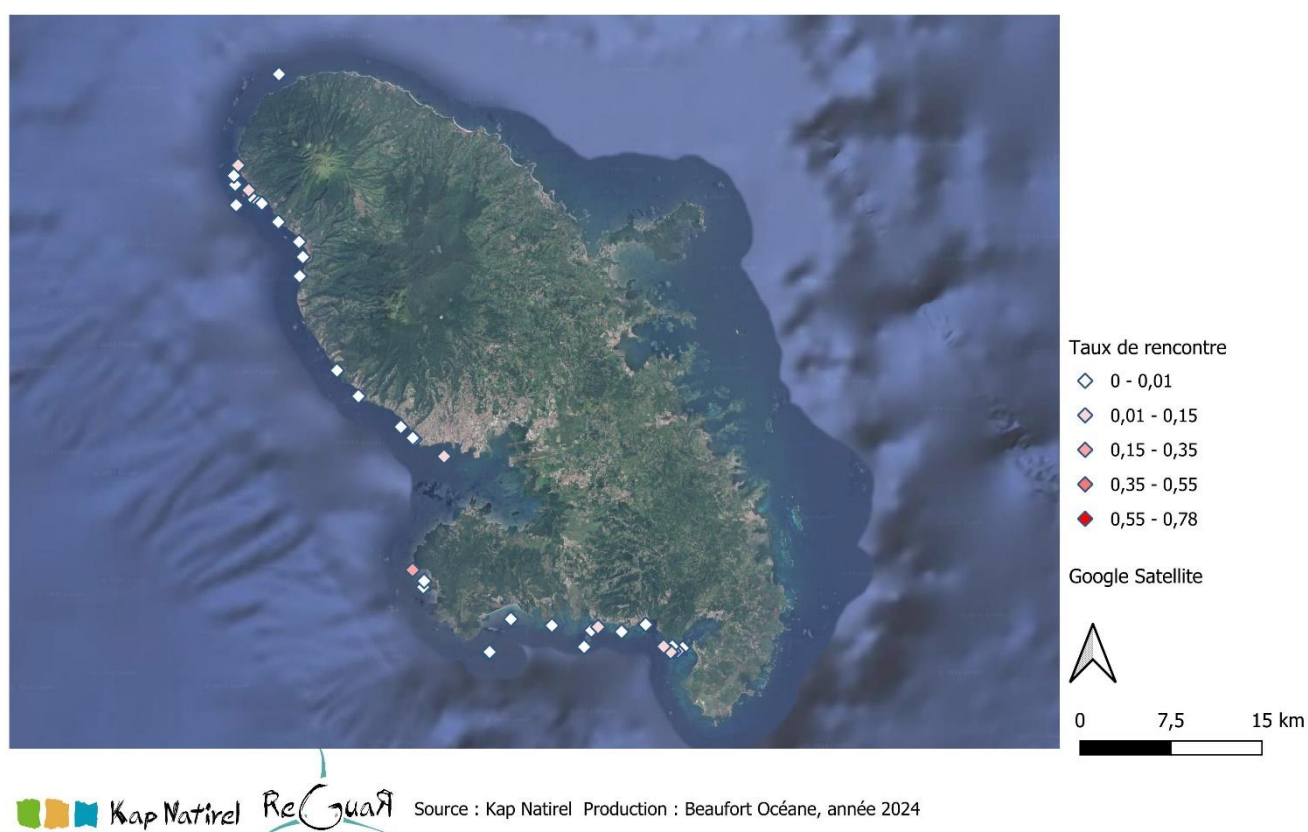
Annexe 1 – Cartes des taux de rencontre pour chaque site de plongée

Seuls les sites de plongée disposant de coordonnées de localisation, et ayant un minimum de 10 plongées enregistrées, sont présentés.

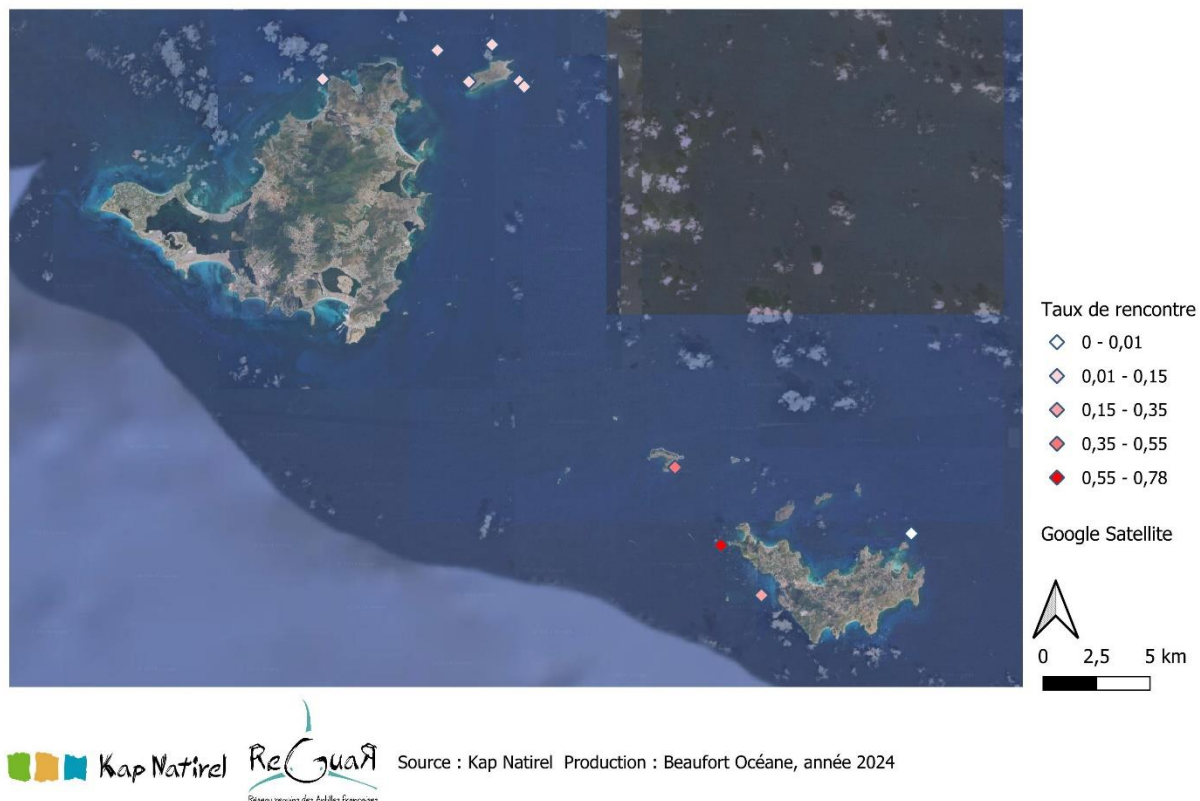
Taux de rencontre des raies léopard en Guadeloupe



Taux de rencontre des raies léopard en Martinique



Taux de rencontre des raies léopard à Saint-Martin et à Saint-Barthélemy



Résultats statistiques issues de la partie “Distribution spatiale des populations de raies léopard

Annexe 2 – Résultats statistiques du GLM pour l’étude des facteurs qui influencent les observations de raies léopard

Characteristic	IRR ¹	95% CI ¹	p-value
Gillnet_occurrence			
Absent	—	—	
Present	0.50	0.30, 0.81	0.005
Trimestre			
T1	—	—	
T2	1.23	0.93, 1.63	0.2
T3	1.30	0.95, 1.79	0.10
T4	1.58	1.21, 2.06	<0.001
Moon_num	1.00	0.99, 1.01	0.7
Sector			
SBH	—	—	
SXM	0.32	0.21, 0.47	<0.001
GCSM	1.12	0.68, 1.83	0.7
NBT	0.05	0.02, 0.12	<0.001
EBT	0.01	0.01, 0.02	<0.001
SBT	0.12	0.04, 0.40	<0.001
PCSM	0.18	0.07, 0.43	<0.001
SGT	0.00	0.00, Inf	>0.9
NGT	0.32	0.17, 0.59	<0.001
D	0.04	0.01, 0.19	<0.001
MG	0.09	0.04, 0.19	<0.001
S	0.19	0.10, 0.37	<0.001
Facade atlantique	0.00	0.00, Inf	>0.9
Sud Caraïbe	0.08	0.04, 0.15	<0.001
Nord Caraïbe	0.05	0.03, 0.10	<0.001
¹ IRR = Incidence Rate Ratio, CI = Confidence Interval			

Annexe 3- Comparaison du nombre d'observations de raies léopard (N_Eagle) entre les îles

.y.	group1	group2	p	p.adj	p.format	p.signif	method
N_Eagle	Martinique	Guadeloupe	0	0	1.6e-09	****	Wilcoxon
N_Eagle	Martinique	Saint-Martin	0	0	< 2e-16	****	Wilcoxon
N_Eagle	Martinique	Saint-Barthélemy	0	0	< 2e-16	****	Wilcoxon
N_Eagle	Guadeloupe	Saint-Martin	0	0	< 2e-16	****	Wilcoxon
N_Eagle	Guadeloupe	Saint-Barthélemy	0	0	< 2e-16	****	Wilcoxon
N_Eagle	Saint-Martin	Saint-Barthélemy	0	0	6.5e-13	****	Wilcoxon

Annexe 4- Comparaison du nombre d'observations de raies léopard (N_Eagle) entre les secteurs de la Guadeloupe

.y.	group1	group2	p	p.adj	p.format	p.signif	method
N_Eagle	MG	PCSM	0.7852782	1.0e+00	0.78528	ns	Wilcoxon
N_Eagle	MG	S	0.0141997	6.4e-01	0.01420	*	Wilcoxon
N_Eagle	MG	SBT	0.8792866	1.0e+00	0.87929	ns	Wilcoxon
N_Eagle	MG	SGT	0.9733104	1.0e+00	0.97331	ns	Wilcoxon
N_Eagle	NBT	NGT	0.0000076	3.4e-04	7.6e-06	****	Wilcoxon
N_Eagle	NBT	PCSM	0.4451746	1.0e+00	0.44517	ns	Wilcoxon
N_Eagle	NBT	S	0.0007223	3.3e-02	0.00072	***	Wilcoxon
N_Eagle	NBT	SBT	0.7003181	1.0e+00	0.70032	ns	Wilcoxon
N_Eagle	NBT	SGT	0.9245274	1.0e+00	0.92453	ns	Wilcoxon
N_Eagle	NGT	PCSM	0.9963721	1.0e+00	0.99637	ns	Wilcoxon
N_Eagle	NGT	S	0.9632422	1.0e+00	0.96324	ns	Wilcoxon
N_Eagle	NGT	SBT	0.9938311	1.0e+00	0.99383	ns	Wilcoxon
N_Eagle	NGT	SGT	0.9991326	1.0e+00	0.99913	ns	Wilcoxon
N_Eagle	PCSM	S	0.0243982	1.0e+00	0.02440	*	Wilcoxon
N_Eagle	PCSM	SBT	0.7171924	1.0e+00	0.71719	ns	Wilcoxon
N_Eagle	PCSM	SGT	0.9330593	1.0e+00	0.93306	ns	Wilcoxon
N_Eagle	S	SBT	0.9766655	1.0e+00	0.97667	ns	Wilcoxon
N_Eagle	S	SGT	0.9959300	1.0e+00	0.99593	ns	Wilcoxon
N_Eagle	SBT	SGT	0.8614445	1.0e+00	0.86144	ns	Wilcoxon

.y.	group1	group2	p	p.adj	p.format	p.signif	method
N_Eagle	D	EBT	0.8618901	1.0e+00	0.86189	ns	Wilcoxon
N_Eagle	D	GCSM	0.0000000	0.0e+00	2.5e-10	****	Wilcoxon
N_Eagle	D	MG	0.1527094	1.0e+00	0.15271	ns	Wilcoxon
N_Eagle	D	NBT	0.4210243	1.0e+00	0.42102	ns	Wilcoxon
N_Eagle	D	NGT	0.0034354	1.5e-01	0.00344	**	Wilcoxon
N_Eagle	D	PCSM	0.3904461	1.0e+00	0.39045	ns	Wilcoxon
N_Eagle	D	S	0.0194205	8.7e-01	0.01942	*	Wilcoxon
N_Eagle	D	SBT	0.6278695	1.0e+00	0.62787	ns	Wilcoxon
N_Eagle	D	SGT	0.9074666	1.0e+00	0.90747	ns	Wilcoxon
N_Eagle	EBT	GCSM	0.0000000	0.0e+00	< 2e-16	****	Wilcoxon
N_Eagle	EBT	MG	0.0000011	4.8e-05	1.1e-06	****	Wilcoxon
N_Eagle	EBT	NBT	0.0148353	6.7e-01	0.01484	*	Wilcoxon
N_Eagle	EBT	NGT	0.0000000	0.0e+00	< 2e-16	****	Wilcoxon
N_Eagle	EBT	PCSM	0.0411747	1.0e+00	0.04117	*	Wilcoxon
N_Eagle	EBT	S	0.0000000	0.0e+00	< 2e-16	****	Wilcoxon
N_Eagle	EBT	SBT	0.3470618	1.0e+00	0.34706	ns	Wilcoxon
N_Eagle	EBT	SGT	0.8127080	1.0e+00	0.81271	ns	Wilcoxon
N_Eagle	GCSM	MG	1.0000000	1.0e+00	1.00000	ns	Wilcoxon
N_Eagle	GCSM	NBT	1.0000000	1.0e+00	1.00000	ns	Wilcoxon
N_Eagle	GCSM	NGT	1.0000000	1.0e+00	1.00000	ns	Wilcoxon
N_Eagle	GCSM	PCSM	1.0000000	1.0e+00	1.00000	ns	Wilcoxon
N_Eagle	GCSM	S	1.0000000	1.0e+00	1.00000	ns	Wilcoxon
N_Eagle	GCSM	SBT	1.0000000	1.0e+00	1.00000	ns	Wilcoxon
N_Eagle	GCSM	SGT	1.0000000	1.0e+00	1.00000	ns	Wilcoxon
N_Eagle	MG	NBT	0.9067637	1.0e+00	0.90676	ns	Wilcoxon
N_Eagle	MG	NGT	0.0001493	6.7e-03	0.00015	***	Wilcoxon

Résultats statistiques issues de la partie “Distribution temporelle des populations de raies léopard “

Annexe 5- Comparaison du nombre d’observations de raies léopard (N_Eagle) en fonction de l’année.

.y.	group1	group2	p	p.adj	p.format	p.signif	method
N_Eagle	2019	2020	0.2781481	1.00000	0.27815	ns	Wilcoxon
N_Eagle	2019	2021	0.2324790	1.00000	0.23248	ns	Wilcoxon
N_Eagle	2019	2022	0.7625205	1.00000	0.76252	ns	Wilcoxon
N_Eagle	2019	2023	0.0003848	0.00380	0.00038	***	Wilcoxon
N_Eagle	2020	2021	0.4477825	1.00000	0.44778	ns	Wilcoxon
N_Eagle	2020	2022	0.8917841	1.00000	0.89178	ns	Wilcoxon
N_Eagle	2020	2023	0.0102351	0.10000	0.01024	*	Wilcoxon
N_Eagle	2021	2022	0.9173225	1.00000	0.91732	ns	Wilcoxon
N_Eagle	2021	2023	0.0149115	0.15000	0.01491	*	Wilcoxon
N_Eagle	2022	2023	0.0000281	0.00028	2.8e-05	****	Wilcoxon

Bibliographie

- Ajemian, M.J. & Powers, S.P. & Murdoch, T.J.T. (2012). Estimating the Potential Impacts of Large Mesopredators on Benthic Resources: Integrative Assessment of Spotted Eagle Ray Foraging Ecology in Bermuda. *PLoS ONE*, 7(7), Article 40227 DOI:10.1371/journal.pone.0040227
- Ajemian, M.J., Powers, S.P. (2014). Towed-float satellite telemetry tracks large-scale movement and habitat connectivity of myliobatid stingrays. *Environmental Biology of Fishes*, 97(9), 1067–1081
- Ajemian MJ, Powers SP (2016). Seasonality and ontogenetic habitat partitioning of cownose rays in the northern Gulf of Mexico. *Estuar Coast* 39(4):1234–1248. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0294-z>
- Bassos-Hull K, Wilkinson KA, Hull PT et al. (2014). Life history and seasonal occurrence of the spotted eagle ray, *Aetobatus narinari*, in the eastern Gulf of Mexico. *Environ Biol Fish* 97:1039–1056. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0294-z>
- Barnett A, Brantes K, Stevens JD, Yick JL, Frusher SD, Semmens JM (2010). Predator-prey relationships and foraging ecology of a marine apex predator with a wide temperature distribution. *Mar Ecol Prog Ser* 416:189–200. <https://doi.org/10.3354/meps08778>
- Berthe, C., Lecchini, D. (2016). Influence of boat noises on escape behaviour of white-spotted eagle ray *Aetobatus ocellatus* at Moorea Island (French Polynesia) Elsevier, <https://doi.org/10.1016/j.crv.2016.01.001>
- Berthe, C., Waqalevu, V., Latry, L., Besson, M., Lerouvreur, F., Siu, G., Lecellier, G., Rummer, J., Bertucci, F., Iglésias, S., Lecchini, D. (2018). Distribution Patterns of Ocellated Eagle Rays, *Aetobatus Ocellatus*, along Two Sites in Moorea Island, French Polynesia. *Cybiu: international journal of ichthyology*. 42. 313-320. 10.26028/cybiu/2018-424-002.
- Brewster, L.R., Cahill, B.V., Burton, M.N., Dougan, C., Herr, J.S., Norton, L.I., Mcguire, S.A., Pico, M., Urban-Gedamke, E., Bas-Sos-Hull, K., Tyminski, J.P., Hueter, R.E., Wetherbee, B.M., Shivji, M., Burnie, N., Ajemian, M.J. (2020). First insights into the vertical habitat use of the whitespotted eagle ray *Aetobatus narinari* revealed by pop-up satellite archival tags. *Journal of Fish Biology*, 98(1), 89–101 DOI: 10.1111/jfb.14560
- Cagnazzi, D., Consales, G., Broadhurst, M.K., Marsili, L. (2019). Bioaccumulation of organochlorine compounds in large, threatened elasmobranchs off northern New South Wales, Australia. *Marine Pollution Bulletin* 139:263-269.
- Cartamil, D.P., Wegner, N.C., Aalbers, S., Sepulveda, C.A., Baquero, A., Graham, J.B. (2010). Diel movement patterns and habitat preferences of the common thresher shark (*Alopias vulpinus*) in the southern California Bight. *Mar Freshw Res* 61:596–604. <https://doi.org/10.1071/MF09153>
- Chapman DD, Gruber SH (2002). A further observation of the prey-handling behavior of the great hammerhead shark, *Sphyrna mokarran*: Predation upon the spotted eagle ray, *Aetobatus narinari*. *Bulletin of Marine Science* 70: 947–352.
- Coles RJ (1910). Observations on the habits of certain fishes taken on the coast of North Carolina. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 28: 338–341.
- Collins, A. B., Heupel, M. R., Motta, P. J. (2007). Residence and movement patterns of cownose rays *Rhinoptera bonasus* within a south-west Florida estuary. *J. Fish. Biol.* 71, 1159e1178.
- Compagno, L.J.V., Last, P.R. (1999). *Pristidae* (Sawfishes), *Rhinidae* (Wedgefishes), *Platyrrhinidae* (Thornback rays). In K.E. Carpenter and V.H. Niem (eds.), *FAO Identification Guide for Fishery Purposes. The Living Marine Resources of the Western Central*

Pacific. Food and Agriculture Organization, Rome: 1410–1432

Conrath, C., Musick, J. (2010). Residency, space use and movement patterns of juvenile sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*) within a Virginia summer nursery area. *Environmental Science, Biology · Marine and Freshwater Research*.

Cuevas-Zimbrón, C., Pérez-Jiménez, J.C., Méndez-Loeza, I (2011). Spatial and seasonal variation in a target fishery for spotted eagle ray *Aetobatus narinari* in the southern Gulf of Mexico. *Fisheries Science*, 77(5), 723–730 DOI: 10.1007/s12562-011-0389-9

Degroot, B.C., Roskar, G., Brewster, L., Ajemian, M.J. (2020). Fine-scale movement and habitat use of whitespotted eagle rays *Aetobatus narinari* in the Indian River Lagoon, Florida, USA. *Endangered Species Research*, 42, 109–124 DOI: 10.3354/esr01047

Dulvy, N.K., Carlson, J., Charvet, P., Ajemian, M.J., Bassos-Hull, K., Blanco-Parra, M.P., Chartrain, E., Derrick, D., Dia, M., Diop, M., Doherty, P., Dossa, J., De Bruyne, G., Herman, K., Leurs, G.H.L., MejíaFalla, P.A., Navia, A.F., Pacoureau, N., Pérez Jiménez, J.C., Pires, J.D., Seidu, I., Soares, A.L., Tamo, A., VanderWright, W.J., Williams, A.B. (2021). *Aetobatus narinari* (amended version of 2021 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2021.

Flowers, K.I., Henderson, A.C., Lupton, J.L., Chapman, D.D. (2017). Site affinity of whitespotted eagle rays *Aetobatus narinari* assessed using photographic identification. *Journal of Fish Biology*, 91(5), 1337–1349 DOI: 10.1111/jfb.13452

Flowers, K., Papastamatiou, Y. (2021). Buried in the sand: Uncovering the ecological roles and importance of rays. *Fish and Fisheries*. 22. 10.1111/faf.12508.

Francis, C.D., Barber, J.R. (2013). A framework for understanding noise impacts on wildlife: an urgent conservation priority. *Front. Ecol.*

Environ., Volume 11, pp. 305-313 <https://doi.org/10.1890/120183>

Fricke, R., Eschmeyer, W. N., Van der Laan, R. (2020). Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species, references. [Ahttp://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp](http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp).

Frisk, M. G., Miller T. J., Dulvy N. K. (2005). Life histories and vulnerability to exploitation of elasmobranchs: inferences from elasticity, perturbation and phylogenetic analyses. *J Northwest Atl Fish Sci* 35, 27–45.

Garla, R. C., Chapman, D. D., Shivji, M. S., Wetherbee B. M., Amorim, A. F. (2006). Habitat of juvenile Caribbean reef sharks, *Carcharhinus perezi*, at two oceanic insular marine protected areas in the southwestern Atlantic Ocean: Fernando de Noronha Archipelago and Atol das Rocas. *Brazil Fisheries Research* 81 (2006) 236–241.

Grubbs, R.D., Musick, J.A. (2007). Spatial delineation of summer nursery areas for juvenile sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in the Mid-Atlantic Bight. *Am Fish Soc Symp* 50:63–86

Gudger EW (1910). Notes on Some Beaufort Fishes -1909. *The American Naturalist* 44: 395–403.

Heithaus, M. R., Frid, A., Dill, L. M. (2002). Shark inflicted injury frequencies escape ability turtles. *Marine Biology* (2002) 140: 229–236 DOI 10.1007/s00227-001-0712-6.

Heithaus, M.R., Deius, B.K., Wirsing, A.J., Dunphy-Daly, M.M. (2009). Physical factors influencing the distribution of a top predator in a subtropical oligotrophic estuary. *Limnol Oceanogr* 54:472–482. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.2.0472>

Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., Hueter, R.E. (2003). Running before the storm: blacktip sharks respond to falling barometric pressure associated with tropical storm Gabrielle. *J Fish Biol* 63:1357–1363.

<https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00250.x>

Heupel, M.R., Kanno, S., Martins, A.P.B., Simpfendorfer, C.A. (2018). Advances in understanding the roles and benefits of nursery areas in elasmobranch populations. *Mar Freshw Res* 70:897–907. <https://doi.org/10.1071/MF18081>

Heupel, M. R., Hueter, R. E. (2002). Importance of prey density in relation to the movement patterns of juvenile blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) within a coastal nursery area. *Mar. Freshwater Res.*, 543–550.

Hight, B.V., Lowe, C.G. (2007). Elevated body temperatures of adult female leopard sharks, *Triakis semifasciata*, while aggregating in shallow nearshore embayments: evidence for behavioral thermoregulation? *J Exp Mar Biol Ecol* 352:114–128. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.07.021>

Hoenig, J., Gruber, S. (1990). Life-history patterns in the elasmobranchs: Implications for fisheries management. NOAA Tech. Rep. NMFS. 90.

Iversen ES, Jory DE, Bannertor SP (1986). Predation on queen conchs, *Strombus gigas*, in the Bahamas. *Bulletin of Marine Science* 39: 61–75.

Jacoby, D.M.P., Busawon, D.S., Sims, D.W. (2010). Sex and social networking: the influence of male presence on social structure of female shark groups. *Behav Ecol* 21:808–818. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq061>

Jaine, F. R., Couturier, L. I., Weeks, S. J., Townsend, K. A., Bennett, M. B., Fiora, K., Richardson, A. J. (2012). When giants turn up: Sighting trends, environmental influences and habitat use of the manta ray *Manta alfredi* at a coral reef. *PLoS ONE*, 7, e46170. Knip et al, 2011,

Lascelles, B., Notarbartolo Di Sciara, G., Agardy, T., Cuttelod, A., Eckart, S., Glowka, L., Hoyt, E., Llewellyn, F., Louzao, M., Ridoux, V., Tetley, M. (2014) (2014). Migratory marine species: their

status, threats and conservation management needs. *Aquat Conserv* 24:111–127. <https://doi.org/10.1002/aqc.2512>

Last, P.R., W.T. White, M.R. de Carvalho, B. Séret, M.F.W. Stehmann and G.J.P. Naylor (2016). *Rays of the world*. CSIRO Publishing, Comstock Publishing Associates. i-ix + 1-790.

Matich, P., Heithaus, M.R. (2012). Effects of an extreme temperature event on the behavior and age structure of an estuarine top predator, *Carcharhinus leucas*. *Mar Ecol Prog Ser* 447:165–178. <https://doi.org/10.3354/meps09497>

Newby, J., Darden, T., Bassos-Hull, K., Shedlock, A.M. (2014). Kin structure and social organization in the spotted eagle ray, *Aetobatus narinari*, off coastal Sarasota, FL. *Environmental Biology of Fishes*, 97(9), 1057–1065 DOI: 10.1007/s10641-014-0289-9

Parson, J., Fish, F.E., Nicastro, A.J. (2011). Turning performance in batoid rays: limitations of a rigid body. *J Exp Mar Biol Ecol* 402:12–18. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.03.010>

Randall JE (1964). Contributions to the biology of the queen conch, *Strombus gigas*. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 14: 246–295.

Rangel, B.S., Rodrigues, A., Moreira, R.G. (2021). Capture and handling stress in incidentally captured rays from small-scale fishing: a physiological approach. *Oecologia Australis*, 25(1), 190–196 DOI: 10.4257/oeco.2021.2501.20

Robins, C.R. and G.C. Ray (1986). *A field guide to Atlantic coast fishes of North America*. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 354 p.

Sales, J.B.L., De Oliveira, C.N., Dos Santos, W.C.R., Rotundo, M.M., Ferreira, Y., Ready, J., Sampaio, I. (2019). Phylogeography of eagle rays of the genus *Aetobatus*: *Aetobatus narinari* is restricted to the continental western Atlantic

Ocean. *Hydrobiologia* 836:169–183.
<https://doi.org/10.1007/s10750-019-3949-0>

Schluessel, V. & Bennett, M.B. & Collin, S.P. (2010). Diet and reproduction in the white-spotted eagle ray *Aetobatus narinari* from Queensland, Australia and the Penghu Islands, Taiwan. *Marine and Freshwater Research*, 61(11), 1278–1289 DOI: 10.1071/MF09261 *Marine and Freshwater Research*, 61(11), 1278–1289 DOI: 10.1071/MF09261

Sellas, A.B., Bassos-Hull, K., Pérez-Jiménez, J.C., Angulo-Valdés, J.A., Bernal, M.A., Hueter, R.E. (2015). Population structure and seasonal migration of the spotted eagle ray, *Aetobatus narinari*. *J Hered* 106:266–275.
<https://doi.org/10.1093/jhered/esv01>

Serrano-Flores, F., Pérez-Jiménez, J.C., Méndez-Loeza, I., Bassos-Hull, K., Ajemian, M.J. (2018). Comparison between the feeding habits of spotted eagle ray (*Aetobatus narinari*) and their potential prey in the southern Gulf of Mexico. *J Mar Biol Assoc UK* 99:661–672.
<https://doi.org/10.1017/S0025315418000450>

Silliman, W.R. & Gruber, S.H. (1999). Behavioral ecology of the spotted eagle ray, *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790), in Bimini, Bahamas: an interim report. *Bahamas Journal of Science*, 7(1), 13–20

Simpfendorfer CA, Goodreid AB, McAuley RB (2001). Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. *Environmental Biology of Fishes* 61: 37–46.

Simpson, S.D., Radford, A.N., Nedelec, S.L., Ferrari, M.C., Chivers, D.P., McCormick, M.I., Meekan, M.G. (2016). Anthropogenic noise increases fish mortality by predation. *Nat Commun* 7(1):1–7. 10.1038/ncomms10544

Sims, D.W., Wearmouth, V.J., Southall, E.J., Hill, J.M., Moore, P., Rawlinson, K., Hutchinson, N., Budd, G.C., Righton, D., Metcalfe, J.D., Nash, J.P., Morritt, D. (2006). Hunt warm, rest cool: bioenergetic strategy underlying diel vertical

migration of a benthic shark. *J Anim Ecol* 75:176–190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01033.x>

Spina, A.P. (2020). Habitat partitioning in a patchy environment: considering the role of intraspecific competition. *Environ Biol Fishes* 57:393–400.
<https://doi.org/10.1023/A:1007682010268>

Sterrer W (1992). *Bermuda's Marine Life*. Bermuda: Island Press. 307 p.

Strickland, B.A., Massie, J.A., Viadero, N., Santos, R., Gastrich, K.R., Paz, V., O'Donnell, P., Kroetz, A.M., Ho, D.T., Rehage, J.S., Heithaus, M.R (2020). Movements of juvenile bull sharks in response to a major hurricane within a tropical estuarine nursery area. *Estuaries Coasts* 43:1144–1157.
<https://doi.org/10.1007/s12237-019-00600-7>

Summers AP (2000). Stiffening in the stingray skeleton - An investigation of durophagy in Myliobatid stingrays (Chondrichthyes, Batoidea, Myliobatidae). *Journal of Morphology* 243: 113–126.

Tagliafico, A. & Rago, N. & Rangel, S. & Mendoza, J. (2012). Exploitation and reproduction of the spotted eagle ray (*Aetobatus narinari*) in the Los Frailes Archipelago, Venezuela. *Fishery Bulletin*, 110(3), 307–316

Udyawer, V., Chin, A., Knip, D., Simpfendorfer, C., Heupel, M. (2013). Variable response of coastal sharks to severe tropical storms: environmental cues and changes in space use. *Mar Ecol Prog Ser* 480:171–183.
<https://doi.org/10.3354/meps10244>

Wallman, H.L., Bennett, W.A. (2006). Effects of Parturition and Feeding on Thermal Preference of Atlantic Stingray, *Dasyatis sabina* (Lesueur). *Environ Biol Fish* 75, 259–267.
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-0025-1>

Werner, E.E., Hall, D.J. (1988). Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate-

predation risk trade of. *Ecology* 69:1352–1366.
<https://doi.org/10.2307/1941633>

White, S., Duke, K., Squire, L. (2017). Chapter9: Husbandry of saw-fishes. In: Smith M, Warmolts D, Thoney D., Hueter R, Murray M, Ezcurra J (eds) *The Elasmobranch Husbandry Manual II: Recent Advances in the Care of Sharks, Rays and their Relatives* Editors, 2nd edition. A Special Publication of the Ohio Biological Survey, Inc., pp 75–85

White, W. T., Last, G. J., Naylor, K., Jensen, J. N. Caira. (2010). Clarification of *Aetobatus ocellatus* (Kuhl, 1823) as a valid species, and a comparison with *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790) (Rajiformes: Myliobatidae). *Descriptions of new sharks and rays from Borneo* (P.R. Last, W. T. White, and J. J. Pogonoski, eds.), p.141–164. CSIRO Marine and Atmospheric Res. paper no. 032. CSIRO, Australia