



HAL
open science

Comportement des capitaines, des orques *Orcinus orca* et des cachalots *Physeter macrocephalus* dans le contexte de compétition autour de la pêche palangrière à la légine australe *Dissostichus eleginoides* dans les eaux subantarctiques françaises

Anaïs Janc

► To cite this version:

Anaïs Janc. Comportement des capitaines, des orques *Orcinus orca* et des cachalots *Physeter macrocephalus* dans le contexte de compétition autour de la pêche palangrière à la légine australe *Dissostichus eleginoides* dans les eaux subantarctiques françaises. Biodiversité et Ecologie. La Rochelle Université, 2019. Français. NNT : . tel-04178074

HAL Id: tel-04178074

<https://hal.science/tel-04178074>

Submitted on 7 Aug 2023

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.

ÉCOLE DOCTORALE
Euclide

Laboratoire Centre d'Etudes Biologiques de Chizé UMR7372

THÈSE
présentée par :

Anaïs JANC



soutenue le 20 décembre 2019
pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université
Discipline : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Comportement des capitaines, des orques *Orcinus orca* et des cachalots *Physeter macrocephalus* dans le contexte de compétition autour de la pêche palangrière à la légine australe *Dissostichus eleginoides* dans les eaux subantarctiques françaises

JURY :

Dr. Sophie BERTRAND	Directrice de recherche (HDR), IRD-UMR MARBEC, Rapportrice
Dr. Véronique LESAGE	Chercheuse (HDR), Institut Maurice-Lamontagne (Canada), Rapportrice
Dr. Claire SARAUX	Chercheuse, IPHC – CNRS-UDS, Examinatrice
Prof. Vincent RIDOUX	Professeur d'université (HDR), CEBC-UMR ULR CNRS, Examinateur
Dr. Christophe GUINET	Directeur de recherche (HDR), CEBC-UMR ULR CNRS, Co-encadrant de thèse
Dr. Paul TIXIER	Post-doctorant, Université de Deakin (Australie), Co-encadrant de thèse

« If we admit that human life can be ruled by reason, then all possibility of life is destroyed. »

Léon Tolstoï (*Into the Wild*)

– Remerciements –

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse, Christophe Guinet, qui m'a offert l'opportunité de préparer cette thèse au Centre d'Études Biologiques de Chizé dont l'accueil fut merveilleux et restera inoubliable. Je te remercie de m'avoir rapidement fait confiance, de m'avoir soutenue lorsque j'avais des doutes, donné de précieux conseils, appris à être autonome, à relativiser et surtout de m'avoir fait partager ta grande passion pour les mammifères marins, en particulier pour les orques. Je te suis entièrement reconnaissante pour ces belles découvertes du monde de la recherche et pour la chance que j'ai eue de pouvoir partir à bord des bateaux de pêche au sein des mers australes afin de découvrir les orques et les cachalots et de vivre le quotidien des pêcheurs en conditions réelles, sous la houle australe. Sincèrement, merci.

Je remercie également mon co-encadrant de thèse, Paul Tixier, qui m'a prise sous son aile dès le début. Merci d'avoir grandement contribué à la confiance, à l'autonomie et surtout à la rigueur que j'ai gagnées au fil des années. Je te remercie d'avoir toujours été présent, depuis l'Australie, d'avoir fait preuve d'une réactivité remarquable quand il s'agissait de répondre à mes doutes sur des résultats et de m'avoir conseillée lors de la rédaction des articles et de la thèse (*en particulier lorsque j'avais tendance à partir dans toutes les directions*). Sincèrement, merci pour cet encadrement de qualité et le partage de ta grande passion pour les orques.

Je remercie également Charline Parenteau, Charly Bost, Henri Weimerskirch et Xavier Bonnet de m'avoir accueillie avec enthousiasme au sein du CEBC et de l'équipe Prédateurs Marins.

Merci également à Sophie Bertrand, Véronique Lesage, Claire Saraux et Vincent Ridoux d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Je remercie également Gaëtan Richard d'avoir accordé du temps lors de nos nombreux échanges, donné de bons conseils à propos de mes travaux, été un bon collègue aussi bien au bureau qu'à bord des bateaux lors de notre mission terrain commune.

Je tiens à remercier également David Pinaud et Pascal Monestiez pour les échanges et les conseils en ce qui concerne les analyses statistiques.

Merci également à Bertrand Legallic, Ching Maria Villanueva, Matthieu Authier, Sophie Gourguet d'avoir accepté de faire partie du comité à mi-chemin de la thèse.

Merci aux premiers étudiants que j'ai co-encadrés, Adrien Yernaux et Raphaëlle Leroux, d'avoir contribué aux travaux de cette thèse et surtout rendu l'encadrement agréable.

Merci aux nombreux collaborateurs que j'ai pu solliciter, Cédric Marteau, Charlotte Chazeau, Delphine Ciolek, Guy Duhamel, Nicolas Gasco, Thibaut Thellier, Thierry Clot, ainsi que les responsables des différents armements réunis au Syndicat des Armements Réunionnais de Palangriers Congélateurs.

Grand merci aux capitaines et à l'ensemble de leurs équipages rencontrés lors de ma mission terrain, Alain Guenadou (Ile de La Réunion I), Georges Guilcher (Mascareignes III) et Pierre-Yves Piedagnel (Albius) sans oublier Arnaud, Didou, Gabriel, Gwennaël, Julien, Miguel, Nambo d'avoir fait en sorte que mon embarquement à bord des palangriers et les manipulations se déroulent au mieux sans oublier l'esprit de solidarité remarquable dont ont fait preuve les marins.

Merci à l'ensemble du personnel de l'administration de l'Université de La Rochelle, en particulier Isabelle Hirsch, Jean-Marc Ogier, Jennifer De La Corté Gomez, Paco Bustamante, Virginie Baudouin ainsi que celle du CEBC, en particulier Annie, Delphine, Dominique, Marlène, Martine, Pascale, et sans oublier Arnaud l'informaticien, Arnaud, Charly et Christophe les cuistots ainsi que Patrice et Simon, personnel de la logistique, d'avoir fait en sorte que ma thèse se déroule dans de bonnes conditions au sein du CEBC.

Merci à Marie Nicole, Pierre-Yves Henri, Raphaël Musseau, Stéphane Bellenoue, Vincent Ternois de m'avoir fait partager votre vif intérêt pour la recherche et pour toutes ces sorties naturalistes et camps de bagage surtout à un moment crucial de ma vie.

Merci à la team « *Ecology & Behaviour Chizé 2017* » et aux nombreuses personnes que j'ai pu rencontrer au CEBC dont je garderai en mémoire la bonne humeur: Adriana I., Adrien B., Alexandre C., Alexis S., Alice C., Alicia M., Alizée M., Almut S., Anthony S., Antoine S., Baptiste P., Candice M., Carine P., Carolina B., Cécile B., Cécile R., Chloé L., Colette T., Dimitry W., Dragan A., Etho T., Emma T., Etienne E., Fabien V., Fabien D., Fanny S., Florian O., Gaëtan R., Gaëtanne L.P., Gildas L., Héloïse G., Isabelle B., Jean-Luc G., Joffrey J., Joris L., Julie B., Julie M., Juliette B., Juliette R., Julien C., Karine B., Laura B., Licia C., Loïc L., Loriane M., Lucas T., Marie L., Marie P., Marine B., Martin T., Mathias D., Nathan P., Paul D., Pierre B., Pierre D., Pierre-Lou J., Rémi F., Romain B., Rui C., Sam C., Sébastien B., Simon M., Sophie D.G., Sophie D., Sydney H., Thierry F.-M., Thomas B., Thomas P., Timothée P., Yves L.

Merci à Fabrice, Julien, Livio et Océane de m'avoir fait partager votre passion de l'art théâtral et du jeu clownesque et dirigée vers ces univers sans lesquels j'aurais eu du mal à lâcher prise et surtout m'amuser.

Merci à la team « *Girls Factory* ». Merci aux copains/copines comédiens/nes amateurs/res Merci à Allissone, Anne-Lise, Delphine, Laëtitia, Léa, Maïlys, Pascale, Virginie sans qui l'aventure théâtrale n'aurait pas été aussi belle. Et, merci à Émilie G. et Rivo A. pour le partage de votre passion du théâtre populaire et pour avoir, avec autant de bienveillance, boosté la confiance en moi et participé à ma libération, enfin presque (*sinon la vie serait un peu ennuyante !*).

Merci aux belles personnes d'avoir été/d'être (*encore !*) sur mon chemin, de m'avoir soutenue ; d'avoir partagé des moments de confiance, d'autres à mourir de rire ou à refaire le monde: Alice E., Ambdi S.-M., Aurore M., Camille (*von*) Coux, Caroline B., Céline G., Clotilde G., David L., Elodie B., Florie Anne W., Jean-Yves G., Jérémy G., Guillaume G., Léopold B., Magali C., Maria G., Marie P., Marion H., Mathilde R., Mélodie B., Pauline D., Pauline G., Sarah F., Sylvie H., Théo R., Thomas G., Valentine V., Yoanna M.. Sincèrement merci d'avoir été/d'être ce que vous étiez/êtes.

Merci à Camille (*von*) Coux d'avoir été une *amazing, crazy & unforgettable cooloc'amie aimant les chocapic* à Ville-des-Oh ! Merci également à David, Émilie, Juliette, Léopold, Maxime, Rivo et Théo d'avoir rendu très chouette notre colocation durant mes folles années de thèse.

Merci aux amies et amis de la douce et tendre enfance, Carole L., Claire T., Romain D., et en particulier Gwennaëlle G. pour les *deux-cents coups* passés ensemble, pour votre amitié loyale si précieuse témoignée tant dans les bons que les moins bons moments. Merci également à la famille Rezoug et l'ensemble de mes anciens/nes professeurs/res d'avoir toujours cru en moi.

Un merci tout particulier et une profonde reconnaissance à Marie-Agnès Lefebvre, pour m'avoir aidée à devenir la jeune femme indépendante et épanouie que je suis aujourd'hui. Merci d'avoir soutenu maman et papa.

Je souhaite achever, enfin, mes remerciements en les adressant à ma chère et affectueuse famille, plus particulièrement à mes parents, ma sœur Charlotte *aux trois chocolats*, ma mamie et mon chien Tchoupy, pour m'avoir toujours encouragée jusqu'à la fin et surtout soutenue dans mes choix. Je souhaiterais remercier maman et papa pour la combativité dont vous avez fait preuve dès ma naissance qui a, comme vous pouvez le constater, largement porté ses fruits !

Jamais assez, je ne pourrai vous remercier.

Parce qu'il aurait été, aujourd'hui, la personne la plus fière *et que son prénom me fait sourire*,
je dédie cette thèse à mon papi, *Casimir*.

– Sommaire –

Remerciements	5
Avant-propos	11
Chapitre 1 : Introduction générale	15
Chapitre 2 : Contexte, cadre et organisation de la thèse	27
Chapitre 3 : Optimisation du comportement de pêche et « effet capitaine » dans un contexte de déprédation à l'échelle de la campagne de pêche	51
Chapitre 4 : Optimisation du comportement de pêche et « effet capitaine » dans un contexte de déprédation à l'échelle de la session de virage	85
Chapitre 5 : Influence des pratiques de pêche sur la déprédation par les cachalots à l'échelle de la palangre	119
Chapitre 6 : Comportement de suivi des navires par les prédateurs marins à l'échelle de l'animal	141
Chapitre 7 : Discussion générale et perspectives	159
Littérature citée	185
Annexe 1 : Janc et al. (2019)	203
Annexe 2 : Données supplémentaires de Janc et al. (2019)	217
Annexe 3 : Janc et al. (soumis dans <i>Fisheries management and Ecology</i>)	219
Annexe 4 : Données supplémentaires de Janc et al. (soumis dans <i>Fisheries management and Ecology</i>)	253
Annexe 5 : Données supplémentaires du Chapitre 4	283
Annexe 6 : Tixier et al. (2019)	295
Annexe 7 : Tixier et al. (2019)	307
Annexe 8 : Richard et al. (2019)	319
Annexe 9 : Busson et al. (2019)	333
Annexe 10 : Collet et al. (2017)	339
Annexe 11 : Bilan d'activités de la RNN des TAAF 2017	351
Annexe 12 : Science & Vie Junior par Arthur Larpent	353
Annexe 13 : Enquête socio-économique auprès des capitaines (Décembre 2016 – Mars 2017)	355

– Avant-propos –

Démarrée en novembre 2015, cette thèse a été effectuée à l'Université La Rochelle et au Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC-UMR 7372 ULR CNRS) sous le co-encadrement des Dr. Christophe Guinet (directeur de recherche CEBC-UMR ULR CNRS, et directeur du CEBC) et Dr. Paul Tixier (post-doctorant Université de Deakin, Australie) sur 4 ans dont 4 mois en mission terrain à bord des palangriers ciblant la légine australe autour des Îles de Crozet et de Kerguelen (décembre 2016 – mars 2017).

Cette thèse a été financée par le Ministère de l'Éducation Nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (M.E.N.E.S.R) par l'intermédiaire d'une campagne nationale de bourses doctorales Handicap 2015 (Contrat n° 2015 – 5286). Des soutiens financiers ont été également fournis par le projet ANR OrcaDepred, la Fondation d'entreprises des mers australes, le Syndicat des Armements Réunionnais des Palangriers Congélateurs, les compagnies de pêche, le ministère de l'agriculture et de l'alimentation, la Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture, l'Institut Polaire français Paul-Emile Victor, l'administration et la réserve naturelle des Terres Australes et Antarctiques Françaises.

La thèse fait partie du projet ANR OrcaDepred, coordonné par Dr. Christophe Guinet et en collaboration avec des partenaires scientifiques (CEBC-UMR ULR CNRS, ENSTA – Bretagne-Lab-Stic, MNHN-UMR BOREA, INRA-BIOSP, UBO-AMURE, IFREMER, GeorgiaTech-UMI 2958 GT-CNRS et IRD-MARBEC) et un partenaire industriel (SATIM).

Elle a bénéficié également du travail intensif et rigoureux des capitaines, des pêcheurs, des contrôleurs de pêche ainsi que du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (P. Pruvost, A. Martin, C. Chazeau, N. Gasco et G. Duhamel) sans oublier le suivi à long-terme des orques et cachalots dans le cadre du programme de l'Institut Polaire français Paul-Emile Victor N°109 coordonné par Dr. Henri Weimerskirch, sans lesquels l'aboutissement de ce travail n'aurait pas été possible.

La thèse a également contribué, entre autres, à la production d'articles scientifiques, de vulgarisation scientifique et de conférences scientifiques.

Articles scientifiques en tant que premier auteur

Janc, A., G. Richard, C. Guinet, J.P.Y Arnould, M.C. Villanueva, G. Duhamel, P. Tixier. 2018. How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries? *Fisheries Research*, 206, 14–26.

doi: 10.1016/j.fishres.2018.04.019 (Chapitre 5 et Annexes 1 et 2)

Janc, A., C. Guinet, D. Pinaud, G. Richard, P. Monestiez, P. Tixier. Fishing behaviours and the skipper effect in decision-making processes when facing depredation by marine predators.

Soumis dans *Fisheries management and ecology* (Chapitre 3 et Annexes 3 et 4)

Articles scientifiques en tant que co-auteur

Collet, J., G. Richard, **A. Janc**, C. Guinet, H. Weimerskirch. 2018. Influence of depredating cetaceans on albatross attraction and attendance patterns at fishing boats. *Marine Ecology Progress Series*.

doi: 10.3354/meps12757 (Annexe 10)

Tixier, P., P. Burch, G. Richard, K. Olsson, D. Welsford, M-A. Lea, M. A. Hindell, C. Guinet, **A. Janc**, N. Gasco, G. Duhamel, M.C. Villanueva, L. Suberg, R. Arangio, M. Söffker, J.P.Y. Arnould. 2019. Commercial fishing patterns influence odontocete whale-longline interactions in the Southern Ocean. *Scientific reports*.

doi: 10.1038/s41598-018-36389-x (Annexe 7)

Richard, G., J. Bonnel, P. Tixier, J.P.Y. Arnould, **A. Janc**, C. Guinet. 2019. Evidence of deep-sea interactions between toothed whales and longlines. *Ambio*.

doi: 10.1007/s13280-019-01182-1 (Annexe 8)

Busson, M., M. Authier, C. Barbraud, P. Tixier, R.R. Reisinger, **A. Janc**, C. Guinet. 2019. Role of sociality in the response of killer whales to an additive mortality event. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.

doi: 10.1073/pnas.1817174116 (Annexe 9)

Tixier, P., D. Welsford, M-A Lea, M. A. Hindell, C. Guinet, **A. Janc**, G. Richard, N. Gasco, G. Duhamel, R. Arangio, M.C. Villanueva, L. Suberg, J.P.Y. Arnould. 2019. Fisheries interaction data suggest variations in the distribution of sperm whales on the Kerguelen Plateau. *The Kerguelen Plateau: Marine ecosystem and Fisheries – Proceedings of the Second Symposium*.

ISBN: 978-1-876934-30-9 (Annexe 6)

Contribution à des articles de vulgarisation scientifique

OrcaDepred: Programme de lutte contre la déprédation des orques et des cachalots dans les pêcheries de Kerguelen et Crozet. *Bilan d'activités 2017 de la Réserve Naturelle des Terres Australes et Antarctiques Françaises* (Annexe 11)

“Quand les cachalots jouent les pique-assiettes” par Arthur Larpent. *Science & Vie Junior*. Octobre 2018 (Annexe 12)

Mission terrain à bord de trois palangriers

Mascareignes III (SAPMER), 53 jours (8 Décembre 2016 - 30 Janvier 2017)

Séjour à la base Alfred-Faure de l'archipel de Crozet (30 Janvier 2017 – 3 Février 2017)

Île de La Réunion I (COMATA), 28 jours (3 Février 2017 - 3 Mars 2017)

Albius (SAPMER), 11 jours (3 Mars 2017 - 14 Mars 2017)

Conférences et réunions scientifiques

Rencontres Prédateurs Marins Supérieurs (CEBC – ULR) au CEBC, 2016
Séminaire Équipe Prédateurs Marins (CEBC) au CEBC, 2016
Présentation travaux de thèse au MNHN de Paris, 2016
Réunion OrcaDepred avec armements et capitaines de pêche à l'ENSTA Bretagne, 2016
Journée des doctorants à l'Université La Rochelle, 2017
Préparation et organisation de Ecology & Behaviour Chizé, Juin 2017
Réunion OrcaDepred avec armements et capitaines de pêche à Concarneau, 2017
XIX^{ème} séminaire du Réseau National Échouages à Croizic, 2017
Réunion de lancement du projet ANR OrcaDepred à Paris, 2018
5th Young Natural History scientists' meeting, 2018
Réunion OrcaDepred avec partenaires, armements et capitaines de pêche à Paris, 2018
Réunion OrcaDepred avec partenaires, armements et capitaines de pêche à Paris, 2019
Rencontres Prédateurs Supérieurs Marins (CEBC – ULR) au CEBC, 2019
Réunion OrcaDepred avec partenaires, armements et capitaines de pêche à Paris, 2020
MSEAS 2020 Marine Socio-Ecological Systems à Yokohama (Japon), Mai 2020

Vulgarisation scolaire et grand-public

Fête de la science au Muséum d'histoire naturelle de La Rochelle, 2017
TPs Sandwich à La Belle du Gabut à La Rochelle, 2018
Fête de la science pour les 50 ans du CEBC, 2018
Fête de la science au Zoodysée de Villiers-en-Bois, 2018
Fête de la science à l'Aquarium de La Rochelle, 2018
Prises de vidéos et conseils scientifiques pour le film "Marine mammals: champions of the deep" réalisé par Bertrand Loyer de Saint-Thomas Production et diffusé sur Arte
Co-gestion de la page Facebook (avec réalisation de courts-métrages) et Twitter du projet OrcaDepred avec Gaëtan Richard

Encadrement d'étudiants

Tutorat des étudiants M1 de l'Université de Poitiers sur une semaine, septembre 2017
Adrien Yernaux, Sciences Sorbonne Université, stage M1 de 3 mois en 2018,
Différences interindividuelles de comportement d'interaction des cachalots avec la pêche à la légine australe dans la Zone Économique Exclusive de Kerguelen.
Raphaëlle Leroux, Université de Poitiers, stage L1 de 1 mois en 2019,
Différences interindividuelles de comportement d'interaction des cachalots avec la pêche à la légine australe dans la Zone Économique Exclusive de Crozet

Reviews

Révision d'un article soumis dans *Animal Behaviour* pour un éventuel numéro spécial "Ecology & Behaviour 2017 – Chizé"
Révision d'un article soumis dans *Reviews in fish biology and fisheries*

CHAPITRE 1 : Introduction générale



1. « Conflits Humains – Faune sauvage »

1.1. Définition traditionnelle

Les « conflits entre les humains et la faune sauvage » (« Human-Wildlife Conflicts » – « HWC ») existants dans le monde remontent au début de l'humanité puisque la faune sauvage a toujours joué un rôle important dans l'exploitation humaine de la nature aussi bien en tant que ressource que concurrent pour les mêmes paysages et les mêmes ressources biologiques (Klenke et al., 2013). Conover (2002) décrit les « HWC » comme des événements « incluant trois ingrédients: une espèce sauvage causant des dommages, un objet endommagé et une victime considérablement affectée ». En effet, les « HWC » sont le résultat d'un déséquilibre entre les besoins des humains et ceux de la faune sauvage ou encore d'une compétition, souvent de longue durée, pour la consommation des mêmes ressources naturelles ou l'utilisation des mêmes territoires (Anand and Radhakrishna, 2017; Peterson et al., 2010; Treves et al., 2006; Woodroffe et al., 2005).

1.2. Causes et conséquences

En effet, avec l'expansion et la croissance rapide de la population humaine mondiale dans nos sociétés modernes et productivistes où la demande en ressources est croissante et constante, les espèces faunistiques se retrouvent en concurrence grandissante avec les humains (Klenke et al., 2013; Madden, 2008; Messmer, 2000; Sillero-Zubiri and Switzer, 2001). Ces compétitions, combinées avec la raréfaction des ressources en raison de la surexploitation et du changement climatique, se sont répandues à presque tous les endroits de la planète, en devenant de plus en plus fréquentes, intenses et graves (Conover, 2002; Madden, 2004; Redpath et al., 2015).

Pendant des milliers d'années, les humains ont réagi aux dommages causés par la faune sauvage en protégeant leurs ressources et en poursuivant voire en tuant leurs concurrents (Conover, 2002). Bien que les « HWC » puissent avoir des impacts socio-économiques pour les humains ainsi que des conséquences bio-écosystémiques, ils sont rapidement devenus l'une des principales menaces pour la survie de nombreuses espèces faunistiques à statut précaire, en particulier les prédateurs supérieurs tels que les carnivores charismatiques de grande taille (Klenke et al., 2013; Madden, 2008; Peterson et al., 2010; Redpath et al., 2015). En effet, ces carnivores étaient impliqués au cours de la période 1983-2008 dans 68 % des publications et 44 % des présentations portant sur la compétition alimentaire entre les humains et la faune sauvage (Peterson et al., 2010). Ceci est expliqué par la perception propre à l'espèce humaine pour qui les émotions sont souvent fortes voire démesurées lorsqu'il s'agit

d'espèces faunistiques perçues comme de « belles bêtes charismatiques » ou de « terrifiantes bêtes assoiffées de sang » (Klenke et al., 2013). D'autres espèces sont également impliquées dans ces « HWC » telles que les mangeurs de poissons les grands herbivores, les ours, les méso-mammifères, les rapaces, les grandes chouettes et certains corvidés (Woodroffe et al., 2005). Les ressources typiques étant la cible de ces « HWC » sont les espèces de bétail et de gibier, les poissons d'élevage et les poissons sauvages mais également les cultures céréalières, agricoles, maraîchères et fruitières (Conover, 2002).

1.3. Nouvelles définitions: impacts faune sauvage – humains et conflits humains – humains

L'utilisation de « HWC » avait pour conséquence involontaire d'impliquer la faune sauvage dans des relations délibérément antagonistes avec les humains ce qui conduit à faire perpétuer la vision anthropomorphique selon laquelle la faune sauvage posséderait une conscience humaine, y compris des valeurs, des intérêts et des intentions et qui se représenterait dans la sphère politique (Peterson et al., 2010). L'analyse des cas actuels de « HWC » indique une volonté de rediriger notre attention sur la mutualité durable entre humains et faune sauvage en passant par la relève de défis, voire de compromis de conservation et de durabilité économique. Par ailleurs, la littérature récente suggère de changer notre vocabulaire, et par conséquent notre perception, lorsqu'un « HWC » est abordé, en identifiant deux composantes distinctes: d'une part, les impacts entre les humains et la faune sauvage et d'autre part, les conflits entre humains (Klenke et al., 2013; Young et al., 2010). En effet, la première composante (« impacts faune sauvage – humains ») traite des impacts de la faune sauvage sur les humains et leurs activités et inversement des impacts des activités anthropiques sur la faune ; la seconde (« conflits humains – humains ») portée plutôt sur les conflits sous-jacents entre humains ne défendant pas les mêmes positions, écologiques pour certains et économiques pour d'autres. En effet, ce recadrage rhétorique permet de reconnaître les contradictions internes associées aux « HWC », de faciliter une interprétation plus productive des interactions homme – faune sauvage et par conséquent, d'ouvrir la porte à d'autres manières de cadrer les conflits sur la conservation de la biodiversité. De plus, il nous encourage à reconsidérer notre engagement dans le processus politique tout en rappelant que nous menaçons notre propre espèce quand nous menaçons l'existence des autres (Peterson et al., 2010).

Parmi l'ensemble des publications et présentations existant dans la littérature, plus de 95 % abordent spécifiquement les dommages causés aux humains par la faune sauvage

(« impacts faune sauvage – humains ») et 4 % portent sur les « conflits humains – humains » (Peterson et al., 2010). Étant donné le besoin d'urgence à la conservation de la biodiversité, les cas où les besoins des humains et de la faune sauvage sont en compétition doivent être mieux décrits de manière à favoriser une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents aux « HWC », comme, par exemple ceux pouvant mener à une « coexistence humains – faune sauvage » (Madden, 2004; Peterson et al., 2010), à une « compétition humains – faune sauvage » (Matthiopoulos et al., 2008) ou encore à un « conflit humains – humains » (Marshall et al., 2007). La plupart des « impacts faune sauvage – humains » sont d'ordre matériel et résultent des intérêts conflictuels entre humains et faune sauvage pour les mêmes ressources (Klenke et al., 2013). La majorité des « conflits humains – humains » sont plutôt d'ordre intra-sociétal et émergent de conflits inter-parties prenantes, par exemple entre les protecteurs de la faune sauvage et les humains exploitant la ressource conflictuelle, mais refusant les dommages causés par la faune sauvage (Klenke et al., 2013).

2. Interactions faune sauvage – humains en milieu marin

2.1. Conflits humains - humains

Ces interactions entre prédateurs marins et pêcheries peuvent être vues comme des « conflits humains – humains » entre les défenseurs de la conservation de ces prédateurs et ceux défendant d'autres positions, en particulier économiques. En effet, ces « conflits humains – humains » en milieu marin résultent d'anciens événements dramatiques qui datent principalement du XX^{ème} siècle, en particulier après la seconde Guerre Mondiale, et dont ont été victimes de nombreux prédateurs marins tels que la baleine bleue (*Balaenoptera musculus*), le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*), le rorqual boréal (*Balaenoptera borealis*), la baleine à bosse (*Megaptera novaeangliae*), la baleine de Minke (*Balaenoptera acutorostrata*) ou le grand cachalot (*Physeter macrocephalus*), massivement abattus en raison d'une chasse baleinière commerciale très intensive (Baker and Clapham, 2004; Clapham et al., 2007; Cressey, 2015).

Approximativement deux millions de ces individus ont été tués à des fins d'utilisation et/ou de consommation humaine entre 1904 et 1983 par la chasse baleinière au sein de l'hémisphère sud. En effet, suite à la modernisation des navires de pêche à la baleine et l'épuisement des populations locales de prédateurs marins au niveau de l'Europe du Nord et du Pacifique Nord par une flottille commerciale antérieure, les baleiniers ont rapidement progressé vers l'hémisphère sud où, par exemple, près de 400 000 grands cachalots ont été tués principalement par des lance-harpons explosifs (Boyd, 2002; Clapham and Baker, 2002;

Tønnessen and Johnsen, 1982 - Fig. 1). Ces baleiniers récupéraient le lard, l'huile de cachalot, l'ambre gris, l'ivoire et le « spermaceti », un liquide blanc et huileux se trouvant dans leur tête de taille assez massive. Cette substance était exploitée pour ses propriétés intéressantes dans différents domaines (huile de lampe, industries cosmétiques, du textile et du cuir, fabrication de crayons et de bougies) et également transformée en farine animale pour le bétail (Reeves and Whitehead, 1998; Whitehead, 2003, World Wide Fund for Nature, 2001). Cette exploitation historique des prédateurs marins a mené à la création de la Commission Baleinière Internationale en 1946 pour s'assurer d'une exploitation durable des stocks de baleines, mandat qui s'est peu à peu transformé en 1982 en un moratoire sur l'exploitation de toute population de baleine, peu importe la durabilité de la chasse (Boyd et al., 2010). Cependant, même 20 ans après l'interdiction de cette chasse, les populations de grands cachalots ont continué à décliner puisque les mâles, dont la maturité sexuelle est tardive, ont été préférentiellement tués jusqu'au milieu des années 1980 en raison de leur taille considérablement supérieure à celle des femelles. C'est pourquoi, *Physeter macrocephalus*, comme tant d'autres espèces de prédateurs marins est classé sur la liste rouge des espèces menacées de l'Union Internationale pour la Conservation de Nature (UICN) et depuis 1996, classé comme vulnérable (Taylor et al., 2008).

Malgré le moratoire adopté en 1982 par la Commission Baleinière Internationale, certains pays continuent à pratiquer la chasse baleinière au nom de « la recherche scientifique » (Japon et Islande) ou encore des traditions culturelles (Norvège). Ceci est controversé et dénoncé par les écologistes qui considèrent cette « chasse scientifique » comme de la chasse commerciale baleinière déguisée. L'ONG Greenpeace et les responsables politiques australiens contestent également cette chasse puisqu'elle bloque le projet de création d'un sanctuaire autour de l'Antarctique qui traîne depuis une vingtaine d'années. Des course-poursuites de plusieurs jours sont menées par les militants écologistes de l'ONG Sea Shepherd contre ces baleiniers de « chasse scientifique » au sein de l'océan austral depuis 2002.



Figure 1. Images faisant référence à la chasse au grand cachalot *Physeter microcephalus* par les baleiniers (© Bark Kathleen – J. Hill – Daniel Pardo – Kadumago/Alamy).

2.2. Dommmages prédateurs marins – pêcheries: exemple de la déprédation

L'expansion mondiale de la pêche depuis les années 1970 a conduit à la surexploitation de nombreux stocks de poissons et à des changements majeurs des techniques de pêche. Cela a également entraîné des changements de comportement de certains prédateurs marins tels que les oiseaux marins, les requins et les mammifères marins en matière de stratégies de recherche alimentaire, ce qui a mené à l'apparition d'interactions entre prédateurs marins et pêcheries (Augé et al., 2012; Fertl, 2008; Kaschner and Pauly, 2004; Plagányi and Butterworth, 2002; Read, 2008). Ces interactions sont, à l'heure actuelle, principalement considérées comme des « impacts faune sauvage – humains » ou plus précisément comme des « dommages prédateurs marins – pêcheries ». Ces dommages, documentés dans 6 % des publications et 2 % des présentations sur les « HWC », concernent les impacts engendrés par les espèces piscivores sur les activités de pêche et celles des fermes aquacoles ainsi que sur les moyens de subsistance de certaines ethnies locales et pauvres (Klenke et al., 2013; Peterson et al., 2010; Redpath et al., 2015; Young et al., 2010).

La déprédation sur les pêcheries, type de « dommages prédateurs marins – pêcheries », est l'objet d'une attention croissante depuis les années 1970 (Northridge, 1991). La déprédation est caractérisée, d'un point de vue opérationnel, par une interaction directe entre

les prédateurs marins et les pêcheries, qui se manifeste lorsque le prédateur prélève partiellement ou totalement le poisson capturé sur le matériel de pêche, qu'il perturbe l'activité de pêche ou endommage le matériel de pêche (Fig. 8 et 9). La déprédation est aussi caractérisée, d'un point de vue trophique ou écologique, par une interaction indirecte pouvant avoir des impacts sur les ressources consommées par les humains ou sur les populations de déprédateurs et le réseau trophique de l'écosystème marin (Donogue et al., 2002; Fertl, 2008; Goldsworthy et al., 2003; Read, 2005).

Les mammifères marins ont été signalés comme le taxon comptant le plus grand nombre d'espèces déprédatrices avec plus de 25 espèces, et exerçant le plus de pression sur les ressources marines (Fertl, 2008; Guinet et al., 1996; Hamer et al., 2012). Du point de vue de l'optimalité comportementale ou de la maximisation d'énergie, la déprédation minimise les coûts associés à la quête alimentaire par rapport à ceux de la prédation naturelle, particulièrement dans le cas où la nourriture « artificielle » est hypercalorique (Donogue et al., 2002; Fertl, 2008; Goldsworthy et al., 2003; Read, 2005).

2.3. Conséquences de la déprédation

Les effets de la déprédation par les mammifères marins (qui sera mentionnée, pour le reste de la thèse, par « déprédation », sauf pour indiquer une mention particulière) sur les pêcheries sont bien documentés, et s'exercent à divers niveaux: socio-économiques, écologiques et/ou de conservation et écosystémiques (Ashford et al., 1996; Baird et al., 2002; Conover, 2002; Donogue et al., 2002; Fertl, 2008; Gales, 2003; Gilman et al., 2007; Guinet et al., 2015; Hamer et al., 2012; Peterson et al., 2014; Read, 2005, 2008; Roche et al., 2007; Straley et al., 2015; Tixier, 2012).

Les problèmes socio-économiques sur les pêcheries comprennent à la fois des coûts directs (diminution des captures) et indirects ou d'opportunité (allongement de la durée de l'activité de pêche, perte d'appâts, consommation accrue de carburant et nécessité d'une masse salariale supplémentaires pour compléter les quotas de pêche, mise en œuvre de stratégies visant à éviter la déprédation, dégâts matériels) et sans oublier les tensions sociales occasionnées pour les pêcheurs dans leur travail quotidien (Maccarrone et al., 2014; Peterson et al., 2014).

Les problèmes écologiques incluent la surexploitation des ressources halieutiques ciblées (c'est-à-dire que la quantité déprédée de poissons n'est souvent pas prise en compte dans les processus d'évaluation des stocks de la ressource et/ou d'allocation des quotas de pêche ce qui pourrait compromettre la santé de la ressource). Les problèmes de conservation sur les

populations de mammifères marins peuvent provenir de divers facteurs, par exemple des risques accrus de blessures ou de captures accidentelles dans les engins de pêche, l'exposition à une perception de nuisance et au risque d'être tués dans le cas de pêcheries illégales, non déclarées et non réglementées (INN), ou encore l'accoutumance à un comportement artificiel de recherche alimentaire, risquant de modifier les comportements et distributions naturels, et bilans énergétiques (Baird et al., 2002; Gasco et al., 2015; Gilman et al., 2007).

L'approvisionnement artificiel en nourriture provenant de pêcheries augmente la disponibilité des proies pour ces déprédateurs, améliore leur forme physique et leurs performances démographiques telles que leur taux de survie et leur succès reproducteur. Ceci pourrait, à long-terme, accroître leur densité au niveau des zones où a lieu la déprédation puisque les gènes des décideurs optimaux sont préférentiellement transmis aux générations suivantes (Conover, 2002; Oro et al., 2004; Tixier et al., 2015a, 2017; Ward et al., 2009). Ces conséquences écologiques découlant de la déprédation ont été récemment suggérées comme devant être prises en compte dans les approches écosystémiques en vue d'une amélioration de la gestion des pêcheries et des stocks de ressources, et des populations de déprédateurs impliqués (Boyd, 2002; Guénette et al., 2006; Morissette et al., 2012; Trites et al., 1999; Williams et al., 2011).

2.4. Techniques de pêche favorisant la déprédation

Les mammifères marins déprédatent les captures d'une grande variété d'engins de pêche, tels que les sennes tournantes, les chaluts, les filets maillants, les casiers ou encore les palangres (Bearzi, 2002; Donogue et al., 2002; Fertl, 2008; Gales, 2003; Gilman et al., 2007; Hamer et al., 2012; Karpouzli and Leaper, 2004; Read, 2005; Werner et al., 2015). La pêche à la palangre, devenue progressivement la technique de pêche la plus sélective pour les grandes espèces de poisson au cours des années 1980 et 1990 (Løkkeborg and Bjordal, 1992), est la plus touchée par la déprédation.

La palangre est constituée d'une ligne principale posée horizontalement soit à la surface de l'eau pour le cas des palangres pélagiques, soit sur le fond marin pour le cas des palangres démersales et sur laquelle sont fixés des hameçons appâtés servant à la capture des poissons (Brock, 1962 - Fig. 7). Contrairement aux autres techniques, cette méthode expose complètement le poisson capturé dans toute la colonne d'eau, ce qui le rend facilement accessible aux déprédateurs (Fertl, 2008). Les palangriers du monde entier qui utilisent la palangre pélagique, principalement exploitée dans les eaux tropicales et/ou subtropicales, et la palangre démersale, principalement utilisée aux hautes latitudes des deux hémisphères, sont

sujets à la déprédation (Forney et al., 2011; Mesnick et al., 2006; Muñoz-Lechuga et al., 2016; Passadore et al., 2015; Rabearisoa et al., 2012; Roche et al., 2007; Straley et al., 2006; Visser, 2000).

2.5. Moyens de réduire la déprédation

Bien que la déprédation puisse être sporadique dans certaines pêcheries, elle s'est étendue et s'est considérablement accrue dans certaines pêcheries, au point parfois de compromettre leur viabilité économique, ce qui souligne le besoin critique de solutions afin de la supprimer ou tout au moins la réduire (Hamer et al., 2012; Powell and Wells, 2011; Schakner et al., 2014). Des efforts considérables ont été fournis afin de mettre au point certaines solutions technologiques. Notamment, des systèmes comportant des dispositifs acoustiques répulsifs et dissuasifs visant à éloigner les mammifères marins du matériel de pêche ont été développés. Toutefois, leur efficacité s'est avérée limitée (Hamer et al., 2012), puisque les mammifères avaient tendance à s'habituer au son de ces dispositifs, et même à les considérer comme des signaux sonnante l'heure du repas (Dyb, 2006a; O'Connell et al., 2015; Tixier et al., 2015b).

La pêche au casier à poissons s'est avérée une solution efficace contre la déprédation, mais économiquement non viable pour les pêcheries étant donné les faibles taux de captures comparativement à ceux pouvant être obtenus avec la pêche à la palangre. De plus, des proportions de prises-accessoires supérieures à celles de la pêche à la palangre ont été notées (Agnew et al., 2001; Gasco, 2013; Guerrero and Arana, 2009). D'autres solutions ont également été envisagées mais n'ont pas encore montré de résultats concluants. C'est le cas de certains dispositifs de protection des poissons tels que le SAGO, une capsule pouvant être déployée le long de la palangre afin de collecter les poissons capturés avant que la palangre ne soit remontée à bord, ou encore le 'cachalotera' qui est une chaussette faite de tissus et/ou de cordes servant à protéger le poisson capturé (Arangio, 2012; Moreno et al., 2008; Rabearisoa et al., 2012). Ces dispositifs comportent des défis pour leur mise en place sur le matériel de pêche, particulièrement dans le cas des pêcheries utilisant des systèmes automatiques de déploiement et de remontée des palangres (Guinet et al., 2015).

Dans l'attente d'une solution technologique pouvant supprimer complètement la déprédation, il est possible au travers de divers moyens, de fournir des pistes de solutions afin de réduire la déprédation. Ces moyens, dont certains seront explorés dans le cadre de cette thèse, comprennent la combinaison de stratégies opérationnelles et spatio-temporelles contrôlées par les pêcheurs, une meilleure connaissance de l'écologie et du comportement des populations des prédateurs impliqués, et du comportement et de la signature acoustique des

navires de pêche (Arangio, 2012; Hamer et al., 2012; Richard, 2019; Tixier et al., 2015c). La compréhension du comportement des pêcheurs face à la compétition avec les mammifères marins est peu étudiée et doit également être considérée puisqu'elle pourrait faciliter une coexistence durable et acceptable des pêcheurs et des mammifères marins. Ces pêcheurs, et en particulier les capitaines des navires de pêche, se comportent comme de véritables décideurs optimaux dont la priorité reste, même s'ils évitent la déprédation, la maximisation de leur succès de pêche (Richard et al. 2017). Dans certains cas, ils peuvent même très bien pêcher malgré la présence des déprédateurs. Dans l'optique où des changements du comportement humain pourraient éventuellement atténuer la déprédation, je m'attarderai particulièrement dans cette thèse à comprendre les processus décisionnels des capitaines dans le contexte du comportement à plus fine échelle des déprédateurs (voir Chapitre 2 pour plus de détails sur les objectifs de la thèse).

CHAPITRE 2 : Contexte, cadre et organisation de la thèse



1. Contexte de la thèse

Comme expliqué dans le premier chapitre de thèse de Richard (2019), la grande majorité des interactions de type déprédation en milieu marin sont citées et décrites dans la littérature comme des « interactions pêcheries – mammifères marins ». Dans ce contexte, les pêcheurs et la ressource ciblée et/ou pêchée ne constitue qu'un seul et même acteur en interaction avec un second acteur, les mammifères marins. Richard (2019) considère plutôt qu'il n'y aurait non pas deux mais trois acteurs dans ce type de compétition: les capitaines, les mammifères marins, et la ressource. Par extension, trois types d'interactions pourraient surgir dans le cas d'une déprédation:

- **Interactions “capitaines – ressource ciblée”:** pour lesquelles nous pouvons concentrer notre réflexion sur le comportement des capitaines des navires de pêche dont le processus décisionnel vise à maximiser le succès de pêche tout en minimisant les coûts associés: cette notion d'optimisation du comportement de pêche fait écho à la théorie de l'approvisionnement optimal. Cette réflexion concerne aussi bien le point de vue spatio-temporel (comportement de navigation, gestion du temps accordé aux différentes activités de pêche) qu'opérationnel (manière d'utiliser le matériel de pêche). Ce processus décisionnel à plusieurs échelles est peu étudié et ne tient habituellement pas compte de “l'effet capitaine” (c'est-à-dire de son niveau d'expérience et de sa perception individuelle).
- **Interactions “capitaines – mammifères marins”:** pour lesquelles nous pouvons chercher à examiner les mêmes processus décisionnels des capitaines tenant compte de “l'effet capitaine” mais dans une perspective économique d'évitement de la concurrence, ou écologique de réduction de la compétition avec les mammifères marins. Cependant, les conséquences de ces pratiques d'évitement et d'usage sur l'optimalité des comportements de pêche des capitaines, que ce soit lors de l'exploration du milieu ou de l'exploitation de la ressource, sont aujourd'hui mal connues.
- **Interactions “mammifères marins – ressource pêchée”:** pour lesquelles nous pouvons tenter de comprendre la succession des comportements qui conduisent les mammifères marins à suivre les navires de pêche, à entrer en interaction avec le matériel de pêche et à opérer une déprédation de la ressource pêchée.

1.1. Comportement des capitaines en tant que preneurs de décisions dans un contexte d’approvisionnement maximal

1.1.1. Compréhension des interactions “capitaines – ressource ciblée”

Les pêcheurs, et en particulier les capitaines, prennent des décisions de manière à optimiser l’exploitation des ressources halieutiques dont la répartition est hétérogène dans l’espace et dans le temps (Bertrand et al., 2007; Bez et al., 2011; Planque et al., 2011). Par définition, l’optimisation est la recherche de la maximisation de l’approvisionnement et de la réduction des coûts concourants (Danchin et al., 2005). Les socio-économistes et les écologistes ont utilisé la stratégie de l’approvisionnement optimal (Optimal Foraging Theory – OFT, Charnov, 1976; MacArthur and Pianka, 1966) afin de modéliser les comportements de pêche des capitaines et le processus décisionnel menant à l’optimalité (Aswani, 1998; Begossi, 1992; McCay, 1981). Suivant l’OFT et de la même manière que les animaux non humains, les décisions des capitaines à bord des navires de pêche visent à la fois la maximisation des bénéfices économiques par la sélection de zones très productives, et la minimisation des coûts opérationnels par la limite des déplacements (Dorn, 2001, 1997; Richard et al., 2017). Les comportements de pêche quant à eux, peuvent être dictés par des facteurs externes (tels que la disponibilité de la ressource, les conditions environnementales, la présence d’autres prédateurs compétiteurs, la concurrence économique croissante, la réglementation de la pêche) ainsi que par des facteurs internes (tels que la compétence des pêcheurs et capitaines, les caractéristiques intrinsèques du navire), ce qui complexifie les processus décisionnels tout comme pour leurs homologues que sont les prédateurs marins (He et al., 1997; Holley and Marchal, 2004; Joo et al., 2015; Marchal et al., 2006; Simpson et al., 2011).

1.1.2. Compréhension des interactions “capitaines – mammifères marins”

L’effondrement d’un grand nombre de stocks de poissons depuis les années 1970, conjugué à une réglementation accrue de la pêche et de la protection de l’environnement, a largement contraint les capitaines dans leurs stratégies de pêche dans une optique de l’OFT (Arlinghaus and Cooke, 2009; Cai et al., 2005; Gaines et al., 2010). Parmi ces facteurs, la concurrence croissante entre diverses pêcheries, aussi bien artisanales qu’industrielles, et les mammifères marins ont modelé de manière importante les comportements de pêche (Lauriano et al., 2009; Maccarrone et al., 2014; Peterson et al., 2013a; Tixier et al., 2019b). La déprédation est le type d’interaction qui affecte considérablement le processus décisionnel des capitaines en raison des coûts socio-économiques et écologiques générés (DeMaster et al.,

2001; Donogue et al., 2002; Gilman et al., 2007; Read, 2008). En prévision ou en réponse à ces coûts, les capitaines adoptent des comportements de pêche visant à minimiser les interactions de type déprédation (Arangio, 2012; Hamer et al., 2012, 2008; Janc et al., 2018; Peterson et al., 2013a; Richard, 2019; Tixier et al., 2015c; Werner et al., 2015).

1.1.3. Rôle de “l’effet capitaine”

Au-delà des effets liés à la capture et aux interactions avec les mammifères marins, les décisions prises pour optimiser le ratio coûts/bénéfices peuvent être grandement influencées par “l’effet capitaine” qui traduit à la fois l’expérience d’apprentissage acquise au fil des pêches antérieures, et la perception individuelle propre au capitaine (Richard, 2019; Richard et al., 2017; Vázquez-Rowe and Tyedmers, 2013). Ces informations portent sur la répartition de l’espèce visée et de l’espèce compétitrice, sur les coûts attendus de la pêche et la réglementation de gestion de la pêche, et peuvent comporter des informations transmises par d’autres capitaines (Andersen et al., 2012; Johannes and Hviding, 2002; Marchal et al., 2006; Salas and Gaertner, 2004; Vázquez-Rowe and Tyedmers, 2013). Cependant, des différences de degré de patience et de prises de risques chez les capitaines peuvent également influencer de façon considérable le processus de prise de décisions (Carpenter and Seki, 2011; Danchin et al., 2005; Eggert and Lokina, 2007).

1.2. Compréhension des interactions « mammifères marins – ressource pêchée » afin d’étudier le comportement des espèces déprédatrices

Les capitaines et les armateurs ont déployé des efforts considérables pour mettre au point des solutions technologiques permettant d’éloigner les mammifères marins du matériel de pêche ou protégeant les poissons capturés sur les hameçons. Cependant, la plupart des essais portant sur de tels dispositifs ont montré une efficacité assez limitée (Dyb, 2006a; Hamer et al., 2012; Mooney et al., 2009; O’Connell et al., 2015; Tixier et al., 2015b).

Les stratégies de pêche visant à éviter/réduire les interactions, et se basant sur une bonne connaissance de la répartition saisonnière des mammifères marins, constituent à ce jour les approches les plus prometteuses pour limiter la déprédation (Guinet et al., 2015; Straley et al., 2015; Tixier, 2012; Tixier et al., 2016). D’autres études ont porté sur l’influence de la mobilité des navires et des facteurs opérationnels sur les probabilités d’interaction avec les mammifères marins et la quantité de capture déprédée. Par exemple, la profondeur à laquelle les palangres sont mises à l’eau, leur longueur, la vitesse de remontée ou encore la distance parcourue par les navires entre les zones de pêche peuvent influencer de manière

significative la proportion de matériel de pêche déprédée par les orques (*Orcinus orca*) et le rendement de pêche (Tixier et al. 2015c ; 2019b).

2. Cadre de la thèse

La déprédation est un type de conflit d'usage dont la résolution est souvent limitée par un manque de connaissances à la fois sur le comportement des pêcheurs et sur celui des mammifères marins. Plus précisément, la façon dont les capitaines peuvent développer des comportements minimisant la déprédation tout en maximisant les succès de la pêche, et la façon dont les mammifères marins opèrent pour interagir avec les navires sur les zones de pêche sont des aspects, qui une fois mieux compris, pourraient amener de nouvelles solutions d'atténuation.

La thèse porte sur les mécanismes liés à la déprédation sur les pêcheries françaises commerciales à la palangre démersale. Ces pêcheries ciblent la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) et opèrent au niveau des Zones Économiques et Exclusives (ZEEs) subantarctiques et françaises localisées autour des Îles Kerguelen et des Îles Crozet (sud de l'Océan Indien). Ces pêcheries ont été spécifiquement choisies compte tenu qu'elles sont confrontées à une importante compétition avec deux espèces d'odontocètes (cétacés à dents): le grand cachalot (*Physeter macrocephalus*) et l'orque.

2.1. Lépine australe (*Dissostichus eleginoides*) et pêcheries

L'« or blanc » est le surnom donné à la légine australe et la légine antarctique (*Dissostichus mawsoni*), du genre *Dissostichus* de la famille des *Nonotheniidae* (Fig. 2). Ces deux espèces sont particulièrement prisées et recherchées pour des mets d'exception par les restaurants et les marchés haut de gamme du monde entier, en particulier en Asie et en Amérique du Nord. L'accroissement rapide de la valeur économique de la légine contribue à l'attractivité de sa pêche, et est à l'origine du développement d'une pêcherie INN. L'habitat diffère entre la légine antarctique qui vit dans les eaux situées au sud du parallèle 60 ° sud et la légine australe qui vit au nord de celui-ci. La légine australe se rencontre essentiellement sur les plateaux continentaux autour de certaines îles de l'Océan austral, où se concentrent les pêcheries. La légine antarctique vit dans les eaux glacées de l'Océan austral grâce à la présence d'une protéine antigél dans son organisme.

Comme beaucoup d'espèces de poissons benthopélagiques, la légine australe subit des changements ontogéniques dans l'utilisation de l'habitat. Lors de son développement, et différemment selon les sexes, les individus se déplacent progressivement vers les eaux plus

profondes (Péron et al., 2016). L'espèce se retrouve entre 10 et 3 500 m de profondeur, les géniteurs fréquentant une gamme de profondeurs comprises entre 1 400 et 2 000 m. Comme beaucoup d'espèces d'eaux profondes, la légine australe présente des traits d'histoire de vie particuliers: faible croissance, maturité sexuelle tardive (entre 8 et 10 ans), grande taille (en moyenne 80 cm de long) et longue espérance de vie (jusqu'à 60 ans). Les plus grands individus peuvent atteindre 2.3 m et plus de 200 kg. Son régime alimentaire est principalement constitué de calmars, de poissons, de crabes et de crevettes (Collins et al., 2010; Duhamel, 2003; Péron et al., 2016).

La pêche commerciale internationale à la légine australe a commencé à la fin des années 1980 au large des côtes du Chili, de l'Argentine et des Îles Falkland. Au fil du temps, les pêcheries se sont propagées vers l'est aux eaux de la Géorgie du sud, de l'Île Bouvet, des Île-du-Prince-Édouard, de l'Île Marion, des Îles Crozet, des Îles Kerguelen, celles de Heard et McDonald ainsi que de l'Île Macquarie (Fig. 3). Il existe également des pêcheries artisanales ciblant la légine australe au niveau des pentes continentales du Chili, de l'Argentine, du Pérou et de l'Uruguay (www.colto.org).

La Commission pour la conservation de la faune et la flore marine de l'Antarctique (Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources – CCAMLR) gère plus de 95 % des captures mondiales de légines dont une partie est également gérée de façon conjointe avec les pays impliqués (www.colto.org). Le territoire géré par la CCAMLR est divisée en trois zones entourant le continent Antarctique entre 45° et 60° Sud: la zone 48 (secteur de l'océan Atlantique), la zone 58 (secteur de l'océan Indien) et la zone 88 (secteur de l'océan Pacifique) (Fig. 3).

La principale technique autorisée au sein des pêcheries commerciales à la légine australe est la pêche à la palangre à bord de bateaux appelés « palangriers » (Fig. 4). Certaines pêcheries utilisent d'autres techniques telles que le chalutage ou le casier. Cependant, la pêche au casier a tendance à capturer des légines de petite taille ce qui entraîne une diminution des rendements de pêche. Les pêcheries à la légine gérées par la CCAMLR mettent en œuvre des mesures afin de minimiser les captures accidentelles d'oiseaux marins. Celles-ci comprennent des fermetures saisonnières de certaines zones de pêche durant la reproduction ou le nourrissage des jeunes des oiseaux marins ; l'obligation de déployer des lignes d'effarouchement au moment de la mise à l'eau des palangres à l'arrière du bateau afin d'éloigner les oiseaux des hameçons appâtés ; l'utilisation de palangres autolestées afin qu'elles pénètrent rapidement dans l'eau et évitent que les oiseaux n'y soient attrapés ; des limites sur le rejet des abats à l'eau durant les opérations de pêche. Les prises-accessoires sont

également surveillées de près et réglementées par l'imposition de limites de captures (moins de 10 % des captures de l'espèce ciblée) afin de garantir que les niveaux de capture ne dépassent pas les niveaux biologiquement ou écologiquement soutenables. L'ensemble des aspects de toutes les opérations de pêche sont surveillés par un ou deux observateurs/contrôleurs de pêche agréés par les gouvernements (www.colto.org).

Ces mesures de surveillance découlent des problèmes de surpêche de la légine qui ont émergé du milieu des années 1990 au milieu des années 2000. Depuis, les niveaux d'exploitation de la légine ont été réduits par des réglementations très strictes en matière d'import et de marché, une surveillance accrue, des appréhensions et poursuites très médiatisées. C'est le cas notamment du naufrage d'un navire soupçonné de braconner la légine, *le Thunder*, que le capitaine avait volontairement fait couler dans les eaux de Sao Tomé au terme d'une course-poursuite de 110 jours menée par les militants écologistes de l'ONG Sea Shepherd.

Les pêcheries situées dans les ZEEs d'un pays sont gérées par ce pays en tenant compte des recommandations et approches de la CCAMLR et des captures historiques. Un certain nombre de pêcheries légales à la légine australe ont été certifiées par le Marine Stewardship Council (MSC) comme pêcheries durables et correctement gérées. Ces pêcheries ont la possibilité d'utiliser, en plus de la documentation sur les captures imposées par la CCAMLR, leurs certifications de la chaîne de traçabilité afin de prouver la provenance de leurs captures (www.colto.org).



Figure 2. La légine australe (*Dissostichus eleginoides*) (© Google Images).

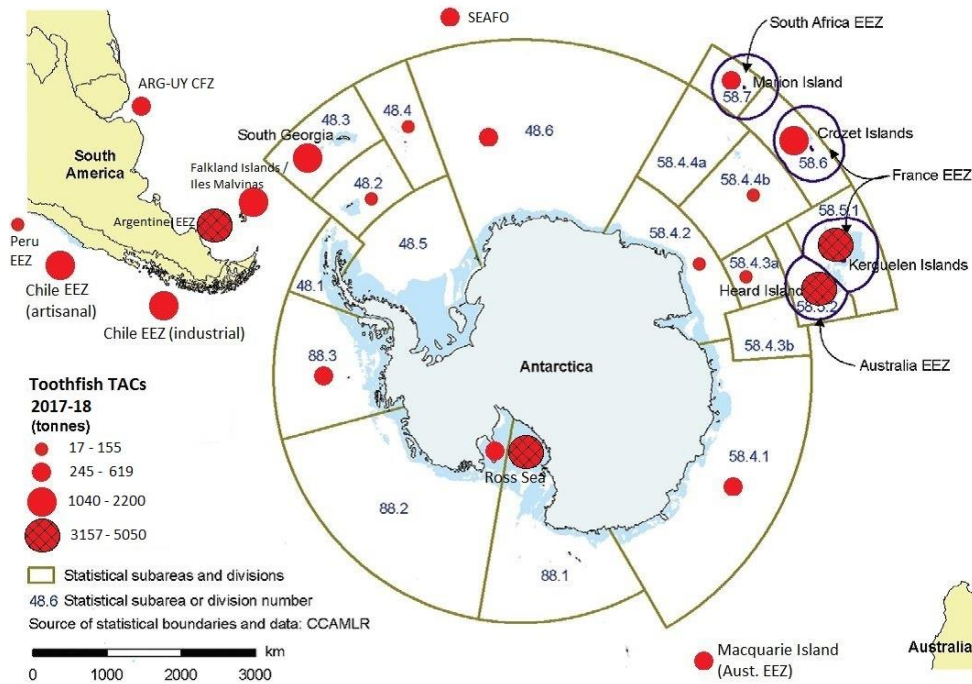


Figure 3. Carte représentative des totaux admissibles de captures (Total Allowable Catches – TACs) pour la pêche à la palangre démersale ciblant la légine australe (*Dissostichus eleginoides*), ici nommée Toothfish, et fixé par la Commission pour la conservation de la faune et de la flore marines de l’Antarctique (Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources – CCAMLR) pour la saison de pêche septembre 2017 – août 2018. Ces captures de légines représentent plus de 95 % des captures mondiales de légines. Les ZEEs françaises de Crozet et Kerguelen se trouvent, respectivement, dans les divisions statistiques 58.6 et 58.5.1 (© Coalition of Legal Toothfish Operators – COLTO).



Figure 4. Quelques palangriers à la légine australe dans les Zones Économiques Exclusives françaises: Ile de La Réunion (© Hugues Vernande), Croix du Sud (© DR) et Mascareignes III (© SARPC).

2.2. Cachalots (*Physeter macrocephalus*) et orques (*Orcinus orca*)

Dans les deux hémisphères, les pêcheries à la palangre démersale sont principalement déprédées par les cachalots mâles adultes (Fig. 5) et les orques (Fig. 6) dont les aires naturelles d'alimentation chevauchent souvent les zones de pêche (Ashford et al., 1996; Best, 1979; Mesnick et al., 2006; Whitehead, 2003). Des cas de déprédation ont été signalés dans le Pacifique Nord sur les pêcheries ciblant le flétan du Pacifique (*Hippoglossus stenolepis*) et la morue charbonnière (*Anoplopoma fimbria*) (Hill et al., 1999; Peterson et al., 2013b; Schakner et al., 2014; Sigler et al., 2008; Straley et al., 2006), dans l'Atlantique Nord sur les pêcheries ciblant le flétan noir (*Reinhardtius hippoglossoides*) (Dyb, 2006b), et dans l'Océan austral sur les pêcheries ciblant la légine australe (Duhamel, 2003). Pour ces dernières, la déprédation a lieu au large du Chili (Hucke-Gaete et al., 2004; Moreno et al., 2008), des Malouines / Malvinas (Goetz et al., 2011; Nolan et al., 2000), de la Géorgie du Sud (Ashford et al., 1996; Moir Clark and Agnew, 2010; Purves et al., 2004; Söffker et al., 2015), de l'Île-du-Prince-Édouard (Kock et al., 2006; Tilney and Purves, 1999), des Îles Heard et McDonald (Arangio, 2012) et des Îles Crozet et Kerguelen (Ashford et al., 1996; Capdeville, 1997; Gasco et al., 2015; Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010).



Figure 5. Grand cachalot *Physeter macrocephalus* (© Google Images – Stéphane Granzotto)



Figure 6. Orque *Orcinus orca* (© Michel Salaün)

2.3. Cas dans les ZEEs de Crozet et Kerguelen

Les pêcheries à la légine australe au sein des ZEEs des îles Crozet et Kerguelen sont actuellement une situation unique au monde qui est également particulière du fait des nombreuses collaborations mises en place entre les différents acteurs (voir sous-section 3.1). L'intégralité des opérations de pêche et des interactions avec les odontocètes est documentée pour l'ensemble des palangriers de ces pêcheries (voir sous-section 2.3.3 et 2.3.4). Les caractéristiques de ces pêcheries sont propices pour atteindre les objectifs de la thèse (voir sous-section 3.3). Il s'agit de la même flottille entre les deux ZEEs mais les niveaux de déprédation et les réglementations diffèrent entre les deux ZEEs (voir sous-sections 2.3.3 et 2.3.4).

2.3.1 Localisation et climat

Les îles de Crozet et Kerguelen se situent dans la partie sud de l'Océan Indien, entre Madagascar et l'Antarctique (Fig. 3). La ZEE de Crozet (20 512 km²) et de Kerguelen (63 200 km²) se situent respectivement entre les latitudes 44° et 47° sud et les longitudes 45° et 54° est et entre les latitudes 45° et 54° sud et les longitudes 62° et 76° est. Les conditions climatiques et météorologiques sont caractéristiques du subantarctique, particulièrement rudes: climat froid mais non glacial avec des températures pouvant être négatives l'hiver, précipitations très abondantes (plus de 2 500 mm par an et en moyenne sur 300 jours par an), vitesse des vents dépassant régulièrement les 100 km/h.

2.3.2 Historique

Ces deux ZEEs ont une histoire assez particulière et importante à connaître pour mieux comprendre la situation actuelle des pêcheries à la légine australe (www.bloomassociation.org, Duhamel (2003)):

- Début des années 1970: surexploitation par la flottille soviétique des espèces du plateau telles que le colin de Kerguelen (*Notothenia rossi*), le colin austral (*Lepidonotothen squamifrons*) et le poisson des glaces (*Chamsocephalus gunnari*).
- 1978: Création des ZEEs de Crozet et Kerguelen mais la biomasse résiduelle n'a pas permis une reconstitution des stocks des espèces surexploitées.
- 1985: Découverte de la pêche à la légine. Celle-ci devenant un substitut parfait à la morue charbonnière (*Anoplopoma fimbria*) dont le goût était très apprécié, particulièrement par les Japonais et les Nord-Américains.

- 1996: Augmentation de la pêcherie INN dans tout l’Océan Indien en raison de l’isolement géographique des différentes zones de pêche à la légine australe.
- 1997/98: Début de la pêcherie INN dans les deux ZEEs françaises, représentant une ponction trois fois supérieure à celle de la pêcherie autorisée.
- 1998: Suite à la fin des contrats avec les pays étrangers, la pêche devient entièrement assurée par des entreprises françaises via l’établissement d’un groupement de quelques propriétaires de palangriers (associés en Syndicat des Armements Réunionnais de Palangriers Congélateurs - SARPC).
- Début des années 2000: Le prix de la légine flambe à l’échelle mondiale et devient égal à celui du thon rouge (*Thunnus thynnus* et *Thunnus maccoyii*). Changement de métier en passant progressivement du chalutage à la palangre, technique beaucoup plus adaptée et sélective pour la pêche à la légine australe.
- 2002: Début de l’éradication massive de la pêcherie INN, qui représentait 72 % des pêcheries en 1996 contre 17 % en 2003.
- 2003: La palangre devient la seule technique de pêche à la légine australe.
- Aujourd’hui: La légine australe est devenue l’un des poissons les plus chers au monde (son prix de débarquement triplant en 10 ans de 7€/kg en 2007 à 20€/kg en 2017). La France est le principal pays exploitant de cette espèce mondialement, puisqu’elle possède le quota mondialement le plus élevé (avec 1 100 tonnes à Crozet et 5 050 tonnes à Kerguelen pour l’année 2017-2018) ce qui représente 34 % du TAC mondial.

La pêcherie à la légine est devenue récemment la première pêcherie française en valeur avec un chiffre d’affaires de 129 millions d’euros en 2017. Cette pêcherie génère environ 350 emplois directs et plus de 1 000 emplois indirects à La Réunion et a rapporté 3.6 millions d’euros en 2009 aux Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), par le biais de la taxation des licences de pêche. Quatre-vingt-dix pourcents des légines sont exportées vers l’Asie et l’Amérique du Nord ; seulement 3 % sont importées par l’Europe et les 7 % restants sont écoulés sur les marchés de l’Île de La Réunion (www.bloomassociation.org).

2.3.3 Technique et données de pêche

Du fait de leur contribution majeure à l’exploitation de la légine, les pêcheries françaises font parties des pêcheries les plus réglementées et surveillées, sous la juridiction de la CCAMLR. L’équipage d’un palangrier à la légine est habituellement constitué de 30 personnes (dont un capitaine, un second capitaine et un lieutenant travaillant en passerelle). Des contrôleurs de pêche opérant pour la réserve naturelle nationale des TAAF sont présents à

tout moment à bord des sept navires de pêche annuellement autorisés à opérer dans ces deux ZEEs. Ils surveillent et enregistrent toutes les opérations de pêche pour ensuite les transmettre au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (base de données MNHN-PECHEKER - Martin and Pruvost, 2007).

L'unité d'échantillonnage est la palangre. Pour chaque palangre, sont enregistrés, la date, l'heure, le nombre d'hameçons déployés, les coordonnées GPS et la profondeur des palangres à chacune de leurs deux extrémités à la fois pour leurs opérations de mise à l'eau et de remontée à bord. La biomasse de légine débarquée par chaque palangre, ainsi que celle des prises-accessoires capturées sont également notées. Les espèces faisant l'objet de prises accessoires comprennent le grenadier à gros yeux, *Macrourus carinatus*, qui représente la seule espèce significativement débarquée malgré une valeur commerciale beaucoup plus faible par rapport à celle de la légine australe ; l'antimora bleu, *Antimora rostrata* ; et diverses espèces de raies qui sont regroupées dans un seul groupe (*Bathyraja eatonii*, *Bathyraja irrasa*, *Bathyraja murrayi* pour la ZEE de Kerguelen et *Amblyraja taaf* pour la ZEE de Crozet).

Chaque palangre est associée à un capitaine, un navire et une campagne de pêche. Au cours de la saison de pêche, qui s'étend de septembre à août, les navires effectuent 3 à 4 campagnes chacune d'une durée de 2 à 3 mois. Une campagne est définie comme le temps écoulé entre le départ et le retour d'un navire de pêche, depuis la Réunion, et durant laquelle un capitaine donné est responsable du navire et des décisions de pêche. Lors d'une campagne de pêche, des phases de prospection (recherche) de la ressource alternent avec des phases de pêche. La légine australe, étant un poisson de fond, elle n'est pas détectable à l'échosondeur. Elle est localisée par des sessions de filage (où un ensemble de palangres sont mises à l'eau successivement dans le temps) et exploitée par des sessions de virage (où celles-ci sont remontées à bord après un temps de pêche donné).

Les navires (60 et 70 m de long) utilisent tous des palangres auto-lestées placées entre deux ancres se trouvant chacune aux extrémités de la ligne principale. Chaque ligne principale compte de 375 à 47 250 hameçons espacés de 1.2 m, et comprend un orin vertical disposé entre l'ancre posée au fond et la bouée flottant à la surface de l'eau. Ces hameçons sont automatiquement appâtés avec du maquereau par la boetteuse à une vitesse de 3.5 hameçons/seconde et filés au fond marin à des profondeurs comprises entre 500 et 3 000 m (profondeurs légales permettant d'éviter la capture de juvéniles - Collins et al. (2010) - Fig. 7). La réglementation de la pêche oblige également les pêcheurs à filer leurs palangres uniquement de nuit pour éviter les prises accidentelles d'oiseaux marins (Cherel et al., 1996; Weimerskirch et al., 2000). Les opérations de virage, autorisées à n'importe quel moment de

la journée, peuvent durer, selon le nombre d'hameçons sur la palangre et la vitesse de virage, entre 0.5 et 10 h alors que le temps de pêche où les palangres sont laissées au fond de l'eau peut varier entre 8 heures et 5 jours. La flottille de pêche est autorisée à opérer toute l'année dans les deux ZEEs, à l'exception d'une période de 45 jours (du 1er février à la mi-mars) dans la ZEE de Kerguelen pour des raisons de conservation des oiseaux marins (CCAMLR, 2015a, 2015b). Des quadrats statistiques (de 0.5 ° longitude x 0.5 ° latitude à Crozet et 1 ° longitude x 0.5 ° latitude à Kerguelen) ont été définis et sont associés à une réglementation stricte: à Crozet, il ne peut y avoir plus de deux navires opérant simultanément dans un même quadrat statistique au sein de la ZEE; à Kerguelen, il ne peut y avoir plus d'un navire opérant plus de 10 jours dans un même quadrat, après quoi une attente minimale de 10 jours est requise avant la prochaine exploitation.

Pour chaque campagne de pêche, 50 à 60 tonnes de maquereau sont embarqués pour servir d'appâts. Lors des opérations de virage, les poissons capturés sont récupérés par gaffage ou dans une piscine de récupération des poissons si le virage s'effectue via le moonpool (puits central permettant de virer les palangres à l'abri à l'intérieur du bateau). Les poissons sont ensuite remontés jusqu'à l'usine par un tapis roulant ou un ascenseur pour être dirigés sur la chaîne où les pêcheurs retirent la tête et la queue, puis les viscères. Les poissons sont ensuite mesurés et pesés, répartis dans des cartons ou sacs puis passent dans des tunnels frigorifiques à une température de -20° pendant 12 heures avant d'être stockés dans la cale congélatrice (-40°) d'une capacité d'environ 600 m³.

Les données utilisées dans la thèse ont été collectées sur une période de près de 14 ans, soit du 7 septembre 2003 au 15 juillet 2017. Les déplacements effectués par les navires entre les opérations de pêche, enregistrés par le système de surveillance des navires par satellite, n'ont pas été fournis dans le cadre de ce travail.

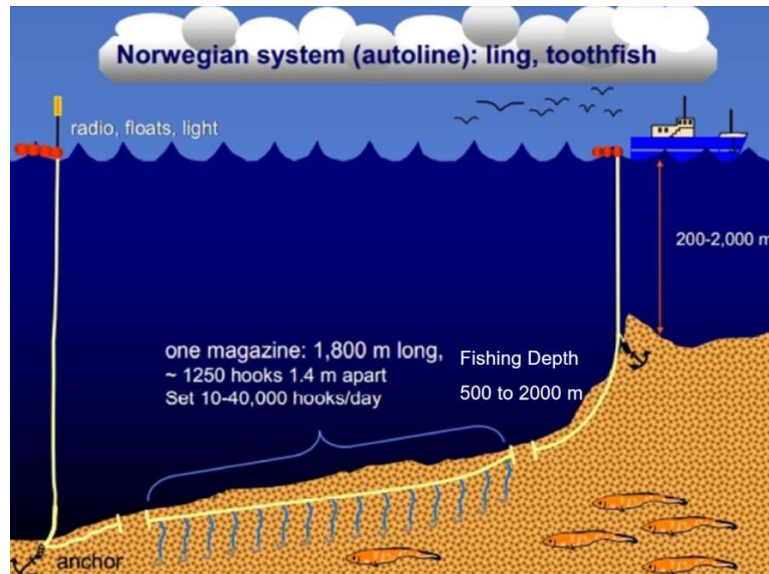


Figure 7. Configuration typique des palangres démersales utilisées par les pêcheries françaises à la légine australe (système automatique norvégien).

2.3.4 Déprédation par les odontocètes – État des lieux

2.3.4.1 Suivi de la déprédation par les odontocètes

Au cours des opérations de virage, les contrôleurs de pêche surveillent les interactions de type déprédation des cachalots et/ou des orques avec les pêcheries par trois indices de surface visuels:

- « **Interaction** »: la déprédation des odontocètes sur le matériel de pêche est **confirmée** par la présence d'individus dans un rayon de 500 m du navire et répétant de longues plongées (> 15 min) ou portant des morceaux de poissons dans leur bouche, et autour desquels peuvent également être observées la présence d'oiseaux marins à la surface de l'eau, ou de nappes d'huile de poisson visibles à la surface ;

- « **Absence** »: un effort d'observation a été fourni et aucun odontocète n'a été vu depuis le navire ou si certains ont été observés, ils étaient en transit sans aucun indice de déprédation ;

- « **Incertain** »: l'effort d'observation n'a pas été fourni ou a été impossible en raison de mauvaises conditions météorologiques, de mer ou de visibilité.

Lors des interactions constatées, le nombre minimal et maximal d'individus présents autour du navire a été estimé, soutenu par des photographies prises selon un protocole de photo-identification rigoureux (voir *Whale depredation Data collection guidelines* de Gasco et al. (2016) pour plus de détails). Ce travail de collecte de photographies et d'identification a permis la production de catalogues de photo-identification des cachalots (Labadie et al., 2015)

et de deux espèces sympatriques d'orques: les orques de Crozet (Tixier et al., 2014a) et les orques de type D (Tixier et al., 2014b). Il a également permis d'effectuer des études sur le réseau social des orques, les paramètres démographiques des orques et cachalots (Tixier et al., 2015a, 2016, 2017 ; Labadie et al., 2018) et leur comportement (voir Chapitre 6 pour plus de détails).

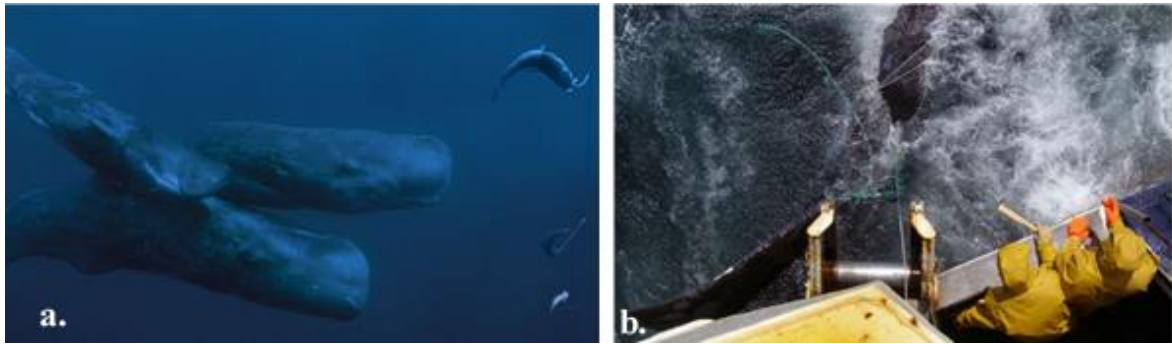


Figure 8. a. Comportement de déprédation des cachalots sur les palangres à la légine australe, et b. le risque de capture accidentelle dans les palangres (© Saint Thomas Productions, © TAAF).



Figure 9. Techniques de chasse des orques en utilisant a. l'échouage volontaire sur les plages (© Sylvain Cordier) ou b. c. d. la déprédation sur les palangres à la légine australe (© Paul Tixier, © Saint Thomas Productions, © A. Dervaux).

2.3.4.2 Fréquences d'interaction de type déprédation et taux de capture déprédaturée par les odontocètes

La fréquence d'interaction de type déprédation est établie par la proportion de jours de pêche effectués au cours d'une année où au moins une palangre a été relevée avec déprédation par les odontocètes (« Interaction »). Étant donné les différences de fréquences à la fois spatiales et temporelles des interactions entre les navires et les odontocètes, celles-ci ont été calculées annuellement, soit pour chaque navire soit pour chaque flottille (Tixier et al. 2019b).

Des effets sont notés sur les captures lorsqu'une déprédation survient. Les taux de capture déprédaturée sont définis par le rapport entre la biomasse déprédaturée (B_{perdue}) et la biomasse totale capturée ($B_{perdue} + B_{remontée_à_bord}$), où $B_{remontée_à_bord}$ est la quantité de légines déclarée par les contrôleurs de pêche. B_{perdue} est calculée en utilisant la différence de rendements de pêche entre les palangres virées en absence de déprédation (« Absence ») et celles virées en présence de déprédation (« Interaction »). Ce calcul est effectué en tenant en compte de la variabilité spatiale des rendements de pêche (voir Gasco et al. (2015) et Tixier (2012) pour plus de détails sur la méthode de calcul du taux de capture déprédaturée).

Les cachalots interagissent avec les pêcheries de légines, durant 67 % et 66 % des jours de pêche à Kerguelen et Crozet ; alors que pour les orques, elles durent respectivement pour ces deux zones 1 % et 37 % des jours (Tixier et al., 2019b). C'est pourquoi dans la thèse, le cachalot est considéré comme la seule espèce déprédatrice pour la ZEE de Kerguelen (Fig. 10). En combinant les deux ZEEs, les taux de déprédation des odontocètes sont, respectivement, de 30 % et 9 % de la capture totale de légines ce qui recouvre, par exemple, 28 % des 90 orques de la ZEE de Crozet et 5 % de ceux des 110 cachalots de la ZEE de Kerguelen (Gasco et al., 2015 ; Tixier et al., 2020). Ces auteurs ont aussi montré que la déprédation par les orques est nettement plus importante que celle des cachalots en terme de pertes de légines. Il a été alors supposé dans la thèse que les capitaines seraient plus réactifs à la présence des orques lorsque les deux espèces étaient présentes simultanément sur la même palangre.

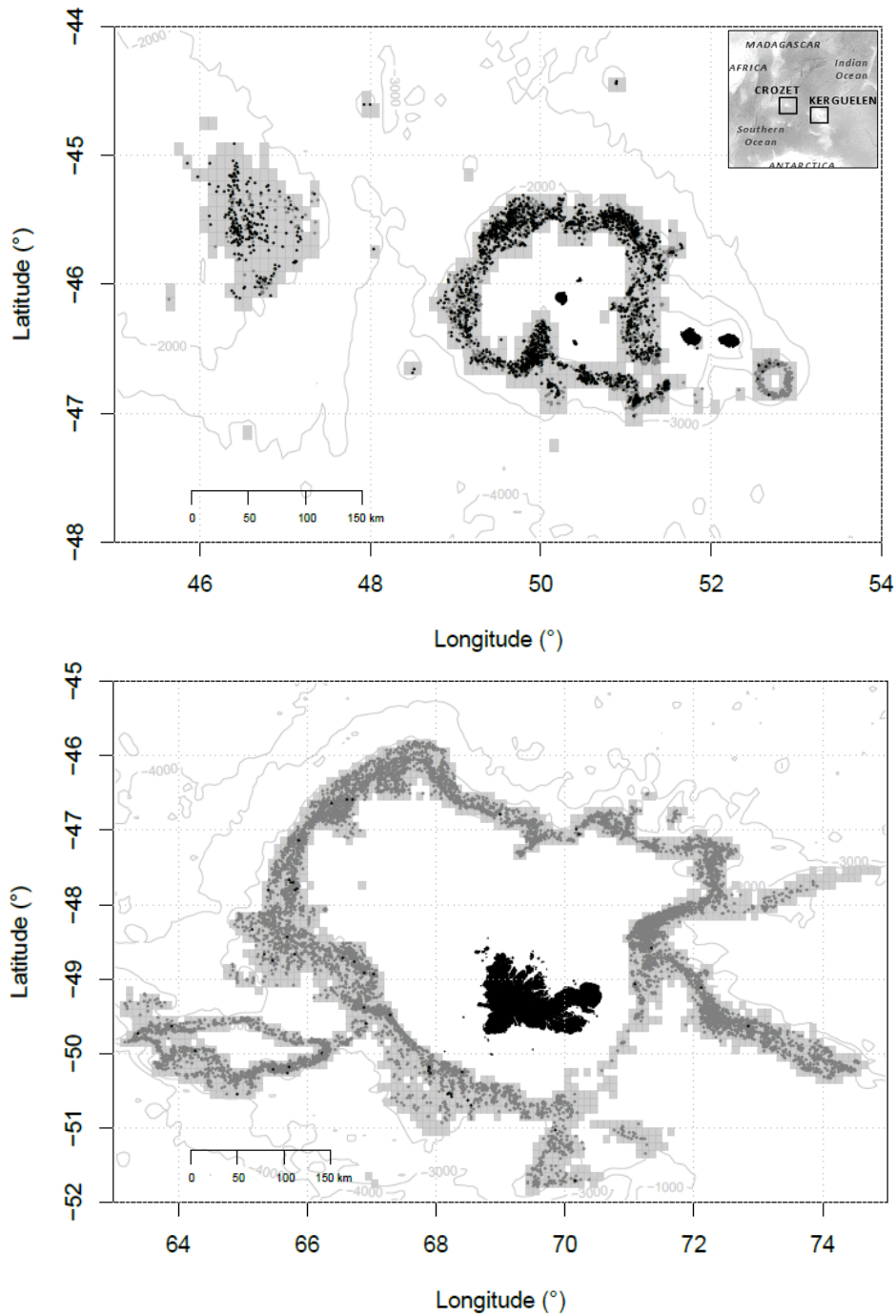


Figure 10. Distribution spatiale des palangres virées en présence de cachalots en tant que seule espèce déprédatrice (points gris) et d'orques déprédatrices quelle que soit la présence ou non de cachalots (points noirs) et des zones de pêche (pixels de $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ dans lesquels au moins une palangre a été virée sur la période 2003 – 2017 – pixels gris clair) au sein des ZEEs de Crozet (au-dessus) et de Kerguelen (en-dessous).

3. Organisation de la thèse

3.1. Projet ANR – OrcaDepred

La thèse s'intègre au cœur du projet ANR – OrcaDepred. Ce projet a pour objectif la compréhension de l'écologie et du comportement des espèces déprédatrices afin de proposer des solutions opérationnelles et/ou technologiques aux compagnies de pêche. Il s'insère dans la continuité d'études initiées à partir de 2005, avec les premières études d'estimation de la biomasse de légines prélevées par les orques et les cachalots sur les pêcheries françaises à la palangre démersale dans les ZEEs de Crozet et Kerguelen et de photo-identification de la population d'orques de Crozet (Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010; Guinet et al., 2015).

Le projet OrcaDepred a obtenu un soutien financier de l'ANR (Agence Nationale de la Recherche) en 2017 ce qui a permis de renforcer certaines collaborations et d'en mettre en place de nouvelles avec des partenaires:

- Scientifiques: CEBC-UMR 7372 ULR CNRS ; ENSTA-Bretagne-Lab-Stic ; MNHN-UMR BOREA, INRA-BIOSP, UBO-AMURE, IFREMER, GeorgiaTech-UMI 2958 GT-CNRS et IRD-MARBEC ;
- Financiers: ANR, Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture (DPMA), Fondation d'Entreprises des Mers Australes, Syndicat des Armements Réunionnais de Palangriers Congélateurs (SARPC), Réserve Naturelle des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), Administration des TAAF ;
- Industriel: SATIM.

Le projet est réalisé également en étroite collaboration avec les pêcheurs, via des réunions annuelles avec les capitaines, armateurs des compagnies de pêche et responsables du SARPC sans lesquels la mise en œuvre du programme prévu dans le projet ne serait tout simplement pas possible. Les armateurs membres du SARPC sont au nombre de six avec un total de sept navires autorisés à pêcher: ARMAS PÊCHE (Mascareignes III), CAP BOURBON (Cap Kersaint), COMATA-SCAPÊCHE (Île de la Réunion II), LES ARMEMENTS RÉUNIONNAIS (Île Bourbon), PÊCHE AVENIR (Saint-André) et SAPMER (Albius & Cap Horn).

Depuis 2017, le projet OrcaDepred porte également à la déprédation par les fausses orques (*Pseudorca crassidens*), les globicéphales tropicaux (*Globicephala macrorhynchus*) et certaines espèces de requins pélagiques sur les pêcheries à la palangre pélagique ciblant le thon (*Thunnus spp.*) et l'espadon (*Xiphias gladius*) aux larges de l'Île de La Réunion. La déprédation par les orques sur d'autres pêcheries à la palangre démersale ciblant le rouffe antarctique (*Hyperoglyphe antarctica*) autour des Îles Saint-Paul et Amsterdam est également

étudiée. Une collaboration a aussi été établie avec un groupe de chercheurs australiens ayant des objectifs similaires aux nôtres, mais sur des pêcheries différentes. Cette équipe, menée par les Drs. Arnould et Tixier œuvrent à développer des solutions globales aux interactions entre les pêcheries et les mammifères marins sur les pêcheries à la palangre démersale ciblant soit la légine dans d'autres régions (Îles Heard et McDonald, partie méridionale du Chili, Malouines, Géorgie du Sud, Île-du-Prince-Edouard et l'Île-de-Marion) ou le rouffe antarctique dans la région sud-est de l'Australie.

Le projet OrcaDepred comporte quatre thèmes de recherche dont les objectifs sont les suivants (Fig. 11) :

- Thème 1: Compréhension du comportement de quête alimentaire naturel et d'interaction avec les pêcheries notamment lorsque les palangres sont encore en pêche dans le cas des palangres démersales, et identification des espèces déprédatrices dans le cas des palangres pélagiques. Une combinaison de plusieurs moyens est utilisée: données de pêche PECHEKER et de photo-identification des prédateurs, suivi des mouvements des animaux (trajectoires et profils de plongée) via une nouvelle génération de balises GPS déployées sur les animaux, un suivi acoustique passif à l'aide d'hydrophones déployés à proximité des palangres et/ou des navires de pêche, des accéléromètres déployés sur la palangre afin d'évaluer les moments où le poisson est capturé puis déprédé.
- Thème 2: Évaluation des conséquences socio-bio-économiques de la déprédation afin de garantir la durabilité des pêcheries concernées par la déprédation en l'intégrant dans les modélisations de stocks de la ressource et d'attribution des quotas de pêche annuels. Modélisation écosystémique en se basant sur les liens trophiques entre les différentes composantes de l'écosystème afin d'évaluer les conséquences écologiques à la fois de la pêche et de la déprédation sur l'écosystème.
- Thème 3: Compréhension du comportement de pêche des capitaines/du comportement acoustique des navires de pêche pouvant expliquer les variations inter-capitaine/inter-navire des fréquences d'interaction avec les odontocètes afin de guider l'industrie dans leurs choix stratégiques (informations et conseils aux capitaines et/ou modifications technologiques des navires).
- Thème 4: Mise en œuvre d'une approche technologique visant à supprimer la déprédation. En partenariat avec l'industrie des pêches et les capitaines, tester de nouveaux dispositifs expérimentaux déployés sur les palangres servant à la fois à

protéger les poissons ciblés, à éliminer la déprédation sans que cela soit nuisible pour les prédateurs et à réduire les prises-accessoires telles que les raies sur les hameçons.

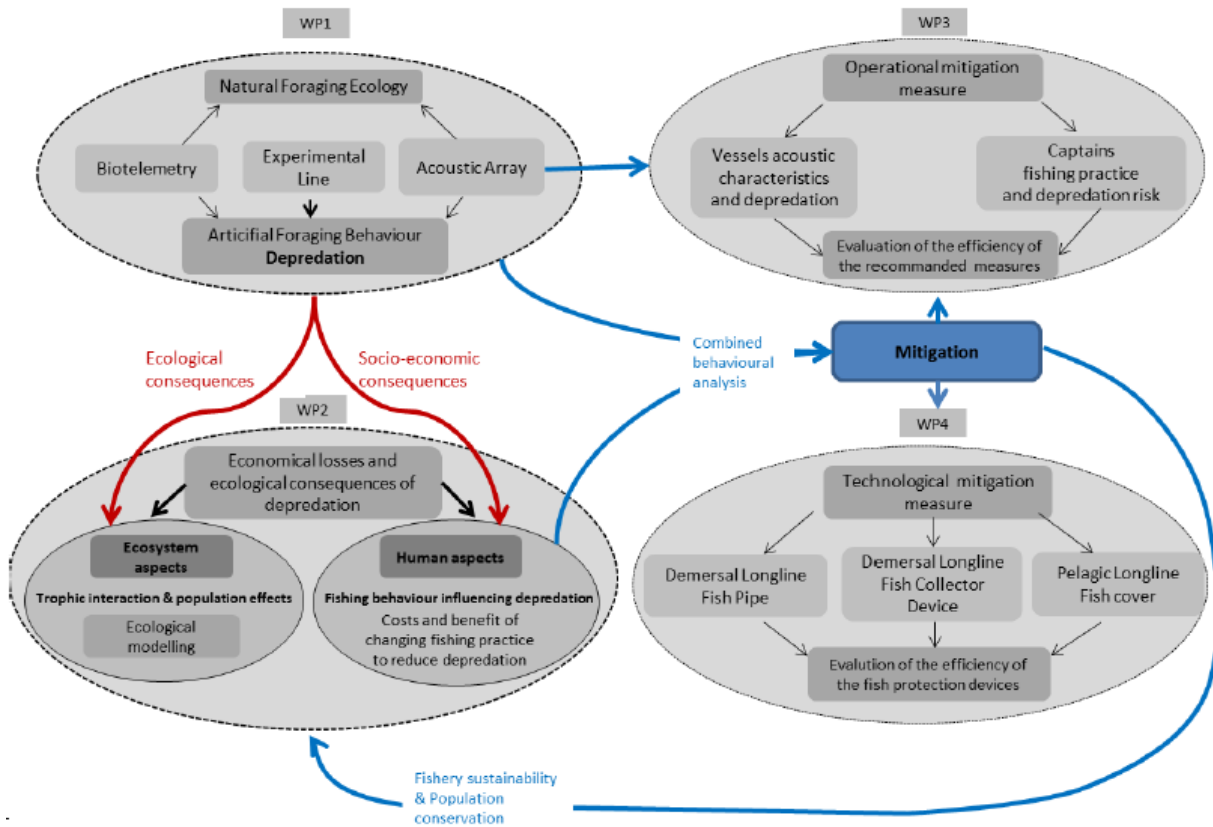


Figure 11. Structure schématique du projet OrcaDepred et les liens entre les différents thèmes de recherche (© Christophe Guinet).

3.2. Objectifs

L'objectif principal de la thèse est d'identifier les facteurs spatio-temporels et opérationnels susceptibles d'influencer les niveaux d'interactions de type déprédation par les odontocètes dans les pêcheries palangrières des ZEEs de Crozet et Kerguelen. Par un examen détaillé des comportements et des processus décisionnels, à la fois des pêcheurs et des odontocètes impliqués dans la déprédation, cette thèse vise à fournir des connaissances supplémentaires nécessaires à la mise en place de mesures permettant de minimiser les impacts socio-économiques et écologiques de la compétition.

Le travail faisant l'objet de cette thèse a été orienté de manière à répondre partiellement aux objectifs des thèmes 1, 2 et 3 du projet OrcaDepred (voir sous-section 3.1). Une participation à des réunions de conception des nouveaux prototypes avec SATIM suite aux

premiers essais effectués pendant la mission terrain a également contribué au thème 4 de OrcaDepred.

La thèse s'est articulée autour de deux grands thèmes :

1. La compréhension du comportement des capitaines et de leurs processus décisionnels lors des interactions entre la ressource ciblée et les odontocètes à deux échelles spatio-temporelles que sont la campagne de pêche (Chapitre 3) et la session de virage (Chapitre 4).
2. La compréhension du comportement d'interaction des odontocètes relativement à la ressource pêchée et ce, à l'échelle de la palangre (Chapitre 5) et celle de l'animal (Chapitre 6). De nouvelles perspectives sont également présentées, notamment en ce qui concerne la gestion des pêcheries et de la ressource, le comportement des capitaines et des odontocètes et les solutions afin d'atténuer ces interactions (Chapitre 7).

3.3. Mission terrain

J'ai pu effectuer une mission de terrain afin de pouvoir vivre le quotidien des pêcheurs dans les conditions réelles de la pêche et d'interagir avec les différents acteurs liés à cette mission, c'est-à-dire les capitaines, les équipages, les responsables des compagnies et syndicats de pêche, les contrôleurs de pêche, les responsables d'unité des TAAF et les gestionnaires de la ressource travaillant au MNHN de Paris. Cette interaction enrichissante a permis d'obtenir une vue d'ensemble assez complète de la diversité des perceptions et points de vue sur la question des interactions de type déprédation par les odontocètes. La mission terrain s'est déroulée au cours de la seconde année de thèse en compagnie du Dr Gaëtan Richard, un ancien doctorant du projet OrcaDepred, à bord de trois palangriers différents:

- Mascareignes III (SAPMER), du 8 décembre 2016 au 30 janvier 2017 (53 jours) dans la ZEE de Kerguelen,
- Île de La Réunion I (COMATA), du 3 février 2017 au 3 mars 2017 (28 jours) dans la ZEE de Crozet et
- Albius (SAPMER), du 3 mars 2017 au 14 mars 2017 (11 jours) dans la ZEE de Crozet.

Différents travaux et manipulations expérimentales pour la thèse et le projet OrcaDepred ont pu être effectués:

- Enquête socio-économique préliminaire auprès des capitaines (voir Annexe 13 pour plus de détails) afin d'intégrer cet aspect dans l'étude des interactions avec les odontocètes (voir Chapitres 3 et 4 et Annexes 3,4 et 5 pour plus de détails) ;
- Travail de photo-identification intense et rigoureux des odontocètes et collecte de données d'observations comportementales, en particulier des cachalots (voir Chapitre 6 pour plus de détails) ;
- Assistance lors des premières manipulations expérimentales dans le cadre de la première mission terrain de la thèse de Dr Gaëtan Richard (Richard, 2019) qui visait à déployer et à récupérer des accéléromètres sur les palangres (Richard et al., 2019, Annexe 8 pour plus de détails) ;
- Prélèvement de biopsies sur les cachalots et les orques dans le cadre du projet OrcaDepred ;
- Premiers tests des dispositifs expérimentaux multifonctions fixés aux palangres. Bien que peu concluants, ces tests ont permis d'apporter des suggestions d'amélioration au partenaire industriel (SATIM) pour les prochains prototypes en tenant en compte des contraintes techniques liées aux opérations de filage et de virage des palangres ;
- Collecte de données d'observation et de comportement des oiseaux marins dans le cadre de la thèse du Dr Julien Collet (hors OrcaDepred) qui a étudié l'influence du comportement d'interaction de type déprédation des odontocètes sur l'attractivité des bateaux de pêche pour les oiseaux marins (Collet et al., 2018, Annexe 10 pour plus de détails).

CHAPITRE 3 : Optimisation du comportement de pêche et « effet capitaine » dans un contexte de déprédation à l'échelle de la campagne de pêche



PUBLICATION ASSOCIÉE AU CHAPITRE :

Janc, A., C. Guinet, D. Pinaud, G. Richard, P. Monestiez, P. Tixier. Fishing behaviours and the skipper effect in decision-making processes when facing depredation by marine predators. Soumis dans *Fisheries Management and Ecology* (Annexes 3 et 4).

1. Introduction et objectifs

Les efforts de recherche visant à atténuer la déprédation ont principalement porté sur les corrélations directes entre des pratiques de pêche spécifiques et la fréquence des interactions de type déprédation (Tixier et al. (2015c) pour les orques de Crozet et Janc et al. (2018) pour les cachalots de Crozet et de Kerguelen, voir Chapitre 5 et Annexes 1 et 2 pour plus de détails). Par exemple, le choix de certaines zones de pêche ou de certaines périodes afin de limiter les risques d'interactions tout en limitant les distances supplémentaires à parcourir ont déjà été faits par diverses pêcheries (Janc et al., 2018; Straley et al., 2014, 2015; Tixier et al., 2019b; Tixier, 2012; Tixier et al., 2015c, 2016). Ce comportement peut aider les capitaines à réduire les interactions de type déprédation et à maintenir un succès de pêche suffisant (Dorn, 2001). Cependant, les approches globales évaluant les coûts et les bénéfices de la mise en œuvre des comportements adoptés sont inexistantes à l'heure actuelle. En effet, ce type de comportement génère des coûts socio-économiques supplémentaires principalement en raison de l'augmentation de la distance parcourue, de la consommation de carburant, du temps de non-pêche et de la durée globale de la campagne de pêche (Guinet et al., 2015; Peterson et al., 2014). L'évaluation du rapport entre ces coûts indirects et les bénéfices tirés de la prévention de la déprédation est donc essentielle pour identifier des solutions d'atténuation à la fois économiquement durables pour les pêcheries et écologiquement durables pour la ressource et les prédateurs marins. Mais, une telle évaluation a souvent été entravée par le manque de données sur les opérations de pêche ou encore les interactions avec les prédateurs marins.

À cet égard, les pêcheries à la palangre démersale ciblant la légine australe et qui opèrent dans les ZEEs des Îles de Crozet et de Kerguelen font exception. Depuis 2003, les contrôleurs enregistrent les événements d'interactions de type déprédation. Les données de pêche montrent que de multiples facteurs spatio-temporels et opérationnels (utilisation du matériel de pêche) réduisent d'une part la probabilité de ces interactions et d'autre part la quantité de légines déprédées par les prédateurs marins (Janc et al., 2018; Richard et al., 2017; Richard, 2019; Tixier et al., 2019b, 2015c). Toutefois, la manière dont ces facteurs sont intégrés par les capitaines lors de la pêche, et les coûts supplémentaires pouvant en découler n'a pas encore été examinée. Plus important encore, peu d'études ont exploré dans quelles mesures ces comportements pour minimiser les interactions et maximiser le succès de pêche affectent les coûts/bénéfices, et dans quelles proportions le niveau d'expérience et les perceptions du capitaine ont une incidence sur les niveaux d'interaction subits.

En utilisant le jeu de données de pêche à long-terme, complet et unique des pêcheries à la légine australe autour des Îles de Crozet et de Kerguelen (base de données Kerpêche), ce

chapitre examine comment différents comportements de pêche mis en œuvre dans un contexte d'interactions de type déprédation avec les orques et les cachalots et l'expérience et perception des capitaines affectent les rendements de pêche. Plus spécifiquement, à l'aide d'un large éventail de descripteurs spatio-temporels et opérationnels à l'échelle de la campagne de pêche, cette étude vise à :

- (i) Identifier et décrire les types de comportement de pêche mis en oeuvre par les capitaines à l'échelle de la campagne de pêche;
- (ii) Évaluer les effets de ces comportements sur le succès de pêche en tant que « bénéfice » et la fréquence des interactions de type déprédation avec les odontocètes en tant que « coût »;
- (iii) Explorer l'effet de l'expérience et la perception des capitaines sur les comportements de pêche.

2. Matériel et méthodes

2.1. Collecte de données de pêche

Voir la sous-section 2.3.3 du Chapitre 2 pour plus de détails.

L'étude a été effectuée sur les données de pêche récoltées du 7 septembre 2003 au 15 juillet 2017 dans les ZEEs de Crozet et Kerguelen (Base de données Kerpêche MNHN ; Fig. 10).

Les quotas de capture et les politiques de gestion sont établis de manière indépendante pour chacune des deux ZEEs étudiées. Par conséquent, les campagnes de pêche ont été subdivisées en fonction de la ZEE correspondante, soit Kerguelen ou Crozet. Les campagnes de pêche où plus de 20 % des interactions étaient incertaines ont été retirées (N = 132 sur 477 campagnes). La fréquence d'interactions des pêcheries avec les orques étant négligeable à Kerguelen (< 0,5 % des palangres, Gasco, 2013; Tixier et al., 2019b), le cachalot a donc été considéré comme la seule espèce déprédatrice dans cette zone. La déviation autour de la moyenne est représentée par l'écart-type (SD).

2.2. Sélection des descripteurs des campagnes de pêche

Chaque campagne de pêche est caractérisée par un ensemble de 16 descripteurs continus temporels, spatiaux et opérationnels qui ont été sélectionnés comme pouvant affecter le succès de la pêche et/ou les interactions avec les odontocètes sur la base d'études antérieures (Janc et al., 2018; Richard, 2019; Tixier et al., 2019b, 2015c) (Tableau 1).

Trois descripteurs ont été sélectionnés pour étudier la gestion du temps par les capitaines pendant une campagne de pêche dans une ZEE donnée, soit le temps passé (1) à filer (mise à l'eau) des palangres (*Prop.set.time*), (2) à les virer (remontée à bord ; *Prop.haul.time*), ou (3) à se déplacer entre deux opérations de pêche successives (*Prop.travel.time*). Ces descripteurs ont été calculés sous forme de proportions relatives à la durée totale de la campagne de pêche à partir des dates et heures de début et fin de filage ou virage de palangres. La proportion de temps alloué aux opérations de pêche relativement aux déplacements a été calculée à partir des valeurs cumulées sur l'ensemble de la campagne de pêche.

Huit descripteurs ont été sélectionnés pour examiner l'utilisation des zones de pêche d'une ZEE durant une campagne de pêche, ou plus précisément lors du filage et du virage selon que les capitaines tentent de maximiser l'exploitation de la ressource ou d'éviter les interactions. Deux descripteurs de l'étendue spatiale et de la densité de l'effort de pêche (*Spatial.extent* et *Density.FE*, respectivement) ont été calculés en utilisant les coordonnées GPS des extrémités des palangres et en divisant la ZEE de pêche en cellules de 35 km x 35 km de côté. Le choix de cette taille de cellule correspond à la distance en-deçà de laquelle les sessions de fin de virage et début de filage sont exécutées par les capitaines pour se maintenir dans une zone optimale de pêche (voir Richard et al., 2017 pour plus de détails sur la définition de rester ou quitter une zone optimale de pêche). *Spatial.extent* représente le nombre moyen de cellules de 35 km x 35 km dans lesquelles au moins une palangre était filée par jour de la campagne de pêche et *Density.FE* est le nombre moyen d'hameçons filés et virés par cellule de 35 km x 35 km pour chaque campagne de pêche. Les mouvements des navires de pêche ont ensuite été examinés à une échelle plus fine à l'aide de cinq descripteurs utilisant les coordonnées GPS des extrémités des palangres lors des opérations successives de pêche. En supposant que les navires se déplacent en ligne droite entre chaque opération, la distance globale parcourue durant une campagne de pêche (*Travel.distance.per.day*) a été calculée sur l'ensemble des opérations de pêche comme la moyenne des distances cumulées par jour de campagne de pêche. Les distances réellement parcourues au sein des sessions de filage (*Inter.set.distance*, A_i) ou au sein des sessions de virage (*Inter.haul.distance*, B_i) ont été respectivement calculées comme les distances moyennes par campagne de pêche entre les palangres successivement mises à l'eau ou successivement remontées à bord. Pour chaque campagne de pêche, la distance moyenne parcourue entre la fin d'une phase de filage et le début d'une phase de virage (*Set.haul.distance*) ainsi que celle correspondant entre la fin d'une phase de virage et le début d'une nouvelle phase de filage (*Haul.set.distance*) ont été calculées. Enfin, un descripteur évaluant la variation des mouvements de navires entre les phases de prospection et

les phases d'exploitation (*Ratio.hauling.setting*) a été calculé comme le ratio entre les distances cumulées et parcourues entre les palangres successivement virées ($\sum_{i=1}^S B_i$) et les distances cumulées et parcourues entre les palangres successivement filées ($\sum_{i=1}^S A_i$) par campagne de pêche. Ce ratio permet d'évaluer l'écart à l'optimalité, il varie entre 1 (situation où les décisions de déplacement du capitaine au sein des sessions de virage sont les mêmes que celles au sein des sessions de filage et donc optimales) et > 1 (le capitaine n'a pas pris les décisions de déplacement au sein des sessions de virage les plus optimales, et plus le ratio est important, plus les décisions du capitaine s'écartent de l'optimalité effectuée lors des sessions de filage).

Enfin, cinq descripteurs opérationnels ont été sélectionnés pour décrire la manière dont les capitaines ont utilisé leur équipement de pêche au sein de leurs campagnes de pêche. Ces descripteurs ont été montrés comme facteurs influençant la fréquence des interactions avec les odontocètes (Janc et al., 2018; Tixier et al., 2015c). Quatre d'entre eux sont les valeurs moyennes par campagne de pêche de la longueur des palangres (*Length.longline*), de la profondeur de pêche (*Depth*), du temps de pêche (*Soaking.time*) et de la vitesse de virage (*Hauling.speed*), et le cinquième est le nombre de palangres mises à l'eau par jour au cours de la campagne (*Nb.longlines.per.day*).

2.3. Identification et description des types de comportement de pêche

Pour explorer les différents comportements de pêche, une analyse en composantes principales (ACP) a été appliquée aux 16 descripteurs en tant que variables continues et standardisées. L'ACP est une méthode pertinente lorsque le nombre d'observations est faible (Lewy and Vinther, 1994). L'ACP fournit une représentation géométrique de la structure du jeu de données avec l'emplacement des observations (c'est-à-dire des campagnes de pêche) et des variables (c'est-à-dire des descripteurs des campagnes de pêche) dans l'espace des composantes principales (Pelletier and Ferraris, 2000). Cette méthode permet de synthétiser les relations entre plusieurs variables continues qui sont souvent corrélées entre elles en un certain nombre réduit de composantes principales (Deporte et al., 2012; Jolliffe and Ziliak, 2008; Lê et al., 2008). La similitude des comportements de pêche entre campagnes de pêche a été supposée être bien capturée dans un espace de composantes formé par les premiers axes principaux (Palmer et al., 2009). La contribution de chaque axe à la variance totale a été cumulée et les premiers axes expliquant, de façon cumulée, au moins 60 % de la variance totale ont été conservés et, ensuite interprétés.

Afin de classer les types de comportement de pêche utilisés par les capitaines, une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été réalisée sur les scores dérivés des composantes principales retenues à l'issue de l'ACP. Les dendrogrammes sont des structures arborescentes où les campagnes présentant des similitudes de comportement de pêche se retrouvent à proximité. La distance euclidienne et la méthode de la variance minimale de Ward ont été utilisées comme mesures de similarité afin de définir le nombre de groupes représentant le mieux la structure de la base de données (Johnson and Wichern, 2002; Pelletier and Ferraris, 2000; Ward, 1963). Le nombre de groupes a été choisi en fonction de la rupture de l'inertie cumulée enregistrée par chaque groupe et aussi pour permettre à d'autres groupes d'émerger jusqu'à ce que le plus petit groupe représente moins de 10 % du nombre total de campagnes de pêche. Les groupes résultants (c'est-à-dire les types de comportement de pêche) conservent donc la variabilité originale observée entre les campagnes, mais permet de traiter chaque groupe comme des entités similaires (Alemany and Álvarez, 2003; Rodríguez, 2003; Tzanatos et al., 2006). Ces groupes peuvent ensuite être projetés sur les ACPs afin de faciliter leur interprétation (Pelletier and Ferraris, 2000).

Les ACPs et CAHs ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2015). La fonction *PCA* dans le package *FactoMineR* (Lê et al., 2008) et la fonction *fviz_pca_biplot* dans le package *factoextra* (Kassambara and Mundt, 2016) ont été utilisées pour les ACPs. La fonction *dist* avec la méthode « *euclidian* » et la fonction *hclust* avec la méthode « *ward.D2* » dans le package de R *stats* (R Core Team, 2015), ainsi que la fonction *as.dendrogram* dans le package *dendextend* (Galili, 2015) ont été utilisées pour les CAHs. Les valeurs moyennes des descripteurs des campagnes ont été calculées pour chaque type de comportement de pêche identifié. Elles ont été ensuite comparées avec la moyenne de l'ensemble de toutes les campagnes de pêche en utilisant des t-tests de Student afin de décrire les différents types de comportement de pêche.

2.4. Lien entre le type de comportement de pêche et le succès de pêche, les interactions et « l'effet capitaine »

L'influence de l'expérience du capitaine sur son comportement de pêche, l'effet de ce comportement sur le succès de pêche ainsi que la fréquence des interactions ont été examinés pour chaque comportement de pêche. Le succès de pêche se définit comme la biomasse de légines capturées par jour durant une campagne de pêche donnée (*Biomass.per.day*, variable continue et exprimée en tonnes/jour). La fréquence des interactions de type déprédation représente la proportion des jours de pêche d'une campagne où au moins une palangre a été

virée avec déprédation par les cachalots (*Prop.days.sw.only*) ou les orques (quelle que soit la présence des cachalots) (*Prop.days.kw*). Le niveau d'expérience du capitaine lors de chaque campagne de pêche (*Experience*) a été établi par son nombre de campagnes réalisées dans une ZEE donnée. Afin d'avoir toujours au moins 3 capitaines différents pour chaque niveau d'expérience pour cette étude, les campagnes dont le capitaine avait une expérience supérieure à 26 campagnes à Kerguelen ou à 20 campagnes à Crozet ont été supprimées (N = 51 campagnes).

Les changements temporels dans la diversité des pratiques de pêche avec l'expérience des capitaines ont été mesurés avec l'indice de diversité de Shannon (H) et l'indice d'équitabilité de Pielou (J), définis comme suivants:

$$H = - \sum_{i=1}^S \rho_i \cdot \log_2(\rho_i)$$

$$J = H/H_{max}$$

où i représente le type de comportement de pêche, S le nombre total de types de comportement de pêche et ρ_i l'abondance proportionnelle du type de comportement de pêche, définie comme suit:

$$\rho_i = \eta_i / N$$

où η_i le nombre de campagnes de pêche où le type de comportement de pêche i a été observé, et N le nombre total de campagnes. L'indice de diversité de Shannon varie de 0 (lorsque toutes les campagnes appartiennent à un seul type de comportement de pêche ou domine tous les autres types) à $H_{max} = \log_2(S)$ (lorsque toutes les campagnes sont uniformément réparties entre les différents types de comportement de pêche) (Frontier, 1985, 1983; Legendre, 1984; Odum, 1969). L'indice d'équitabilité de Pielou mesure la répartition des campagnes dans les différents types de comportement de pêche et varie de 0 (domination d'un type) à 1 (répartition égale entre les types) (Pielou, 1975, 1969). Une régression linéaire a été utilisée afin d'explorer la relation entre chacun des deux indices (H / J) et l'expérience du capitaine (*Expérience*) en tenant compte (interaction) ou non de la zone de pêche (*EEZ*) à l'aide de la fonction *lm* (Zuur et al., 2009, 2013) du package *stats* du logiciel R (R Core Team, 2015).

L'influence de la perception individuelle des capitaines sur le choix d'un ou de plusieurs comportements de pêche a été examinée en comparant la fréquence d'utilisation des différents type de comportement de pêche entre des capitaines partageant un même niveau d'expérience.

Afin d'évaluer la performance des différents types de comportements de pêche et l'effet de l'expérience sur ces comportements, le succès de pêche (*Biomass.per.day*) et de réduction

des interactions (*Prop.days.sw.only*, *Prop.days.kw*) ont été calculés tels que présentés en début de section 2.4. Ces derniers ont ensuite été comparés avec la moyenne de l'ensemble de toutes les campagnes de pêche en utilisant des t-tests de Student. Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R (R Core Team, 2015).

3. Résultats

3.1. Synthèse des informations

Un total de 230 campagnes de pêche comprenant 31 518 palangres filées et virées a été réalisé au cours de la période septembre 2003 – juillet 2017 (Fig. 10). Les campagnes de pêche étaient significativement plus longues à Kerguelen (48 ± 15 jours ; étendue 15 – 85 jours ; N = 196 campagnes) qu'à Crozet (17 ± 10 jours ; étendue 4 – 41 jours ; N = 149 campagnes) (t-test de Student: $t = 20$, $P < 0.001$). Le succès de pêche à Kerguelen (4.9 ± 1.5 tonnes.jour⁻¹) était aussi significativement plus élevé qu'à Crozet (2.8 ± 2.1 t.jour⁻¹) (t-test de Student: $t = 11$, $P < 0.001$). Une déprédation exclusive par les cachalots a été observée durant $41 \% \pm 21 \%$ et $25 \% \pm 19 \%$ des jours de pêche, respectivement, à Kerguelen et Crozet. Dans $47 \% \pm 22 \%$ des jours de pêche à Crozet, cette déprédation est survenue alors que des orques étaient présentes (avec ou sans cachalots) (Tableau 1).

De grandes variations à la fois dans le succès de pêche et dans la fréquence d'interactions les odontocètes ont été mises en évidence entre les capitaines (Fig. 12 et 13). À Kerguelen, le succès de pêche moyen variait de 3.2 ± 0.2 tonnes.jour⁻¹ (capitaine 12) à 6.1 ± 1.4 tonnes.jour⁻¹ (capitaine 4). Les fréquences d'interaction avec les cachalots, en tant que seule espèce déprédatrice, variaient de $15 \% \pm 21 \%$ (capitaine 23) à $74 \% \pm 22 \%$ (capitaine 16). À Crozet, le succès de pêche moyen variait de 1.3 ± 0.4 tonnes.jour⁻¹ (capitaine 20) à 5.4 ± 3.8 tonnes.jour⁻¹ (capitaine 4). Les fréquences d'interactions variaient de $8 \% \pm 12 \%$ (capitaine 29) à $52 \% \pm 23 \%$ (capitaine 21) dans le cas des cachalots, et de $20 \% \pm 16 \%$ (capitaines 21) à $92 \% \pm 12 \%$ (capitaine 29) pour les orques (seules ou en co-occurrence avec les cachalots).

Tableau 1. Description et résumé statistique des 16 descripteurs de campagnes de pêche, utilisés pour l'identification des comportements de pêche à l'échelle de la campagne, et des descripteurs d'optimalité. Les moyennes et les écarts-types ont été calculés (*i.e.*, campagnes) pour les deux ZEEs étudiées : Kerguelen et Crozet.

		KERGUELEN (N = 196 campagnes)		CROZET (N = 149 campagnes)		
		Unité	Moyenne ± SD	Gamme	Moyenne ± SD	Gamme
Descripteurs temporels	<i>Prop.set.time</i>	%	8.9 ± 1.8	3.1 – 14.1	7.5 ± 1.6	2.1 – 13.5
	<i>Prop.haul.time</i>	%	47.7 ± 7.9	20.2 – 63.0	40.1 ± 10.1	12.3 – 61.4
	<i>Prop.travel.time</i>	%	43.3 ± 9.3	24.7 – 76.6	52.2 ± 11.5	28.0 – 85.5
Descripteurs spatiaux	<i>Spatial.extent</i>	nb de zones/ jour	0.4 ± 0.1	0.1 – 0.9	0.6 ± 0.2	0.1 – 1.5
	<i>Density.FE</i>	nb d'hameçons (x 10 ³)/zone	63 ± 20	25 – 150	37 ± 21	10 – 156
	<i>Travel.distance. per.day</i>	km/jour	76.6 ± 20.8	21.0 – 147.8	110.2 ± 45.2	17.8 – 235.6
	<i>Inter.set.distance</i>	km	5.3 ± 1.8	2.6 – 12.6	7.8 ± 4.2	3.2 – 50.9
	<i>Set.haul.distance</i>	km	18.6 ± 4.9	9.5 – 35.2	29.5 ± 15.7	6.4 – 81.8
	<i>Inter.haul.distance</i>	km	11.0 ± 3.4	4.7 – 22.0	16.7 ± 9.6	3.2 – 50.9
	<i>Haul.set.distance</i>	km	40.2 ± 14.4	9.1 – 90.2	44.5 ± 24.0	5.8 – 182.4
	<i>Ratio.hauling/setting</i>	sans unité	2.2 ± 0.6	1.1 – 4.4	2.3 ± 0.8	0.6 – 6.5
Descripteurs opérationnels	<i>Nb.longlines.per.day</i>	nb de palangres filées/jour	2.6 ± 0.6	0.8 – 4.3	3.0 ± 0.8	0.9 – 5.9
	<i>Length.longline</i>	km	10.4 ± 2.5	5.0 – 17.1	7.6 ± 2.2	3.6 – 17.2
	<i>Depth</i>	m	1188 ± 176	729 – 1802	1119 ± 243	617 – 1702
	<i>Soaking.time</i>	h/palangre	22.9 ± 4.9	14.2 – 50.3	26.0 ± 9.9	10.9 – 53.4
	<i>Hauling.speed</i>	nb d'hameçons/ min	32.0 ± 5.0	18.4 – 45.1	32.3 ± 6.6	17.5 – 51.8
Biomass.per.day	tonnes/jour	4.9 ± 1.5	1.7 – 10.0	2.8 ± 2.1	0.3 – 14.6	
Prop.days.sw.only	%	41 ± 21	0 – 94	25 ± 19	0 – 85	
Prop.days.kw	%	0.4 ± 1	0 – 9	47 ± 22	0 – 100	
Experience	nb de campagnes en mer	10.8 ± 7.1	1 – 26	8.2 ± 5.3	1 – 20	

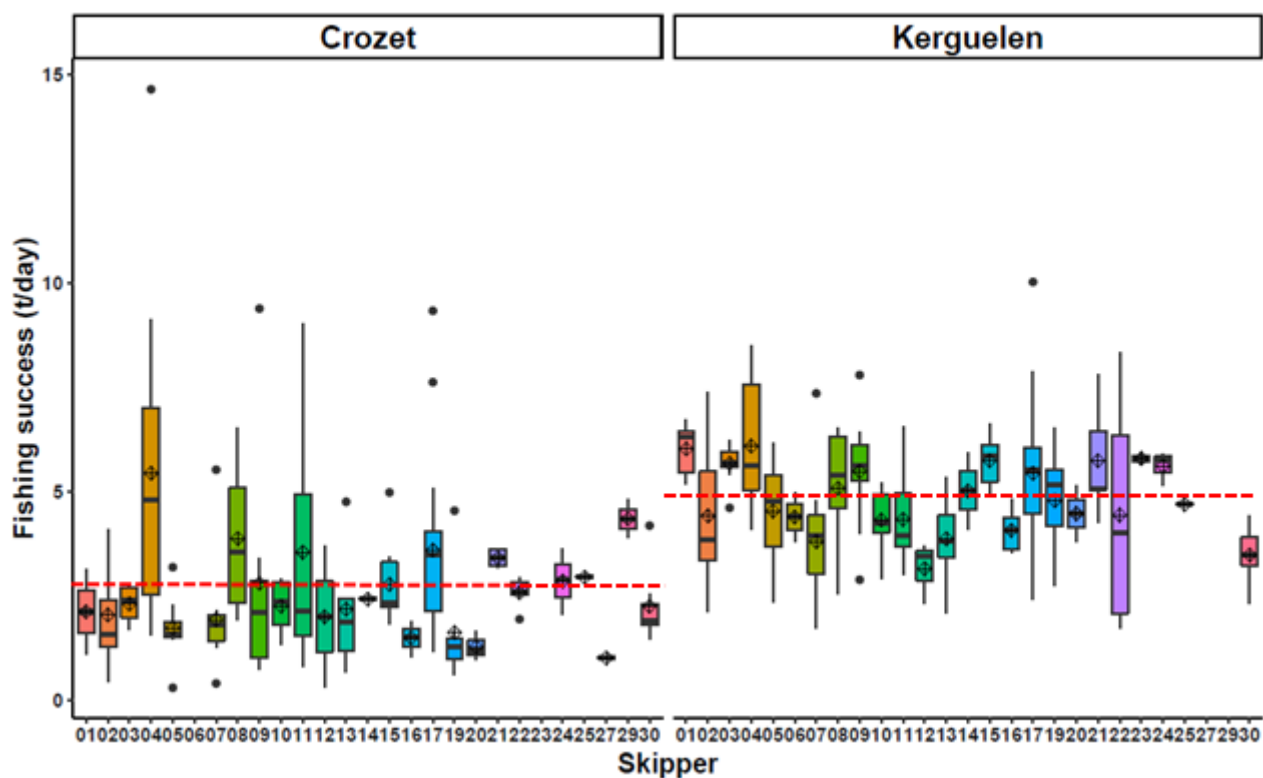


Figure 12. Boxplots du succès de pêche par campagne de pêche pour chacun des capitaines à Kerguelen (N = 196 campagnes) et Crozet (N = 149 campagnes). La valeur moyenne pour l'ensemble des campagnes (lignes en pointillés rouge), les valeurs extrêmes (points noirs) et moyennes pour chaque capitaine (losanges noirs) sont également représentées.

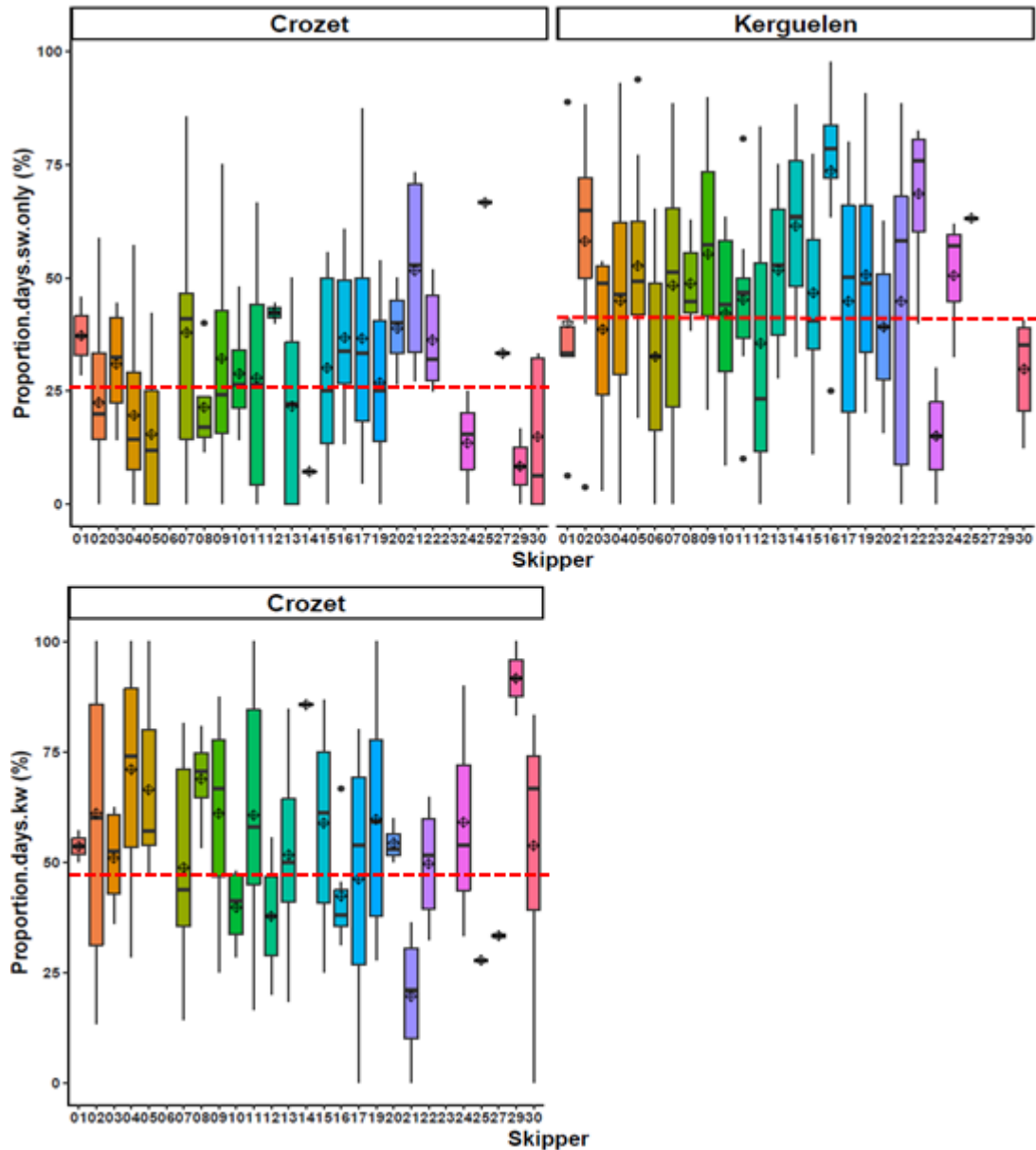


Figure 13. Boxplots de la fréquence des jours où des interactions sont survenue avec les cachalots uniquement (*Prop.days.sw.only*) et avec les orques quelle que soit la présence des cachalots (*Prop.days.kw*) à Kerguelen (N = 196 campagnes) et Crozet (N = 149 campagnes). Les valeurs des moyennes pour l'ensemble des campagnes (lignes en pointillés rouges), les valeurs extrêmes (points noirs) et moyennes pour chaque capitaine (losanges noirs) sont également représentées.

3.2. Identification des types de comportement de pêche

Les 16 descripteurs du comportement de pêche ont pu être résumés en trois composantes principales pour Kerguelen et deux composantes principales pour Crozet, retenant respectivement 63 % et 65 % de la variance totale (Fig. 14).

À Kerguelen, la première composante principale, comptabilisant 27 % de la variance totale, était positivement corrélée avec *Travel.distance.per.day*, *Set.haul.distance*, *Spatial.extent*, *Inter.haul.distance* et *Inter.set.distance* (Tableau 2). Cet axe distingue les campagnes dont l'effort de pêche était spatialement dispersé de celles dont l'effort de pêche était spatialement concentré (Fig. 15a. et 15b.). La deuxième composante principale (22 % de la variance totale) était pour sa part positivement corrélée à *Prop.set.time* et *Prop.haul.time*; et négativement corrélée à *Prop.travel.time* (Tableau 2). Les hautes valeurs sur cet axe sont associées aux campagnes durant lesquelles les capitaines maximisaient les temps de pêche (filage ou virage) et minimisaient le temps de déplacement (Fig. 15a. et 15c.). La troisième composante (14 % de la variance totale) était positivement corrélée à *Length.longline* et négativement corrélée à *Nb.longlines.per.day* (Tableau 2). Elle sépare les campagnes durant lesquelles les capitaines utilisaient moins de palangres mais qui étaient plus longues de celles où les capitaines utilisaient plus de palangres mais plus courtes (Fig. 15b. et 15c.).

À Crozet, la première composante principale, totalisant 40 % de la variance totale, était positivement corrélée avec *Travel.distance.per.day*, *Inter.haul.distance*, *Prop.travel.time* et *Set.haul.distance* ; et négativement corrélée à *Prop.haul.time* (Tableau 2). Les hautes valeurs sur cet axe incluent les campagnes durant lesquelles les capitaines réduisaient le temps de pêche (filage et virage) et augmentaient le temps de déplacement parce que leurs opérations de pêche étaient spatialement dispersées (Fig. 15d.). La deuxième composante principale (15 % de la variance totale) était positivement corrélée à *Depth* et *Length.longline* ; et négativement corrélée à *Nb.longlines.per.day* (Tableau 2). Cet axe sépare les campagnes durant lesquelles les capitaines utilisaient moins de palangres mais plus longues et filées à de plus grandes profondeurs de celles où les capitaines utilisaient plus de palangres mais plus courtes et filées à des profondeurs plus faibles (Fig. 15d.).

L'application d'une classification hiérarchique ascendante sur les scores de ces composantes principales a identifié 6 types de comportements de pêche distincts à Crozet et 7 comportements de pêche à Kerguelen (Fig. 15 et 16).

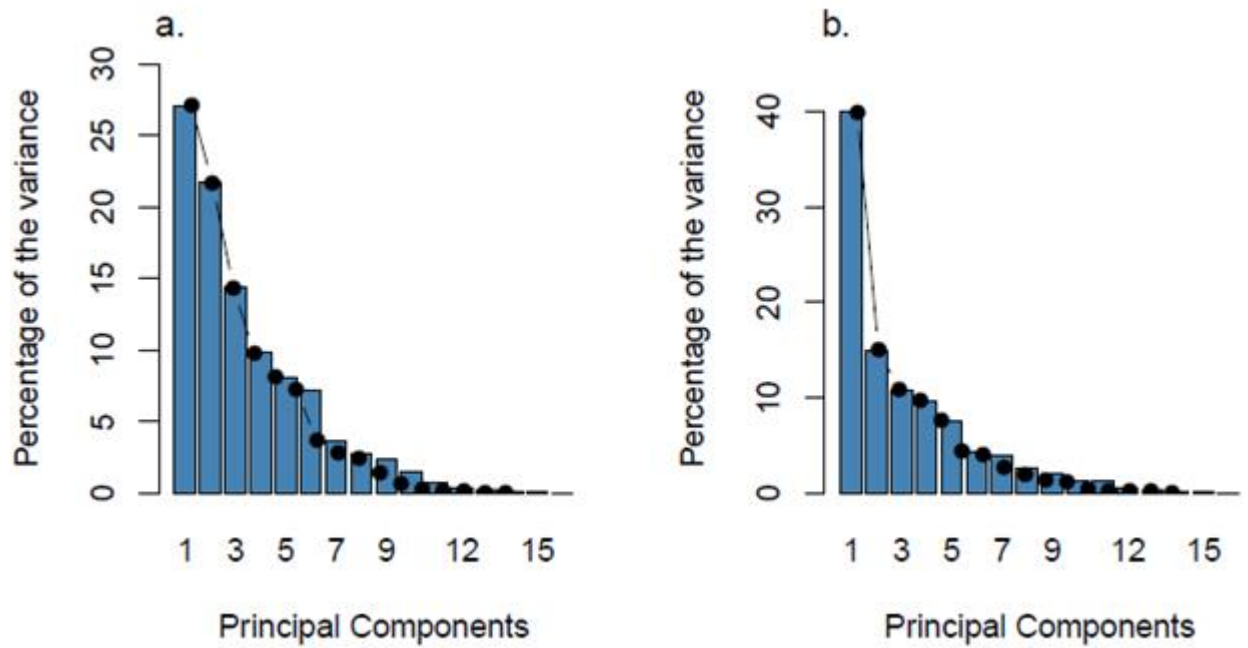


Figure 14. Pourcentage de la variance totale expliquée par chaque composante principale pour a. la ZEE de Kerguelen (N = 196 campagnes) et b. la ZEE de Crozet (N = 149 campagnes). Les trois et deux premières composantes principales ont été, respectivement, retenues pour Kerguelen et Crozet.

Tableau 2. Coefficients de corrélations des relations entre chacun des descripteurs et les composantes principales retenues ($P < 0.05$). La contribution de chaque descripteur pour chacune des composantes principales est spécifiée entre parenthèses. Les contributions les plus importantes sont en gras.

Descripteurs des campagnes de pêche	KERGUELEN (N = 196 campagnes)			CROZET (N = 149 campagnes)	
	PC1 (27 %)	PC2 (22 %)	PC3 (14 %)	PC1 (40 %)	PC2 (15 %)
Descripteurs temporels					
<i>Prop.set.time</i>	ns	0.93 (25 %)	ns	-0.62 (6 %)	ns
<i>Prop.haul.time</i>	-0.31 (2 %)	0.83 (20 %)	-0.30 (4 %)	-0.84 (11 %)	0.26 (3 %)
<i>Prop.travel.time</i>	0.25 (1 %)	-0.89 (23 %)	0.24 (2 %)	0.84 (11 %)	-0.23 (2 %)
Descripteurs spatiaux					
<i>Spatial.extent</i>	0.78 (14 %)	0.18 (1 %)	-0.34 (5 %)	0.57 (5 %)	ns
<i>Density.FE</i>	-0.62 (9 %)	0.37 (4 %)	0.43 (8 %)	-0.59 (6 %)	ns
<i>Travel.distance.per.day</i>	0.88 (18 %)	0.24 (2 %)	-0.23 (2 %)	0.89 (13 %)	ns
<i>Inter.set.distance</i>	0.67 (10 %)	ns	0.29 (4 %)	0.68 (7 %)	0.23 (2 %)
<i>Set.haul.distance</i>	0.84 (16 %)	ns	ns	0.82 (10 %)	0.30 (4 %)
<i>Inter.haul.distance</i>	0.78 (14 %)	0.23 (1 %)	0.34 (5 %)	0.84 (11 %)	0.37 (6 %)
<i>Haul.set.distance</i>	0.32 (2 %)	-0.44 (6 %)	ns	ns	0.38 (6 %)
<i>Ratio.hauling/setting</i>	ns	0.23 (2 %)	ns	0.28 (1 %)	0.33 (5 %)
Descripteurs opérationnels					
<i>Nb.longlines.per.day</i>	0.30 (2 %)	0.39 (4 %)	-0.74 (24 %)	0.24 (1 %)	-0.75 (24 %)
<i>Length.longline</i>	ns	0.38 (4 %)	0.83 (30 %)	-0.56 (5 %)	0.63 (17 %)
<i>Depth</i>	ns	-0.32 (3 %)	-0.32 (5 %)	ns	0.71 (21 %)
<i>Soaking.time</i>	ns	-0.26 (2 %)	ns	0.61 (6 %)	0.35 (5 %)
<i>Hauling.speed</i>	0.63 (9 %)	0.33 (3 %)	0.44 (8 %)	0.65 (7 %)	-0.33 (5 %)

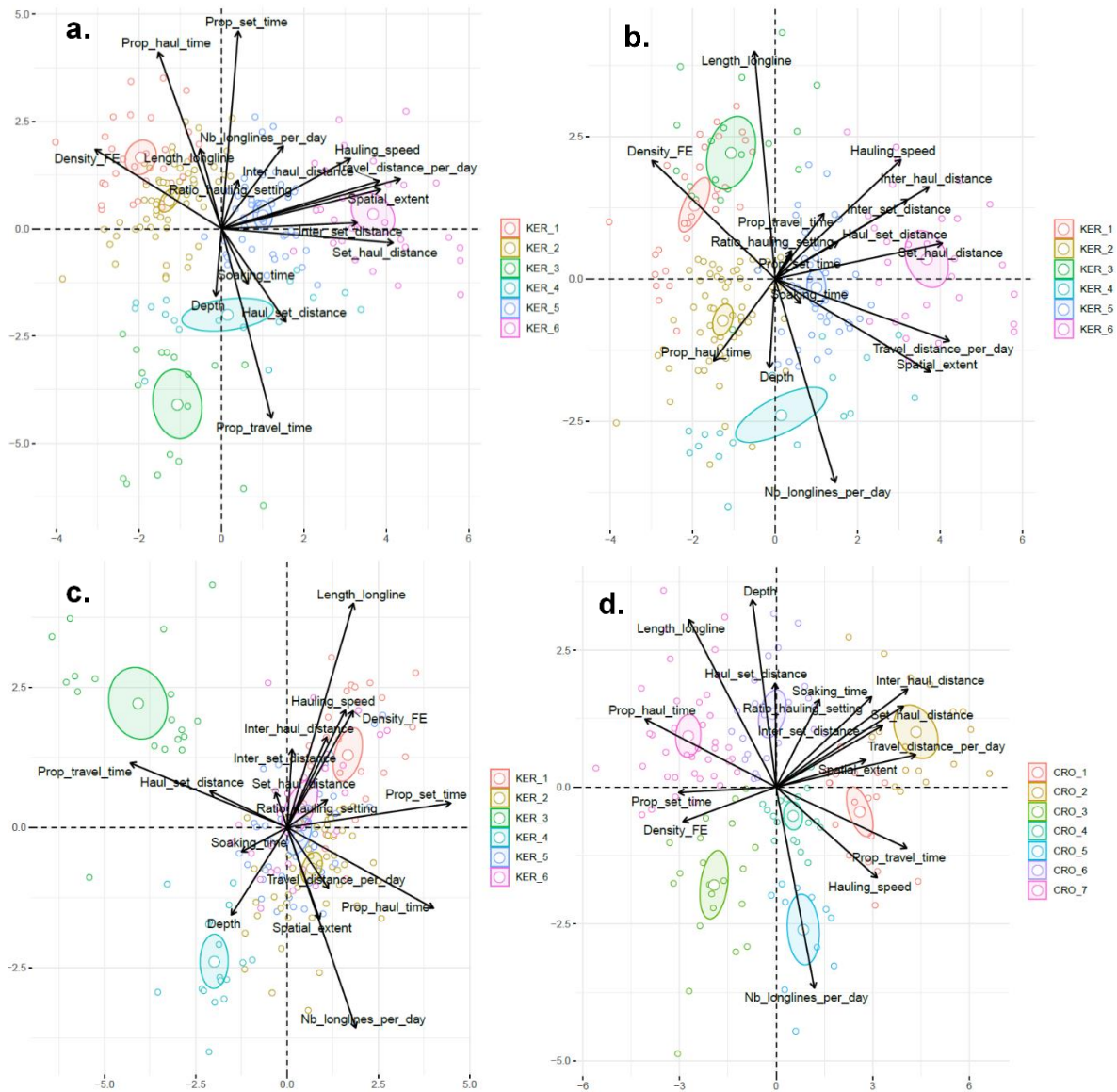


Figure 15. Projection des 16 descripteurs des campagnes de pêche et des observations (*i.e.*, campagnes de pêche) dans l'espace euclidien des composantes principales: a. première (sur l'axe horizontal) et seconde (sur l'axe vertical) composantes, b. première (sur l'axe horizontal) et troisième (sur l'axe vertical) composantes, c. seconde (sur l'axe horizontal) et troisième (sur l'axe vertical) composantes pour la ZEE de Kerguelen (N = 196 campagnes), et d. première (sur l'axe horizontal) et seconde (sur l'axe vertical) composantes pour la ZEE de Crozet (N = 149 campagnes). Les observations sont colorées selon le type de comportement de pêche identifié par l'analyse de classification hiérarchique ascendante. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance à 95 % autour des moyennes des groupes.

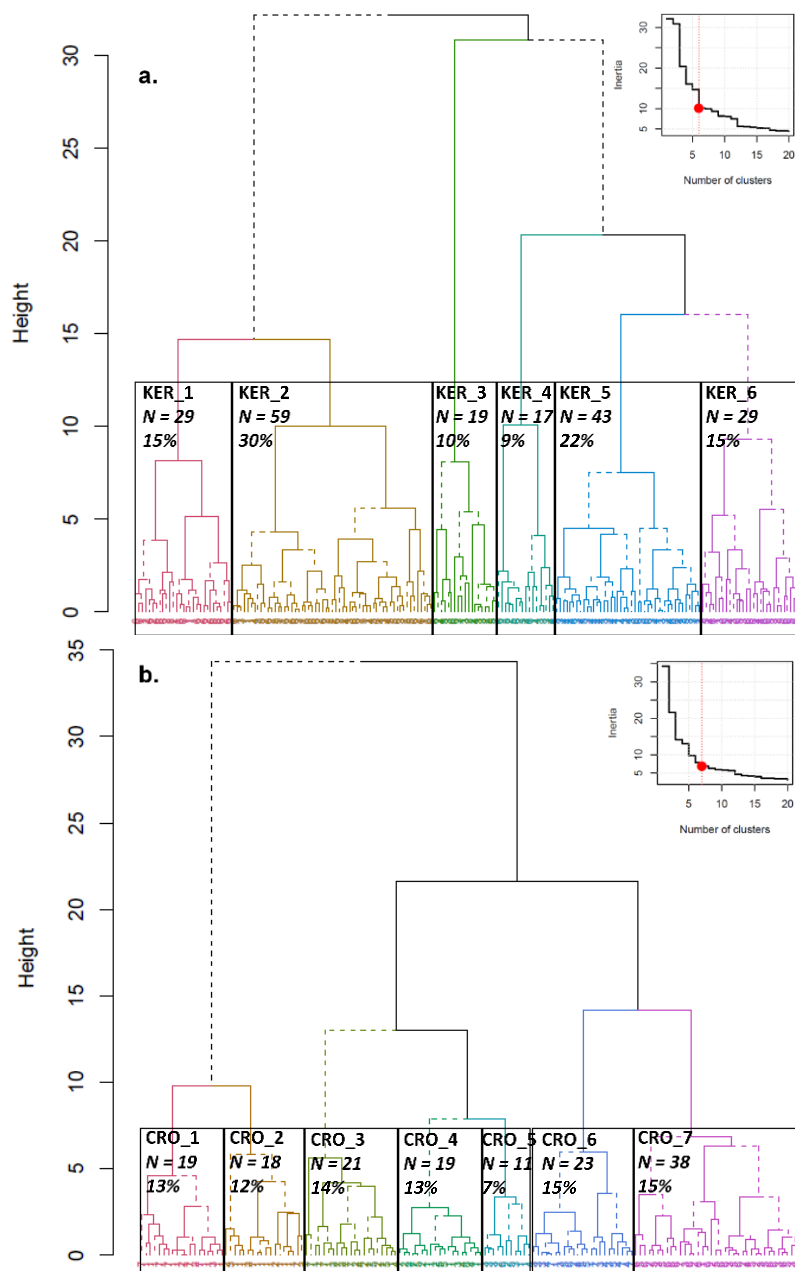


Figure 16. Dendrogrammes issus de la classification hiérarchique ascendante effectuée sur les descripteurs des campagnes de pêche avec: a. 6 groupes pour la ZEE de Kerguelen ($N = 196$ campagnes) et b. 7 groupes pour la ZEE de Crozet ($N = 149$ campagnes). La méthode de classification hiérarchique de Ward et la fonction de distance euclidienne ont été utilisées sur les scores des principales composantes retenues. L'inertie enregistrée pour chaque groupe est représentée (coin supérieur droit). La référence et la couleur associées, et la composition des campagnes de pêche sont spécifiées pour chaque groupe. Les tableaux 2 et 3 présentés en Annexe 4 fournissent la description des groupes obtenus pour, respectivement, la ZEE de Kerguelen et celle de Crozet.

3.3. Description des types de comportement de pêche

À Kerguelen, les campagnes des groupes KER_1 et KER_2 étaient similaires dans leurs descripteurs spatio-temporels mais les capitaines opéraient différemment. En effet, lors de ces deux types de campagnes, les efforts de pêche étaient spatialement concentrés avec plus de 60 % du temps passé à pêcher (filage et virage) et moins de 40 % du temps passé, à se déplacer. Cependant, les opérations de pêches de type KER_1 étaient réalisées en utilisant moins de palangres mais plus longues alors que celles de type KER_2 utilisaient plus de palangres mais plus courtes (Fig. 15a., 15b., 15c., 17a. et Tableaux 3, Annexe 4: Tableau 2).

Le groupe KER_3 incluait les campagnes pour lesquelles moins de 40 % du temps était passé à pêcher (filage et virage) et plus de 60 % du temps, à se déplacer. L'effort de pêche était le plus concentré dans l'espace et ces capitaines parcouraient quotidiennement les distances les plus courtes, mais filaient le plus faible nombre de palangres par jour.

Le groupe KER_4 incluait les campagnes pour lesquelles les capitaines passaient moins de 7 % du temps à filer leurs palangres et plus de 40 % du temps à se déplacer. Leur effort de pêche était le plus dispersé dans l'espace et les capitaines utilisaient les palangres les plus courtes et les viraient à la vitesse la plus faible.

Le groupe KER_5 comprenait les campagnes dont les descripteurs étaient près des valeurs moyennes obtenues pour l'ensemble des campagnes.

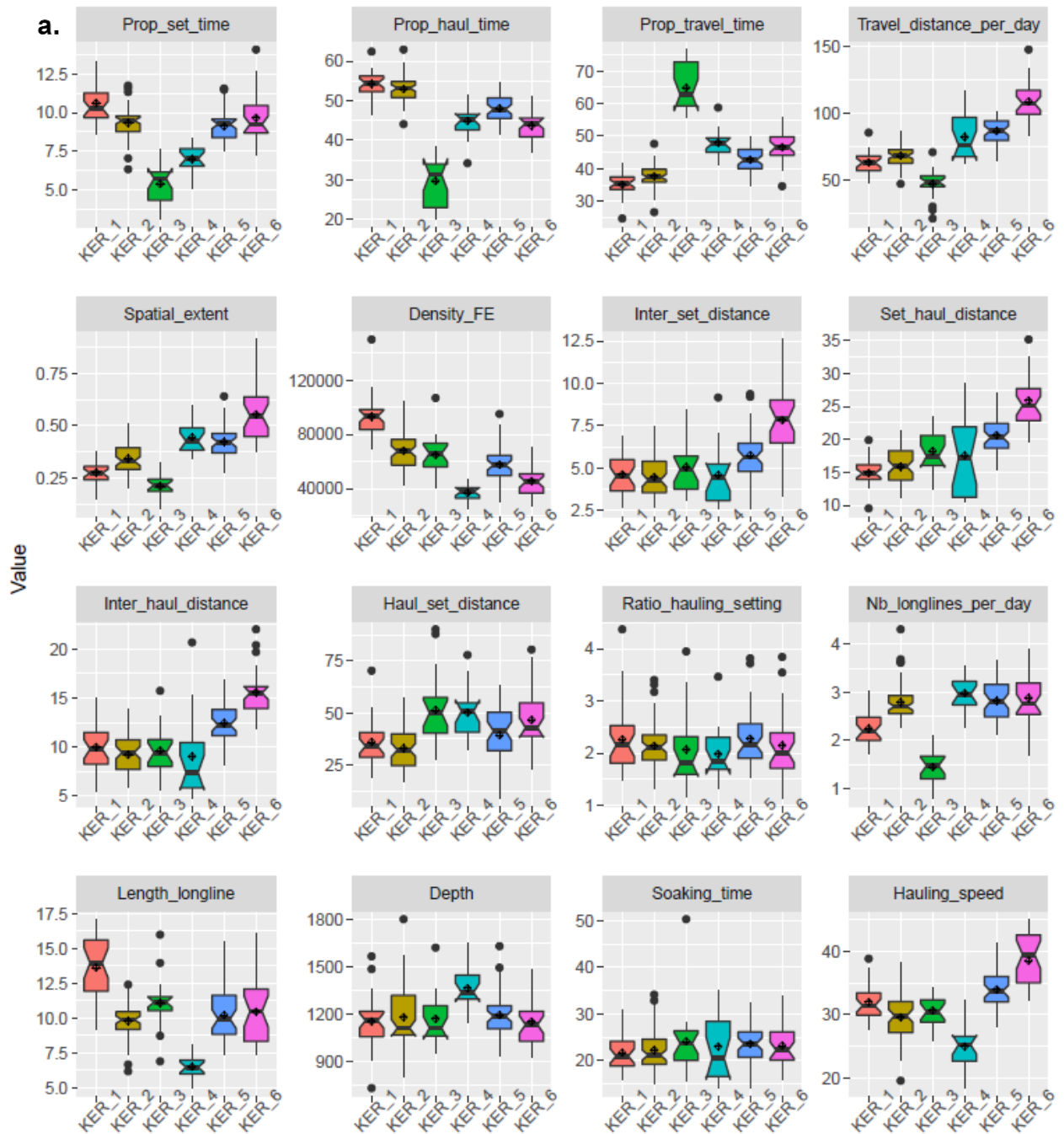
Le groupe KER_6 était caractérisé par des proportions élevées de temps de déplacement (> 45 %), un effort de pêche spatialement très dispersé et une vitesse de virage la plus élevée.

À Crozet, les campagnes des groupes CRO_1 et CRO_2 correspondaient à des campagnes au cours desquelles les capitaines passaient une faible proportion (< 40 %) du temps à pêcher (filage et virage) et une grande partie (> 60 %) du temps à se déplacer. Les distances parcourues étaient élevées mais les palangres étaient concentrées dans l'espace. Le temps de pêche des palangres était élevé. Cependant, ces deux types de comportement de pêche différaient par leur valeur du *Ratio.hauling.setting* qui révélait de plus grande distances de virage relativement au filage pour le type CRO_2 par rapport au type CRO_1 (Fig. 15d., 17b. et Tableaux 4, Annexe 4: Tableau 3).

Les types de comportement de pêche CRO_3 et CRO_7 étaient similaires dans leur distribution spatio-temporelle mais différaient dans l'opérationnel. En effet, pendant ces campagnes, les capitaines passaient la moitié de leur temps à parcourir de grandes distances pour un effort de pêche spatialement concentré. Le temps de mouillage était court, mais le groupe se distinguait des autres types de comportements de pêche par l'utilisation de plus de palangres plus courtes et filées à de plus faibles profondeurs et par ses plus faibles valeurs de

Ratio.hauling.setting. Inversement, le groupe CRO_7 incluait des campagnes caractérisées par l'utilisation de moins de palangres mais plus longues et filées à de plus grandes profondeurs.

Les campagnes de pêche des groupes CRO_4, CRO_5 (7 % de toutes les campagnes) et CRO_6 étaient similaires d'un point de vue spatio-temporel mais différentes d'un point de vue opérationnel. Celles du groupe CRO_4 avaient les valeurs de leurs descripteurs spatio-temporels sur les moyennes de l'ensemble de toutes les campagnes et le groupe CRO_4 est bien dans le centre de l'espace des deux composantes principales. Cependant, le groupe CRO_5 incluait des campagnes dans lesquelles les capitaines utilisaient davantage de palangres mais plus courtes et filées à de plus faibles profondeurs alors que le groupe CRO_6 était caractérisé par l'utilisation de moins de palangres mais plus longues et filées à de plus grandes profondeurs.



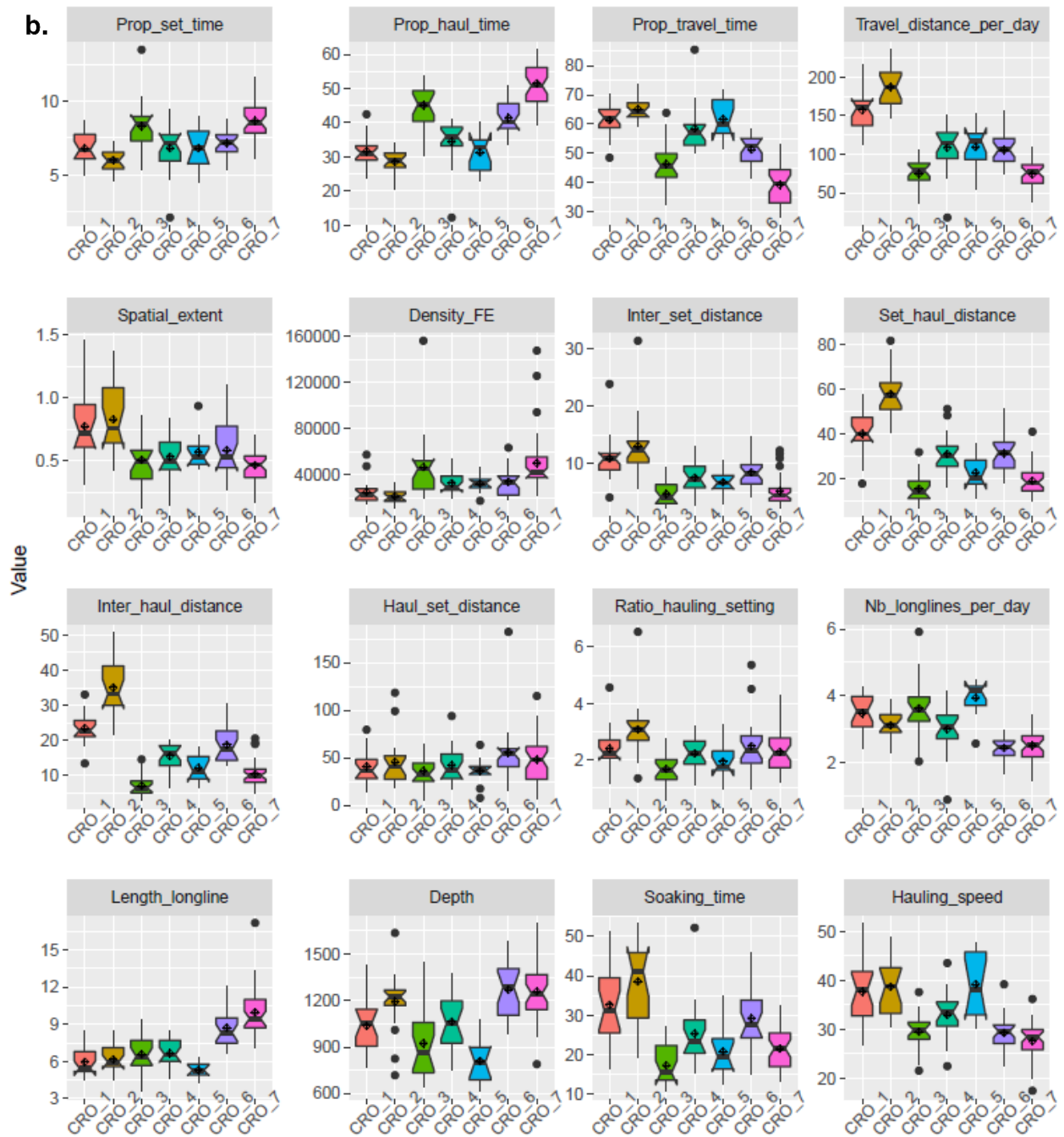


Figure 17. Boxplots des descripteurs de campagnes de pêche pour chaque type de comportement de pêche pour a. la ZEE de Kerguelen (N = 196 campagnes) et b. la ZEE de Crozet (N = 149 campagnes). Les valeurs extrêmes et les valeurs moyennes des descripteurs pour chaque type sont représentés par, respectivement, des points et des losanges noirs.

Tableau 3. Synthèse des différents comportements de pêche et leurs indicateurs d'optimalité respectifs (e.g., succès de pêche, fréquence d'interactions et expérience du capitaine) pour chaque type de comportement de pêche identifié au sein de la ZEE de Kerguelen (N = 196 campagnes). +++ / --- indiquent une différence significativement positive / négative ($P < 0.05$) relativement à la moyenne des campagnes de pêche, + / - indiquent une différence positive / négative mais non significative ($0.05 < P < 0.10$), et ns indique qu'il n'y a aucune différence ($P > 0.10$). Cf. Figures 17b. et 18b. et Annexe 4: Tableau 3 pour plus de détails sur la visualisation des boxplots de chaque descripteur de campagnes et des indicateurs d'optimalité et les comparaisons entre chaque type de pêche et la moyenne globale.

		<i>KER_1</i>	<i>KER_2</i>	<i>KER_3</i>	<i>KER_4</i>	<i>KER_5</i>	<i>KER_6</i>
Temporal descriptors	<i>Prop.set.time</i>	+++	+++	---	---	ns	+++
	<i>Prop.haul.time</i>	+++	+++	---	---	ns	---
	<i>Prop.travel.time</i>	---	---	+++	+++	ns	+++
Spatial descriptors	<i>Spatial.extent</i>	---	---	---	+++	+++	+++
	<i>Density.FE</i>	+++	+++	ns	---	---	---
	<i>Travel.distance.per.day</i>	---	---	---	ns	+++	+++
	<i>Inter.set.distance</i>	---	---	ns	ns	ns	+++
	<i>Set.haul.distance</i>	---	---	ns	ns	+++	+++
	<i>Inter.haul.distance</i>	ns	---	---	ns	+++	+++
	<i>Haul.set.distance</i>	ns	---	+++	+++	ns	+++
Operational descriptors	<i>Ratio.hauling/setting</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<i>Nb.longlines.per.day</i>	---	+++	---	+++	+++	+++
	<i>Length.longline</i>	+++	---	ns	---	ns	ns
	<i>Depth</i>	ns	ns	ns	+++	ns	ns
	<i>Soaking.time</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<i>Hauling.speed</i>	ns	---	ns	---	+++	+++
Biomass.per.day		ns	+	---	---	+	+++
Prop.days.sw.only		ns	ns	---	+	+++	ns
Experience		ns	ns	ns	-	ns	+

Tableau 4. Synthèse des différents comportements de pêche et leurs indicateurs d'optimalité respectifs (*e.g.*, succès de pêche, fréquences d'interactions et expérience du capitaine) pour chaque type de comportement de pêche identifié au sein de la ZEE de Crozet (N = 149 campagnes). +++ / --- indiquent une différence significativement positive / négative ($P < 0.05$) relativement à la moyenne des campagnes de pêche, + / - indiquent une différence positive / négative mais non significative ($0.05 < P < 0.10$), et ns indique qu'il n'y a aucune différence ($P > 0.10$). Cf. Figures 17b. et 18b. et Annexe 4: Tableau 3 pour plus de détails sur la visualisation des boxplots de chaque descripteur de campagnes et des indicateurs d'optimalité et les comparaisons entre chaque type de pêche et la moyenne globale.

		<i>CRO_1</i>	<i>CRO_2</i>	<i>CRO_3</i>	<i>CRO_4</i>	<i>CRO_5</i>	<i>CRO_6</i>	<i>CRO_7</i>
Temporal descriptors	<i>Prop.set.time</i>	---	---	+++	ns	ns	ns	+++
	<i>Prop.haul.time</i>	---	---	+++	---	---	ns	+++
	<i>Prop.travel.time</i>	+++	+++	---	+++	+++	ns	---
Spatial descriptors	<i>Spatial.extent</i>	+++	+++	ns	ns	ns	ns	---
	<i>Density.FE</i>	---	---	ns	ns	ns	ns	+++
	<i>Travel.distance.per.day</i>	+++	+++	---	ns	ns	ns	---
	<i>Inter.set.distance</i>	+++	+++	---	ns	ns	ns	---
	<i>Set.haul.distance</i>	+++	+++	---	ns	---	ns	---
	<i>Inter.haul.distance</i>	+++	+++	---	ns	---	ns	---
	<i>Haul.set.distance</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<i>Ratio.hauling/setting</i>	ns	+++	---	ns	ns	ns	ns
Operational descriptors	<i>Nb.longlines.per.day</i>	+++	ns	+++	ns	+++	---	---
	<i>Length.longline</i>	---	---	---	---	---	+++	+++
	<i>Depth</i>	ns	ns	---	ns	---	+++	+++
	<i>Soaking.time</i>	+++	+++	---	ns	---	ns	---
	<i>Hauling.speed</i>	+++	+++	---	ns	+++	---	---
Biomass.per.day		-	-	+	-	+++	---	ns
Prop.days.sw.only		-	ns	ns	+	-	ns	-
Prop.days.kw.only		+	ns	+	---	+++	---	ns
Experience		ns	+	-	-	+	ns	ns

3.4. Variation des types de comportement de pêche avec le succès de pêche, les interactions et « l'effet capitaine »

Le succès de pêche des types de comportement KER_3 et KER_4 étaient significativement inférieurs à ceux observés globalement pour toutes les campagnes menées à Kerguelen, alors que l'inverse était observé pour le type de pêche KER_6. Les fréquences d'interaction avec les cachalots lors de pêche de type KER_3 étaient significativement inférieures et celles du groupe KER_5 significativement supérieures à la moyenne de l'ensemble des campagnes. L'expérience du capitaine était la plus faible pour les campagnes du groupe KER_4 et la plus élevée pour les campagnes du groupe KER_6 mais non significativement différentes de l'expérience moyenne des capitaines de l'ensemble des campagnes (Fig. 18a. et les Tableaux 3 et Annexe 4: Tableau 2).

À Crozet, le succès de pêche moyen du groupe CRO_6 était significativement inférieur et celui du groupe CRO_5 significativement supérieur au succès moyen de l'ensemble des campagnes. Des tendances, mais non significatives, ont été trouvées pour les groupes CRO_1 et CRO_3. Il n'y a aucune différence significative en ce qui concerne les fréquences de déprédation des cachalots entre chacun des 7 groupes et la fréquence moyenne de l'ensemble des campagnes. Cependant, les fréquences d'interaction avec les orques étaient significativement inférieures pour les groupes CRO_4 et CRO_6, et significativement supérieure pour le groupe CRO_5 à la fréquence d'interaction moyenne de l'ensemble des campagnes. Les campagnes du groupe CRO_1 tendaient à avoir une fréquence d'interaction avec les orques plus élevée que la fréquence moyenne. L'expérience du capitaine était la plus basse pour les campagnes du groupe CRO_4 et la plus élevée pour celles du groupe CRO_2 mais elles n'étaient pas significativement différentes de l'expérience moyenne de l'ensemble des capitaines (Fig. 18b. et les Tableaux 4 et Annexe 4: Tableau 3).

La diversité des types de pêche employée diminuait de manière significative avec l'expérience du capitaine pour les deux ZEEs (indice de diversité de Shannon : $t = -2.5$, $P = 0.02$ et $t = -4.2$, $P < 0.001$, respectivement pour Kerguelen et Crozet) (Fig. 19a. et Tableau 5), de manière à favoriser un ou quelques types en particulier (indice d'équitabilité de Pielou : $t = -2.6$, $P = 0.02$ et $t = -4.2$, $P < 0.001$, respectivement pour Kerguelen et Crozet) (Fig. 19b.). Ce changement en fonction de l'expérience du capitaine était similaire pour les deux ZEEs, comme en fait foi la similarité du coefficient et de l'intercept de la régression linéaire ($t = 1.1$ et -0.2 , $P = 0.27$ et 0.82) (Fig. 19b. et Tableau 6).

Cependant, les comportements de pêche variaient entre capitaines de même niveau d'expérience et ce, pour les deux ZEEs (Fig. 20 et Tableau 7). Par exemple, à Kerguelen,

l'effort de pêche durant les campagnes menées par les capitaines les plus expérimentés (*Experience* ≥ 15) était spatialement concentré dans le cas du capitaine 7, mais spatialement diffus dans le cas du capitaine 4. Des tendances similaires ont été observées à Crozet chez ces mêmes capitaines les plus expérimentés (*Experience* ≥ 10).

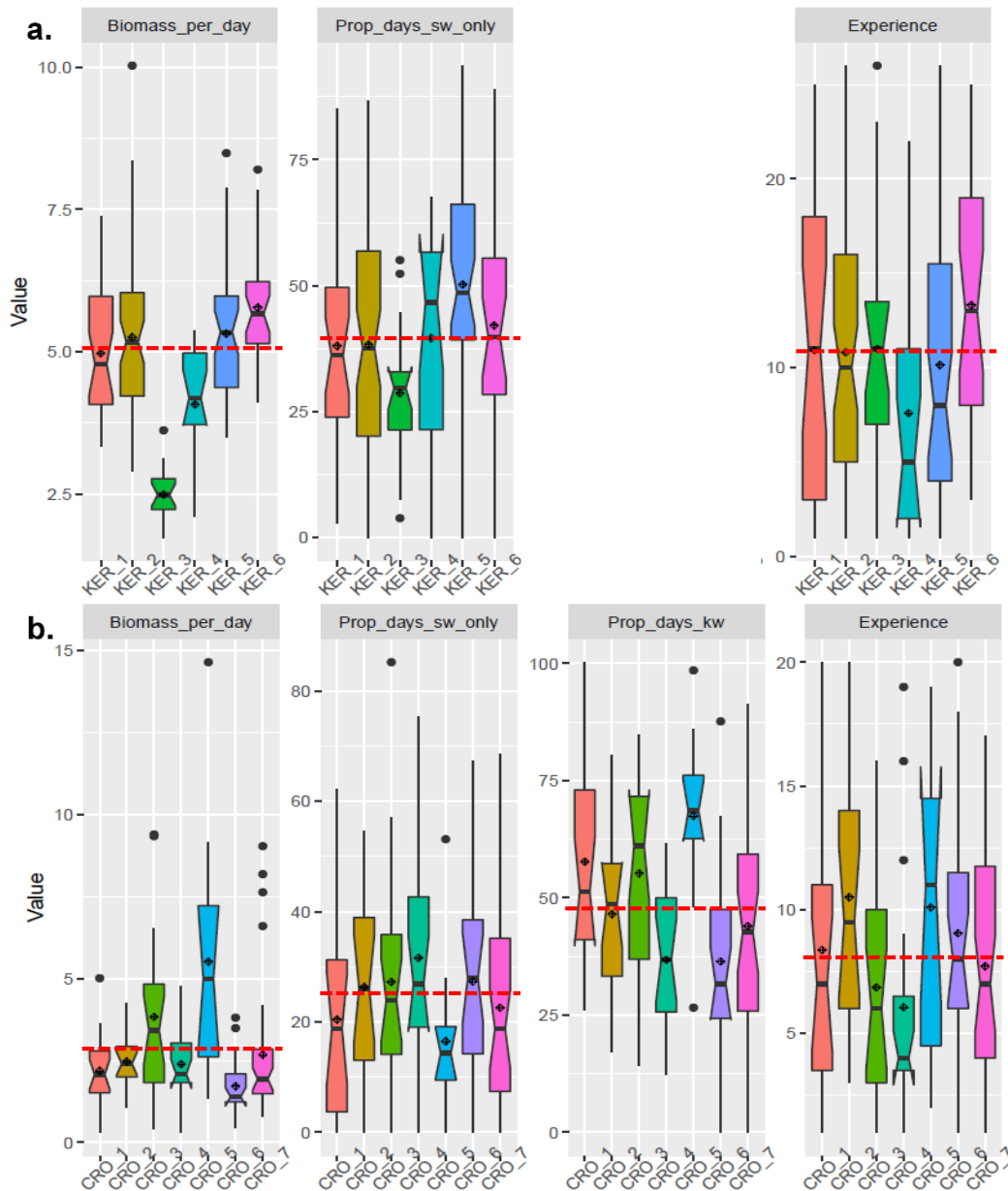


Figure 18. Boxplots du succès de pêche, des fréquences d’interaction avec les odontocètes et du niveau d’expérience du capitaine pour chaque type de comportement de pêche pour a. la ZEE de Kerguelen (N = 196 campagnes) et b. la ZEE de Crozet (N = 149 campagnes). Les valeurs extrêmes et moyennes de toutes les campagnes de pêche combinées et celles pour chaque type de comportement de pêche sont respectivement représentées par des points noirs, des lignes en pointillés rouges et des losanges noirs.

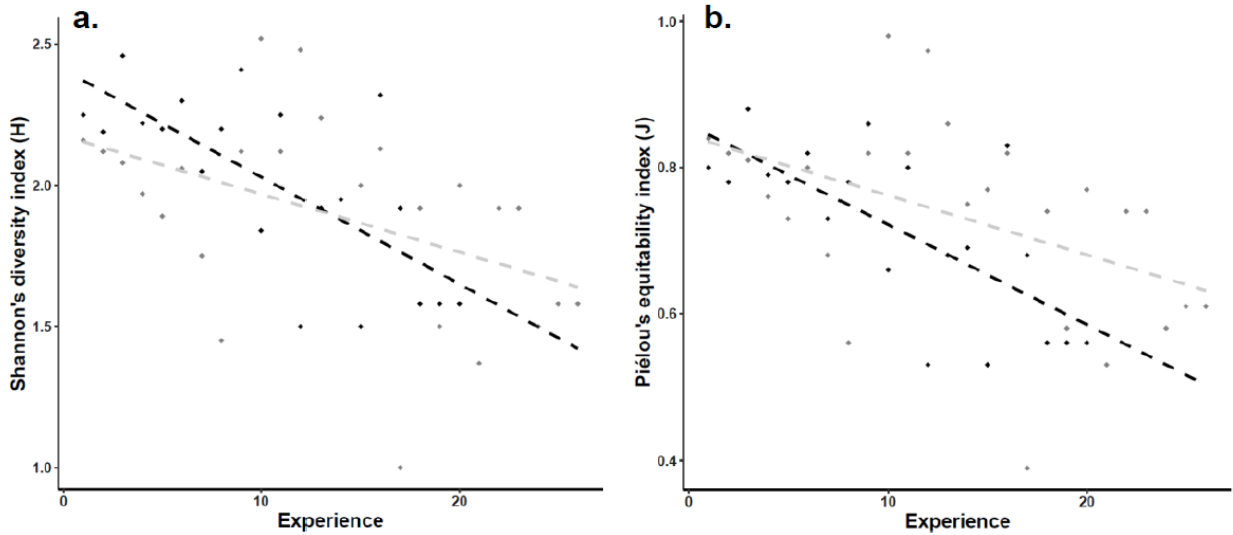


Figure 19. Droites des régressions linéaires de la relation entre a. l'indice de diversité de Shannon (H) et b. l'indice d'équitabilité de Piélou (J), représentant les changements temporels en comportements de pêche, et l'expérience du capitaine à Kerguelen ($N = 196$ campagnes, points et ligne en pointillés en gris) et à Crozet ($N = 149$ campagnes, points et ligne en pointillés en noir).

Tableau 5. Relation linéaire entre l'indice de diversité de Shannon (H) et le niveau d'expérience du capitaine (*Experience*) en tenant compte de la ZEE (*EEZ*). La ZEE de Crozet représente l'intercept / la baseline.

	Valeur	SE	t	P
<i>Intercept</i>	2.41	0.13	18.28	< 0.001
<i>Experience</i>	-0.04	0.01	-3.45	0.001
<i>EEZKerguelen</i>	-0.23	0.17	-1.34	0.19
<i>Experience:EEZKerguelen</i>	0.02	0.01	1.31	0.20
Erreur type résiduelle : 0.28				
R ² : 0.34				

Tableau 6. Relation linéaire entre l'indice d'équitabilité de Piélou (J) et le niveau d'expérience du capitaine (*Experience*) en tenant compte de la ZEE (*EEZ*). La ZEE de Crozet représente l'intercept / la baseline.

	Valeur	SE	t	P
<i>Intercept</i>	0.86	0.05	17.23	< 0.001
<i>Experience</i>	-0.01	0.004	-3.29	0.002
<i>EEZKerguelen</i>	-0.02	0.07	-0.23	0.82
<i>Experience:EEZKerguelen</i>	0.01	0.005	1.11	0.27
Erreur type résiduelle : 0.11				
R ² : 0.32				

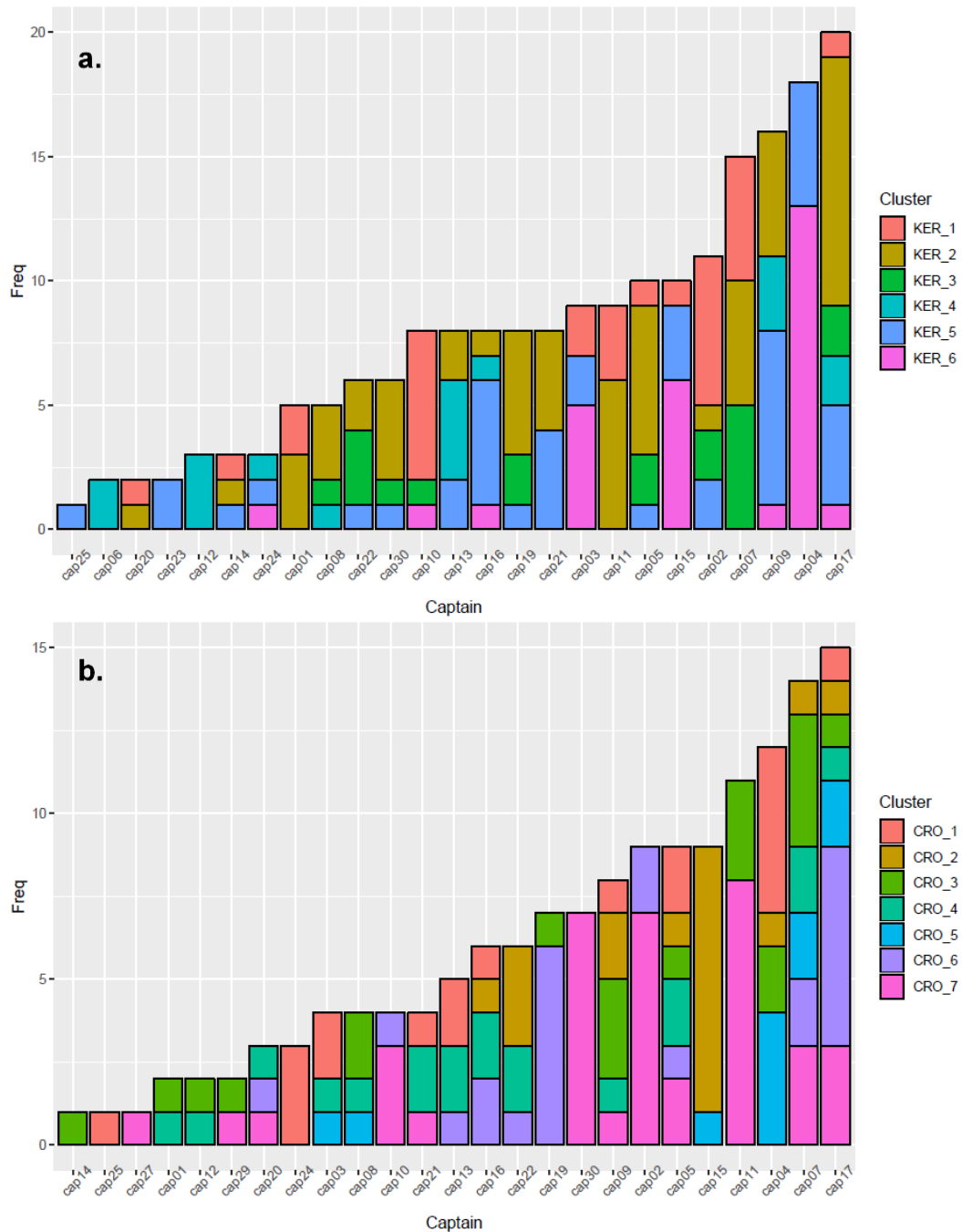


Figure 20. Fréquence de chaque type de comportement de pêche observé chez les différents capitaines de a. la ZEE de Kerguelen (N = 196 campagnes) et b. la ZEE de Crozet (N = 149 campagnes). Les capitaines sont présentés par ordre croissant du niveau d'expérience. Voir Tableau 7 pour plus de détails sur la distribution relative des campagnes selon le schéma de la distribution spatiale de l'effort de pêche pour les capitaines les plus expérimentés.

Tableau 7. Distribution relative des campagnes de pêche des capitaines les plus expérimentés selon le schéma de la distribution spatiale de leur effort de pêche.

Type de comportement de pêche		Campagnes des capitaines les plus expérimentés (<i>Expérience</i> ≥ 15 campagnes (Kerguelen) / 10 campagnes (Crozet))					
		Capitaine 7		Capitaine 4		Capitaine 17	
Kerguelen	Crozet	Kerguelen	Crozet	Kerguelen	Crozet	Kerguelen	Crozet
<i>KER_1 / KER_2</i>	<i>CRO_3 / CRO_7</i>	67 %	50 %	0 %	17 %	55 %	27 %
<i>KER_3</i>	-	33 %	-	0 %	-	10 %	-
<i>KER_4</i>	-	0 %	-	0 %	-	10 %	-
<i>KER_5</i>	<i>CRO_4 / CRO_5 / CRO_6</i>	0 %	42 %	28 %	33 %	20 %	60 %
<i>KER_6</i>	<i>CRO_1 / CRO_2</i>	0 %	7 %	72 %	50 %	5 %	13 %

4. Discussion

4.1. Diversité des comportements de pêche

Les différents types de comportement de pêche identifiés dans le cadre de cette étude, à l'exception de *KER_3* et *KER_4* (voir Annexe 4: Texte S1 pour plus de détails), ont permis de dégager trois schémas généraux en ce qui concerne la manière dont les capitaines ont spatialement utilisé les zones de pêche: exploitation, exploration et comportement mixte.

Les types de comportement d'exploitation comprennent des comportements maximisant le temps alloué à la pêche en concentrant l'effort dans l'espace et en minimisant les changements de zones et les déplacements entre ces zones. Les comportements de pêche *KER_1*, *KER_2*, *CRO_3* et *CRO_7* ont partagé ce profil d'exploitation, également observés dans des études antérieures et qualifiés de comportement de type « area-specialist » (Hilborn, 1985). Selon l'OFT, ce type de comportement devrait générer un rapport coûts/bénéfices optimal si le succès de pêche des zones exploitées est nettement supérieur au succès de pêche moyen dans un environnement stochastique et incertain (Charnov, 1976; Danchin et al., 2005; Dorn, 2001). Cependant, parmi les quatre comportements identifiés ici, seuls deux (*KER_2* et *CRO_3*) étaient associés à un succès de pêche supérieur au succès moyen. Il est toutefois intéressant de noter que ces succès de pêche supérieurs n'étaient pas liés à des interactions avec les odontocètes moins fréquentes ni à une expérience plus poussée des capitaines. Ensemble, ces résultats peuvent donc être interprétés comme des comportements résultant de campagnes de pêche au cours desquelles des capitaines de tout niveau ont découvert des zones de pêche très productives et sont restés sur ces lieux de pêche malgré les interactions. Par ailleurs, cette connaissance préalable des zones productives est illustrée par l'utilisation dans ces types de comportement de pêche, de palangres plus courtes, et donc destinées à une pêche spatialement plus ciblée.

Les types de comportement d'exploration comprenaient les comportements KER_6, CRO_1 et CRO_2 et se caractérisaient par une étendue spatiale accrue de l'effort de pêche et par un allongement du temps de déplacement entre les opérations de pêche et une augmentation du nombre de zones de pêche. Selon l'OFT, un tel profil comportemental d'exploration ne devrait être optimal en termes de rapport coûts/bénéfices que si l'effort de pêche est dispersé entre plusieurs zones de pêche suffisamment productives pour éviter une éventuelle déplétion locale (Charnov, 1976; Danchin et al., 2005; Dorn, 2001). Pour les pêcheurs et/ou les compagnies de pêche, l'allongement de la durée de déplacement entraîne des frais de carburant supplémentaires et des coûts indirects associés à un temps passé en mer plus long tels que la nourriture ou les salaires de l'ensemble de l'équipage (Parsons, 2003; Shrestha et al., 2002). Les coûts supplémentaires doivent être compensés par le succès de la pêche dans plusieurs zones. En tant que tel, ce profil s'est révélé optimal uniquement lorsque les capitaines ont acquis des connaissances sur la qualité de l'ensemble des zones de pêche de toute la ZEE et qu'ils opéraient de manière opportuniste et simultanément dans plusieurs zones (Abrahams and Healey, 1990; Hilborn, 1985; Marchal et al., 2006). Ce fut le cas pour KER_6, qui était associé à des capitaines très expérimentés et au succès de pêche le plus important de l'ensemble des types de comportement de pêche à Kerguelen. Toutefois, à Crozet, l'expérience accrue des capitaines opérant selon CRO_2 ne leur a pas permis d'obtenir un meilleur succès de pêche mais plutôt d'interagir moins fréquemment avec les orques que les capitaines adoptant l'autre type de comportement d'exploration, CRO_1. De plus, CRO_2 incluait également des déplacements avec des distances parcourues plus grandes pendant les sessions de virage que celles parcourues pendant les sessions de filage par rapport à CRO_1. Ensemble, ces différences soulignent que les déplacements des capitaines adoptant un type de comportement exploratoire sont liés aux changements fréquents de zones de pêche lors de la recherche de la ressource, mais aussi à la réponse aux interactions avec les odontocètes afin de l'atténuer. Bien que ce problème de causalité puisse remettre en question les interprétations, l'éloignement du matériel de pêche sur de longues distances pour tenter de contourner les odontocètes déprédateurs entre deux palangres successivement virées a été souvent mis en œuvre et s'est avéré efficace pour réduire les interactions sans les supprimer complètement (Janc et al., 2018; Peterson et al., 2013a; Tixier et al., 2015c, voir Chapitre 5 pour plus de détails).

Des comportements mixtes montrant à la fois des caractéristiques de comportement d'exploitation et de comportement d'exploration ont été observés (*e.g.* KER_5, CRO_4, CRO_5 et CRO_6). Ce profil pourrait donc être interprété comme un comportement de pêche

stochastique reposant souvent sur des informations obtenues ponctuellement et qui combine la recherche de nouvelles zones de pêche potentiellement très productives et, le cas échéant, leur exploitation de manière prolongée tout en anticipant des gains plus élevés (Allen and McGlade, 1986; Andersen et al., 2012; Bez et al., 2011; Gaertner et al., 1999; Hilborn, 1985). Richard et al. (2017) ont démontré que ce processus décisionnel rapide consistant à quitter ou à rester dans une zone est principalement motivé par le souci d'atteindre un seuil quotidien du succès de pêche dans les ZEEs de Crozet (500 kg/jour) et Kerguelen (2700 kg/jour). Toutefois, les auteurs ont également montré que cette motivation à atteindre le seuil ainsi que la présence des odontocètes influençaient différemment la perception des capitaines et leur décision de rester ou de quitter la zone. Cette variation, qui est probablement guidée par des variables externes (par exemple, la politique de gestion de la pêche et/ou le système de rémunération de la pêche) mais aussi plus particulièrement par la variation du succès de pêche et des interactions avec les odontocètes selon les types de comportement de pêche, peut être partiellement expliquée par l'expérience et la perception des capitaines (Béné, 1996; Joo et al., 2015; Rogers and Pikitch, 1992). Plus précisément, CRO_5 peut être observé de capitaines très expérimentés, capables de trouver les zones de pêche les plus productives et décidant de ne pas quitter ces zones malgré une fréquence d'interaction avec les orques assez élevée. En revanche, les capitaines des groupes CRO_4 et CRO_6, dont les niveaux d'expérience sont différents, ont eu moins d'interaction avec les orques mais des succès de pêche plus faibles. En outre, CRO_4 est associée à une plus grande partie du temps passé à se déplacer, reflétant éventuellement l'évitement des interactions avec les odontocètes.

4.2.Prise de décisions en réponse aux interactions

Parmi tous les types de comportement identifiés, aucun ne combinait à la fois un succès de pêche élevé et une faible fréquence d'interaction avec les odontocètes. Au lieu de cela, la majorité des comportements de pêche avec un succès de pêche élevé, comme ceux de KER_6 et CRO_5, était associée à des fréquences élevées d'interaction avec les odontocètes. Cette tendance peut s'expliquer par une combinaison de plusieurs facteurs. Premièrement, les zones productives chevauchent les zones de forte probabilité de présence des odontocètes. Ceci est corroboré par le fait que les orques et les cachalots sont connus pour se nourrir naturellement de légines à Crozet et à Kerguelen (Tixier et al., 2019a; Yukhov, 1972) et sont donc susceptibles de se regrouper au niveau des zones naturellement de forte densité de légines. Deuxièmement, la mise en œuvre de comportements d'évitement des odontocètes pourrait générer des coûts supérieurs aux avantages attendus dans ces zones spécifiques où les

possibilités d'échapper aux interactions sont limitées par les densités élevées d'odontocètes et leur répartition plutôt homogène, en particulier à Crozet (Janc et al., 2018; Labadie et al., 2018). Par conséquent, les capitaines très expérimentés pourraient préférer opérer sur des zones très productives tout en concentrant leurs efforts non pas sur l'évitement des interactions mais sur l'atténuation de la déprédation, c'est-à-dire en essayant de réduire la quantité de légines retirées par les odontocètes lors des interactions. Ce fut typiquement le cas pour les types KER_6 et CRO_5 où les capitaines utilisaient plus de palangres mais plus courtes ayant un temps de pêche plus court et/ou une vitesse de remontée des palangres plus élevée. Ces comportements sont en effet des pratiques opérationnelles qui ont déjà été identifiées comme celles qui minimisent les taux de capture déprédée par les orques et les cachalots (Janc et al., 2018; Tixier et al., 2010, 2015c, voir Chapitre 5 pour plus de détails).

En plus de l'augmentation à la fois du succès de pêche et des fréquences d'interaction avec les odontocètes liée à l'augmentation du niveau d'expérience du capitaine, cette étude indique également que les capitaines se spécialisent progressivement vers un type de comportement de pêche lorsqu'ils gagnent de l'expérience. Cependant, ce type de comportement n'est pas nécessairement le même entre capitaines de même niveau d'expérience.

**CHAPITRE 4 : Optimisation du comportement de pêche et
« effet capitaine » dans un contexte de déprédation à l'échelle de
la session de virage**



1. Introduction et objectifs

Le chapitre précédent a permis de fournir une description globale et complète des comportements de pêche à l'échelle de la campagne de pêche. En utilisant le jeu de données de pêche sur une période de 15 ans, ces comportements ont été caractérisés à partir d'une analyse multivariée et de descripteurs spatio-temporels et opérationnels. Ces comportements étaient spécifiquement associés à différentes fréquences d'interaction de type déprédation avec les odontocètes (en tant que « coût ») et à différents succès de pêche (en tant que « bénéfice »). En effet, six et sept comportements de pêche distincts ont été respectivement identifiés à l'échelle de la campagne de pêche dans les ZEEs de Kerguelen et de Crozet. Ils ont mis en évidence trois comportements de pêche spatio-temporels généraux: exploitation, exploration et comportement mixte. Alors qu'aucun de ces comportements ne combinait simultanément un succès de pêche élevé et une faible fréquence d'interactions avec les odontocètes, les capitaines expérimentés ont préféré exploiter les zones productives à fortes fréquences d'interaction avec les odontocètes plutôt que d'éviter les interactions. Ce type de comportement, bien que potentiellement optimal à court terme, pourrait être peu durable à long-terme car il pourrait augmenter l'impact local sur les stocks de légines et les interactions avec les orques et cachalots, entraînant des conséquences populationnelles et écosystémiques. Cependant, la grande variabilité détectée dans les comportements de pêche des capitaines de même niveau d'expérience suggère une hétérogénéité des perceptions individuelles. Ces résultats soulignent l'importance de « l'effet capitaine » dans la mise en place d'une gestion efficace et durable des systèmes socio-écologiques soumis à une compétition avec les prédateurs marins.

L'étude précédente a aussi révélé que des comportements composites ou mixtes, pouvaient s'expliquer par des changements successifs durant une campagne, et donc que ces comportements pouvaient varier à une échelle plus fine que la campagne de pêche, lors des sessions de virages par exemple (Palmer et al., 2009; Pelletier and Ferraris, 2000; Rogers and Pikitch, 1992). Ces variations à plus fine échelle peuvent représenter une adaptation au succès de pêche ou à l'évitement des interactions réalisée (He et al., 1997; Lewy and Vinther, 1994; Palmer et al., 2009; Pelletier and Ferraris, 2000; Richard et al., 2017). Les capitaines ont tendance à recourir à une stratégie d'adaptation sur le court-terme et à s'appuyer sur les informations concernant la pêche constamment mises à jour à une échelle spatio-temporelle plus fine. À l'inverse des comportements composites, les autres campagnes seraient entièrement constituées de sessions de virage ressemblant toutes à l'un des comportements de pêche préalablement identifiés (comportements d'exploitation ou d'exploration) car ces

sessions présentent des caractéristiques spatio-temporelles et opérationnelles uniformes. Les capitaines de ces sessions pourraient adopter un comportement de pêche stéréotypé (Salas and Gaertner, 2004).

L'objectif principal de ce chapitre est d'examiner à l'échelle des sessions de virage, les mêmes paramètres qu'au chapitre précédent, c'est-à-dire l'optimalité de différents comportements de pêche et le rôle de « l'effet capitaine » dans la prise de décision dans un contexte de déprédation par les odontocètes.

2. Matériel et méthodes

2.1. Collecte de données de pêche

Voir la sous-section 2.3.3 du Chapitre 2 pour plus de détails en ce qui concerne les données de pêche PECHEKER.

Dans ce chapitre, l'unité d'échantillonnage est la session de virage (*i.e.*, ensemble de palangres successivement remontées à bord après un temps de pêche donné), qui peut comprendre une ou de multiples palangres. Les sessions de virage incluant moins de deux palangres (N = 4 600 sessions), ainsi que celles pour lesquelles l'interaction avec les odontocètes était incertaine sur l'ensemble des palangres d'une session (N = 2 074 sessions) ont été retirées. Comme dans le cas des campagnes de pêche du chapitre précédent, les sessions de virage ont été traitées séparément pour les ZEEs de Kerguelen et Crozet.

2.2. Sélection des descripteurs des sessions de virage

Chaque session de virage a été caractérisée par 13 descripteurs continus temporels, spatiaux et opérationnels pouvant être liés au succès de pêche et/ou aux fréquences d'interaction (Janc et al., 2018; Richard, 2019; Tixier et al., 2019b, 2015c) (Tableau 8).

Deux descripteurs concernent la manière dont les capitaines gèrent leur temps de pêche durant une session de virage, c'est à dire durant la période où l'ensemble des palangres sont remontées. Il s'agit de la proportion du temps d'une session de virage, qui est passé à virer (remonter à bord) les palangres (*Prop.temps.virage*) et à se déplacer entre les palangres à virer (*Prop.temps.déplacement*).

Huit autres descripteurs concernent la manière dont les capitaines utilisent l'espace au cours d'une session de virage, pour effectuer les virages et/ou éviter les interactions. Deux descripteurs de l'étendue spatiale et de la densité des opérations de virage (*Étendue spatiale* et *Densité.opérations.virage*, respectivement) ont d'abord été calculés en utilisant une taille de cellule similaire au chapitre précédent, soit 35 x 35 km. L'*Étendue spatiale* représente le

nombre moyen de cellules dans lesquelles au moins une palangre était virée par heure de session de virage, alors que la *Densité.opérations.virage* est le nombre moyen d'hameçons virés par cellule de 35 x 35 km pour chaque session de virage.

Les mouvements des navires de pêche ont ensuite été examinés à une échelle plus fine à l'aide de quatre descripteurs de la distance parcourue pour les différentes phases de l'activité de pêche, en assumant des déplacements en ligne droite entre chaque opération de virage d'une palangre. La distance parcourue pour virer l'ensemble des palangres durant une session de virage (*Distance.parcourue.par.heure*) correspond à la moyenne des distances cumulées par heure lors d'une session de virage. Les distances parcourues entre chaque virage de palangre durant une session de virage (*Inter.distance.virage, A_i*) ont également été calculées, et moyennées par session. Ces distances pourront être comparées à des distances théoriques optimales (*B_i*), c'est-à-dire à la séquence de virage de palangres successives qui aurait permis de minimiser la distance parcourue durant la même session de virage. Cette comparaison a été permise par un autre descripteur (*Ratio.session.virage.réelle.optimale*), qui correspond au ratio entre les distances cumulées et réellement parcourues ($\sum_{i=1}^S A_i$) et les distances cumulées et qui auraient pu optimiser les déplacements ($\sum_{i=1}^S B_i$) par session de virage. Ce ratio permet d'évaluer l'écart à l'optimalité des décisions de déplacement des capitaines au sein de la session de virage. Il varie entre 1 (les décisions de déplacement sont optimales) et > 1 (déplacements sub-optimaux). Plus le ratio est élevé, plus les décisions du capitaine s'écartent de l'optimalité durant la session de virage. Enfin, pour chaque session de virage, la distance parcourue entre la fin de la session de virage et le début d'une phase de filage a été calculée (*Distance.après.session.virage*).

Cinq descripteurs opérationnels influençant la fréquence des interactions avec les odontocètes (Janc et al., 2018; Tixier et al., 2015c) ont aussi été sélectionnés pour décrire la manière dont les capitaines utilisent leur équipement de pêche durant les sessions de virage. Quatre d'entre eux sont les valeurs par session de virage de la longueur moyenne des palangres (*Longueur.palangre*), de la profondeur moyenne du fond (*Profondeur*), de la valeur moyenne du temps de pêche (*Temps.de.pêche*) et de la vitesse moyenne de remontée des palangres (*Vitesse.remontée*). Le dernier est le nombre de palangres virées par heure au cours de la session de virage (*Nb.palangres.par.heure*).

2.3. Identification et description des types de comportement de pêche

Comme dans le cas de l'analyse par campagne de pêche, les comportements de pêche appliqués aux sessions de virage ont été examinés par la combinaison d'une analyse en composantes principales (ACP) appliquée aux 13 descripteurs de sessions de virage, et d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquées aux scores issus de l'ACP. Les premiers axes expliquant ici, de façon cumulée, au moins 40 % de la variance totale ont été conservés et interprétés.

Le nombre de groupes émergeant de la CAH a été identifié de la même manière qu'au chapitre précédent, tout en allouant des groupes comprenant moins de 3 % du nombre total de sessions de virage.

Les descripteurs des sessions de virage pour chaque type de comportement de pêche ont été comparés aux moyennes obtenues pour l'ensemble des sessions de virage à l'aide de t-tests de Student afin de décrire les différents types de comportement de pêche.

2.4. Lien entre le type de comportement de pêche et le succès de pêche, les interactions et « l'effet capitaine »

Le succès de pêche a été calculé comme la biomasse horaire de légines capturées pendant toute la session de virage (*Biomasse.par.heure*, variable continue et exprimée en $\text{kg}\cdot\text{h}^{-1}$).

Comme les pertes de légines liées à la déprédation par les orques s'est avérée nettement plus importante que celles effectuée par les cachalots (Gasco et al. 2015), nous avons supposé que les capitaines étaient principalement réactifs à la présence d'orques dans le cas où les deux espèces déprédataient simultanément sur la même palangre. Les sessions de virage ont été classées selon 3 types de situation d'interaction de type déprédation selon l'absence ou la présence des deux espèces d'odontocètes (*Type*, prédicteur discret):

- (i) *Absence*, lorsque l'ensemble des palangres de la session ont été virées en absence d'odontocètes ;
- (ii) *Cachalots seuls*, lorsqu'au moins une palangre de la session a été virée en présence de cachalots en tant que seule espèce déprédatrice et que les orques ont été confirmées comme absentes sur l'ensemble des palangres de la session; et
- (iii) *Orques*, lorsqu'au moins une palangre de la session a été virée en présence d'orques quelle que soit la présence ou non de cachalots sur l'ensemble des palangres de la session.

La fréquence à laquelle des sessions de virage risquaient d'encourir des interactions avec les odontocètes en fonction des comportements de pêche a été examinée à l'aide d'un modèle de

régression logistique. Dans le cas de la ZEE de Kerguelen, un modèle logistique binomial (fonction *glm* du package *questionr* avec lien ‘logit’) a été utilisé compte tenu que seuls deux niveaux d’interaction étaient possibles pour cette zone (*Absence* et *Cachalots seuls*). Une régression logistique multinomial (fonction *multinom* du package *nnet*) a plutôt été utilisée pour la ZEE de Crozet afin de tenir compte des trois niveaux d’interaction dans cette zone (*Absence*, *Cachalots seuls* et *Orques*).

Pour chaque session de virage, le niveau d’expérience du capitaine (*Expérience*) a été évalué par le nombre de campagnes réalisées au moment de la session de virage en question dans une ZEE concernée. Afin d’avoir toujours au moins 3 capitaines différents pour chaque niveau d’expérience, les sessions de virage pour lesquelles le capitaine avait une expérience supérieure à 26 campagnes à Kerguelen ou à 20 campagnes à Crozet ont été aussi supprimées (N = 509 sessions).

Les changements temporels dans la diversité des pratiques de pêche avec l’expérience croissante des capitaines ont été mesurés, et ce, pour chacun des 3 types de situation d’interaction, avec l’indice de diversité de Shannon (*H*) et l’indice d’équitabilité de Pielou (*J*) (voir sous-section 2.4 du Chapitre 3 pour plus de détails sur leurs définitions, expressions littéraires et interprétations). Les calculs sont similaires à ceux de la sous-section 2.4 du Chapitre 3 sauf que: (i) η_i est, ici, le nombre de sessions de virage pour le type de comportement de pêche *i* ; (ii) *N*, le nombre total de sessions et (iii) ces deux indices ont été calculés, ici, pour les 3 types de situation d’interaction (*Type*). Une régression linéaire a été également utilisée, pour chacune des deux ZEEs, afin d’explorer la relation entre chacun des deux indices (*H / J*) et l’expérience du capitaine (*Expérience*) en tant que terme unique et en interaction avec le type de situation d’interaction (*Type*) à l’aide de la fonction *lm* (Zuur et al., 2009, 2013) du package *stats* du logiciel R (R Core Team, 2015).

L’influence de la perception individuelle des capitaines sur le choix d’un ou de plusieurs comportements de pêche a été examinée en comparant la fréquence d’utilisation des différents type de comportement de pêche entre des capitaines partageant un même niveau d’expérience.

La performance des différents types de comportements de pêche et l’effet de l’expérience du capitaine sur ces comportements ont été également évalués à l’échelle de la session de virage. Le succès de pêche (*Biomasse.par.heure*) et le niveau d’expérience (*Expérience*) ont été comparés avec la moyenne de l’ensemble des sessions de virage en utilisant des t-tests de Student. Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R (R Core Team, 2015).

3. Résultats

3.1. Synthèse des informations

Un total de 6 805 sessions de comprenant 92 001 palangres filées et virées a été réalisé au cours de la période septembre 2003 – juillet 2017 (Fig. 10). Les sessions de virage étaient significativement plus longues à Kerguelen (19 ± 6 h ; étendue 5 – 94 h ; N = 5 169 sessions) qu'à Crozet (18 ± 8 h ; étendue 5 – 67 h ; N = 1 636 sessions) (t-test de Student: $t = 3$, $P < 0.001$). Le succès de pêche à Kerguelen (331 ± 162 kg.h⁻¹) était aussi significativement plus élevé qu'à Crozet (199 ± 191 kg.h⁻¹) (t-test de Student: $t = 25$, $P < 0.001$). Des interactions exclusives avec les cachalots ont été observées durant 56 % et 31 % des sessions de virage, respectivement, à Kerguelen et Crozet. Dans 60 % des sessions de virage à Crozet, ces interactions sont survenues alors que des orques étaient présentes (avec ou sans cachalots) (Tableau 8).

De grandes variations à la fois dans le succès de pêche et dans la fréquence d'interaction avec les odontocètes ont été mises en évidence entre les capitaines (Fig. 21 et 22). À Kerguelen, le succès de pêche moyen variait de 196 ± 121 kg.h⁻¹ (capitaine 29) à 398 ± 183 kg.h⁻¹ (capitaine 4). Les fréquences d'interaction avec les cachalots, en tant que seule espèce déprédatrice, variaient de 24 % (capitaine 1) à 100 % (capitaine 27). À Crozet, le succès de pêche moyen variait de 70 ± 91 kg.h⁻¹ (capitaine 27) à 530 ± 204 kg.h⁻¹ (capitaine 29). Les fréquences d'interaction variaient de 10 % (capitaine 14) à 47 % (capitaine 1) dans le cas des cachalots, et de 25 % (capitaines 21 et 22) à 100 % (capitaine 29) avec les orques (seules ou en co-occurrence avec les cachalots).

Tableau 8. Description et résumé statistique des 13 descripteurs de sessions de virage, utilisés pour l'identification des comportements de pêche à l'échelle de la session de virage, et des descripteurs d'optimalité. Les moyennes et les écarts-types ont été calculés (*i.e.*, sessions de virage) pour les deux ZEEs étudiées : Kerguelen et Crozet.

		KERGUELEN (N = 5 169 sessions de virage)			CROZET (N = 1 636 sessions de virage)	
		Unité	Moyenne ± SD	Gamme	Moyenne ± SD	Gamme
Descripteurs temporels	<i>Prop.temps. Virage</i>	%	77 ± 9	[13 - 99]	65 ± 15	[15 - 100]
	<i>Prop.temps. Déplacement</i>	%	23 ± 9	[0.7 - 87]	35 ± 15	[0.30 - 85]
Descripteurs spatiaux	<i>Étendue spatiale</i>	nb de zones/h	0.10 ± 0.05	[0.01 - 0.52]	0.14 ± 0.08	[0.02 - 0.57]
	<i>Densité effort. Pêche</i>	nb d'hameçons (x 10 ³)/zone	19 ± 9	[3 - 66]	13 ± 8	[2 - 63]
	<i>Distance parcourue. par.heure</i>	km/h	1.38 ± 1.00	[0.08 - 8.43]	2.72 ± 2.23	[0.12 - 12.04]
	<i>Inter.distance. Virage</i>	km	25.86 ± 20.66	[1.49 - 254.43]	50.42 ± 53.00	[1.59 - 491.36]
	<i>Distance après. session.virage</i>	km	43.94 ± 89.18	[0.02 - 676.55]	47.70 ± 70.61	[0.34 - 477.10]
	<i>Ratio.session.virage. réelle.optimal</i>	sans unité	1.53 ± 0.75	[1 - 10.57]	1.42 ± 0.59	[1 - 7.02]
Descripteurs opérationnels	<i>Nb.palangres. par.heure</i>	nb de palangres virées/h	0.19 ± 0.05	[0.05 - 0.64]	0.24 ± 0.09	[0.06 - 0.76]
	<i>Longueur. Palangre</i>	km	9.64 ± 2.45	[2.40 - 20.58]	6.97 ± 2.49	[1.80 - 18.90]
	<i>Profondeur</i>	m	1164 ± 294	[523 - 1,992]	1,083 ± 340	[517 - 1,922]
	<i>Temps.de. Pêche</i>	h/palangre	1344 ± 522	[371 - 7,676]	1,554 ± 958	[294 - 10,703]
	<i>Vitesse remontée</i>	nb d'hameçons/min	32.22 ± 6.72	[7.44 - 92.15]	34.02 ± 8.94	[10.45 - 86.87]
Biomasse.par.heure		kg/h	331.26 ± 161.76	[0 - 1,497.00]	198.83 ± 191.33	[0 - 1,736.65]
Expérience		nb de campagnes en mer	8.27 ± 6.23	[1 - 26]	6.05 ± 4.68	[1 - 20]

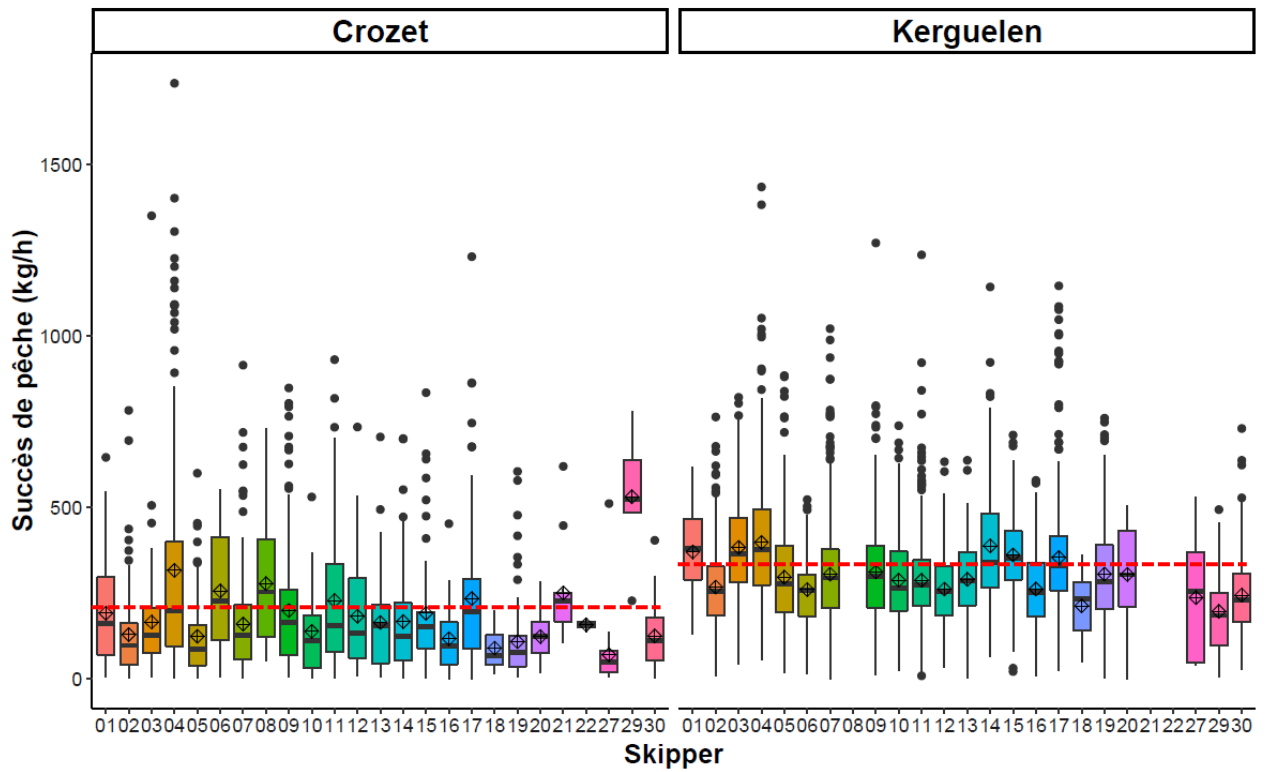


Figure 21. Boxplots du succès de pêche par session de virage pour chacun des capitaines à Kerguelen (N = 5 169 sessions) et Crozet (N = 1 636 sessions). La valeur moyenne pour l'ensemble des sessions de virage (lignes en pointillés rouge), les valeurs extrêmes (points noirs) et moyennes pour chaque capitaine (losanges noirs) sont également représentées.

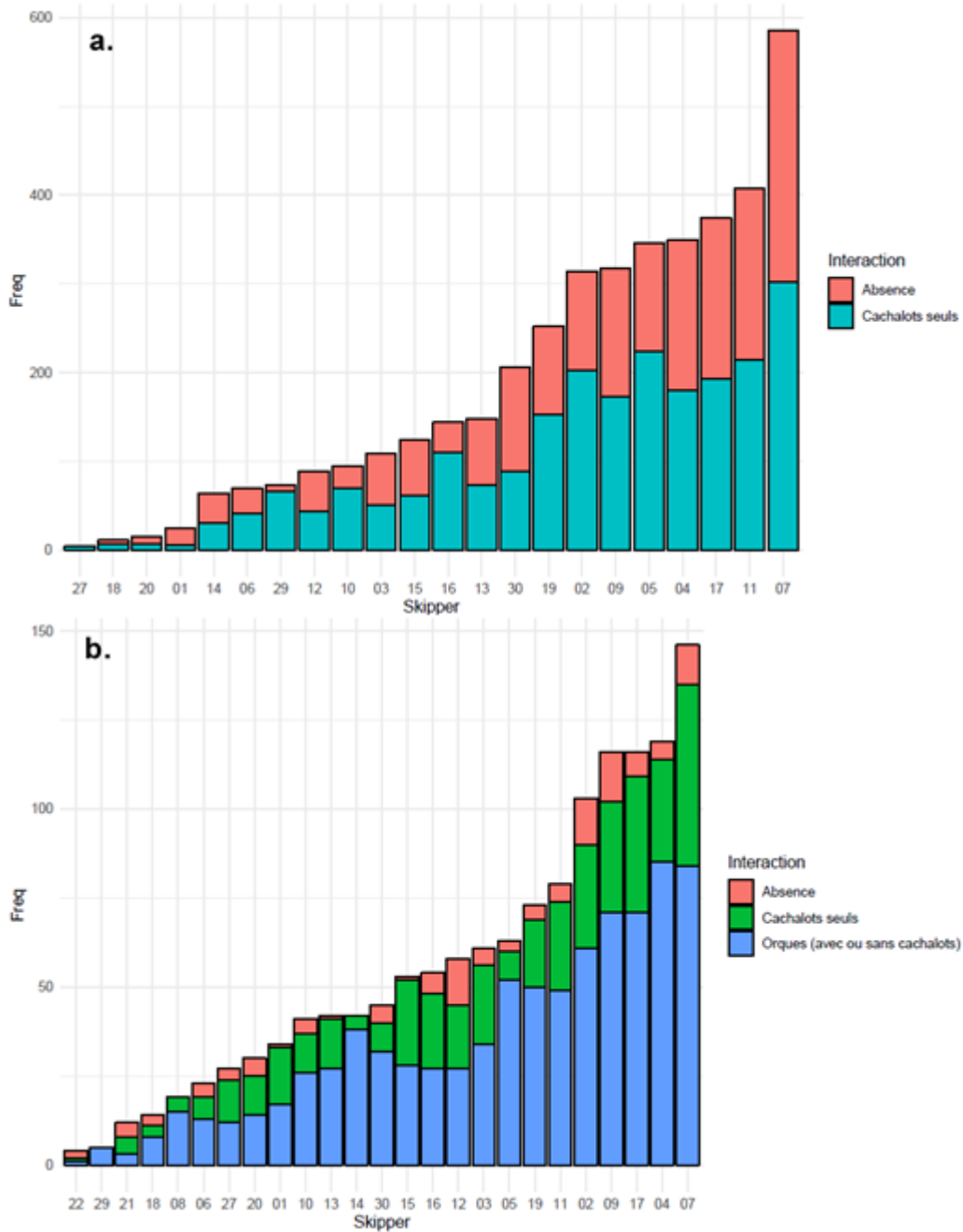


Figure 22. Barplots de la fréquence absolue des sessions de virage où des interactions ne sont pas survenues (Absence) et où elles sont survenues avec les cachalots uniquement (Cachalots seuls) et avec les orques quelle que soit la présence des cachalots (Orques) à a. Kerguelen (N = 5 169 sessions) et b. Crozet (N = 1 636 sessions). Les capitaines sont rangés dans l'ordre croissant de leur nombre total de sessions de virage effectuées reflétant leur expérience de pêche.

3.2. Identification des types de comportement de pêche

Les 13 descripteurs du comportement de pêche ont pu être résumés en deux composantes principales pour Kerguelen et Crozet, retenant respectivement 45 % et 54 % de la variance totale (Fig. 23).

À Kerguelen, la première composante principale, comptabilisant 29 % de la variance totale, était positivement corrélée avec *Prop.temps.déplacement*, *Distance.parcourue.par.heure*, *Inter.distance.virage*, *Nb.palangres.par.heure*; et négativement corrélée à *Prop.temps.virage* et *Longueur.palangre* (Tableau 9). Les hautes valeurs sur cet axe sont associées aux sessions de virage durant lesquelles les capitaines avaient des temps de déplacement élevés, des temps limités en opérations de virage et utilisaient plus de palangres mais plus courtes (Fig. 24a.). La deuxième composante principale (15 % de la variance totale) était pour sa part positivement corrélée à *Densité.opérations.virage*, *Inter.distance.virage*, *Distance.après.virage*; et négativement corrélée à *Étendue spatiale* (Tableau 9). Cet axe distingue les sessions dont les opérations de virage étaient spatialement dispersées de celles où elles étaient spatialement concentrées malgré des distances plus grandes parcourues entre les opérations de virage et entre la session de virage et de filage (Fig. 24a.).

À Crozet, la première composante principale (37 % de la variance totale) était positivement corrélée avec *Prop.temps.déplacement*, *Distance.parcourue.par.heure*, *Étendue spatiale*, *Inter.distance.virage*, *Vitesse.remontée*; et négativement corrélée à *Prop.temps.virage*, *Densité.opérations.virage* et *Longueur.palangre* (Tableau 9). Cet axe distingue les sessions dont les opérations de virage rapides et spatialement dispersées de celles dont les opérations de virage étaient plus lentes et spatialement concentrées (Fig. 24b.). La deuxième composante principale (18 % de la variance totale) était positivement corrélée à *Profondeur*, *Temps.de.pêche*; et négativement corrélée à *Nb.palangres.par.heure* (Tableau 9). Cet axe sépare donc les sessions avec un nombre moins important de palangres plus profondes et restant en mer plus longtemps de celles où un plus grand nombre de palangres était utilisé mais restaient moins longtemps au fond et à des profondeurs plus faibles (Fig. 24b.).

Une classification hiérarchique ascendante des scores obtenus des composantes principales a révélé l'existence de 5 et 6 types de comportements à l'échelle de la session de virage pour, respectivement, Kerguelen et Crozet (Fig. 24 et 25).

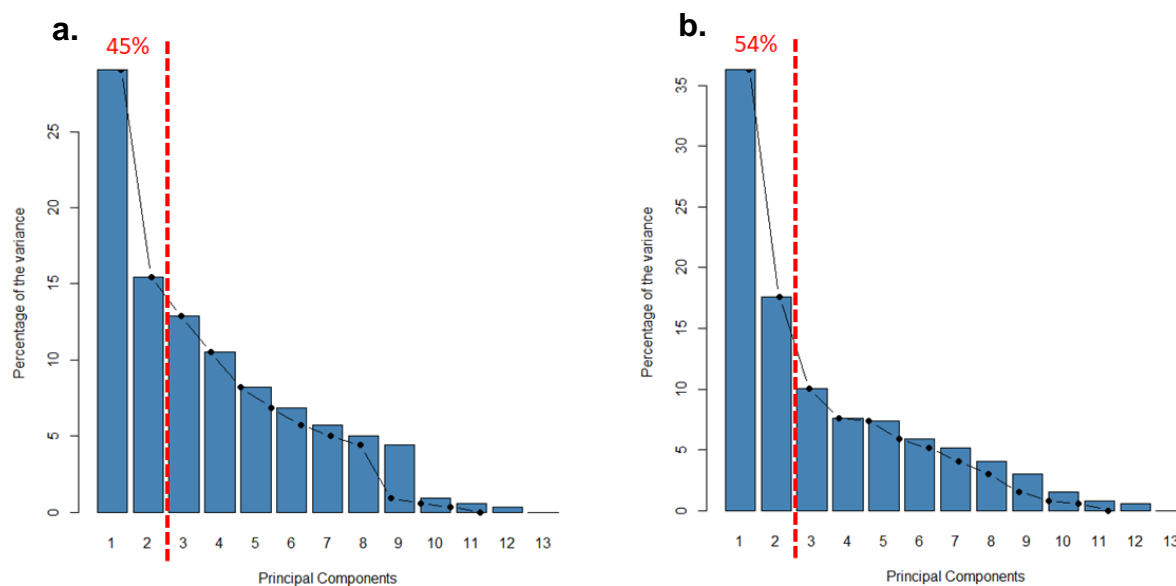


Figure 23. Pourcentage de la variance totale expliquée par chaque composante principale pour a. la ZEE de Kerguelen (N = 5 169 sessions de virage) et b. la ZEE de Crozet (N = 1 636 sessions de virage). Les deux premières composantes principales ont été retenues pour les deux ZEEs.

Tableau 9. Coefficients de corrélations des relations entre chacun des descripteurs et les composantes principales retenues ($P < 0.05$). La contribution de chaque descripteur pour chacune des deux composantes principales est spécifiée entre parenthèses. Les contributions les plus importantes sont en gras.

Descripteurs des sessions de virage	KERGUELEN (N = 5 169 sessions de virage)		CROZET (N = 1 636 sessions de virage)	
	PC1 (29 %)	PC2 (15 %)	PC1 (37 %)	PC2 (18 %)
Descripteurs temporels				
<i>Prop.temps.virage</i>	-0.79 (17 %)	-0.29 (4 %)	-0.82 (16 %)	-0.25 (3 %)
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.79 (17 %)	0.29 (4 %)	0.87 (16 %)	0.25 (3 %)
Descripteurs spatiaux				
<i>Étendue spatiale</i>	0.56 (8 %)	-0.53 (14 %)	0.65 (9 %)	-0.27 (3 %)
<i>Densité.opérations.virage</i>	-0.53 (7 %)	0.57 (16 %)	-0.70 (10 %)	0.20 (2 %)
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	0.78 (16 %)	0.29 (4 %)	0.83 (14 %)	0.30 (4 %)
<i>Inter.distance.virage</i>	0.65 (11 %)	0.54 (14 %)	0.62 (8 %)	0.57 (14 %)
<i>Distance.après.session.virage</i>	-0.03 (0.02 %)	0.42 (9 %)	-0.10 (0.2 %)	0.23 (2 %)
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimal</i>	0.08 (0.2 %)	0.30 (5 %)	-0.11 (0.2 %)	ns
Descripteurs opérationnels				
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.60 (9 %)	-0.49 (12 %)	0.45 (4 %)	-0.77 (26 %)
<i>Longueur.palangre</i>	-0.54 (8 %)	0.41 (8 %)	-0.65 (9 %)	0.48 (10 %)
<i>Profondeur</i>	-0.12 (0.4 %)	0.21 (2 %)	-0.32 (2 %)	0.62 (17 %)
<i>Temps.de.pêche</i>	0.13 (0.5 %)	0.38 (7 %)	0.36 (3 %)	0.60 (16 %)
<i>Vitesse.remontée</i>	0.44 (5 %)	0.10 (0.5 %)	0.63 (8 %)	-0.09 (0.4 %)

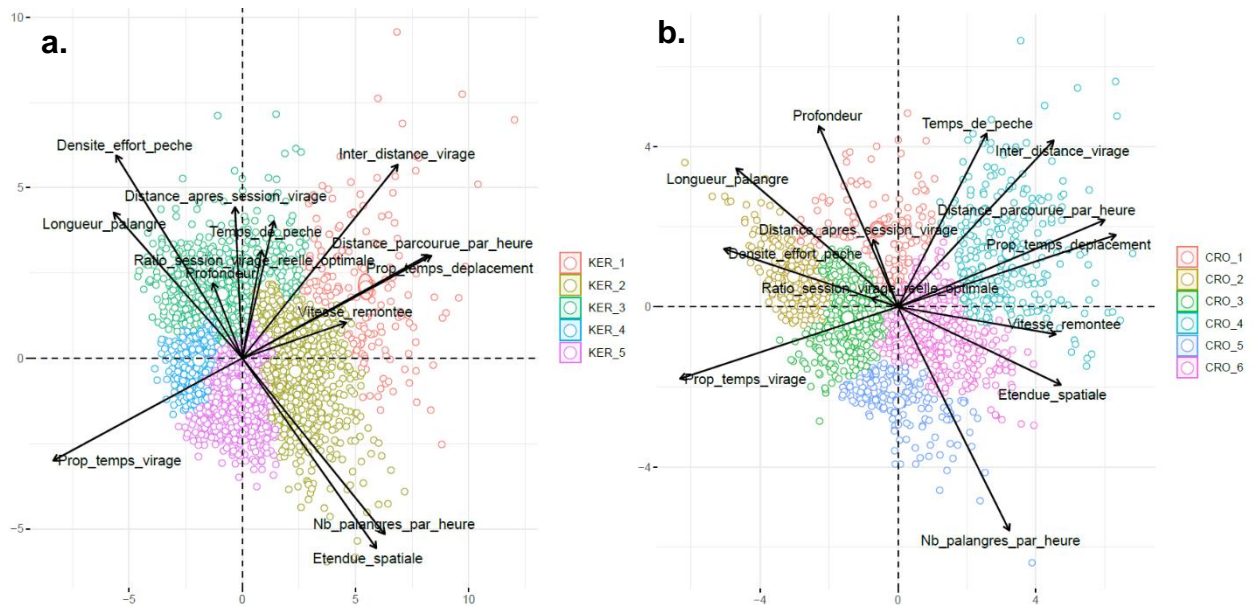


Figure 24. Projection des 13 descripteurs des sessions de virage et des observations (*i.e.*, sessions de virage) dans l'espace euclidien des composantes principales pour a. la ZEE de Kerguelen (N = 5 169 sessions) et b. la ZEE de Crozet (1 636 sessions). La première composante est sur l'axe horizontal, et la seconde composante sur l'axe vertical. Les observations sont colorées selon le type de comportement de pêche identifié par l'analyse de classification hiérarchique ascendante. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance à 95 % autour des moyennes des groupes.

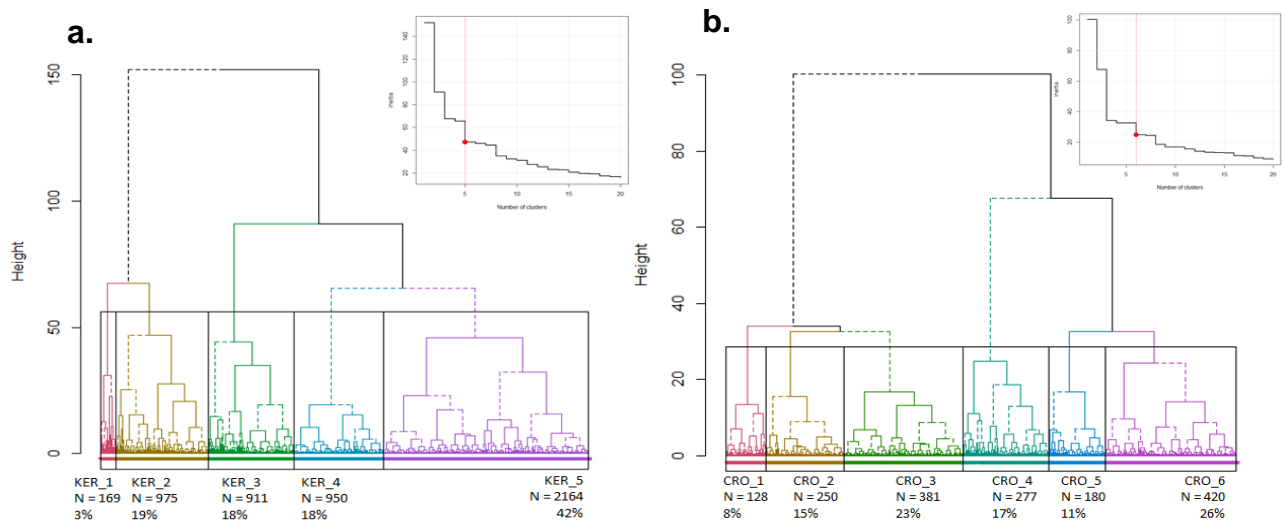


Figure 25. Dendrogrammes issus de la classification hiérarchique ascendante effectuée sur les descripteurs des sessions de virage avec: a. 5 groupes pour la ZEE de Kerguelen (N = 5 169 sessions) et b. 6 groupes pour la ZEE de Crozet (N = 1 636 sessions). La méthode de classification hiérarchique de Ward et la fonction de distance euclidienne ont été utilisées sur les scores des principales composantes retenues. L’inertie enregistrée pour chaque groupe est représentée (coin supérieur droit). La référence et la couleur associées, et la composition des sessions de virage sont spécifiés pour chaque groupe. Les tableaux 1 et 2 donnés en Annexe 5 fournissent la description des groupes obtenus pour, respectivement, la ZEE de Kerguelen et celle de Crozet.

3.3 Description des types de comportement de pêche identifiés

À Kerguelen, les sessions de virage des groupes KER_1 (3 % de toutes les sessions) et KER_2 (19 % de toutes les sessions) étaient similaires dans leurs descripteurs spatio-temporels à l’exception des distances parcourues et les capitaines opéraient différemment. Ces derniers passaient plus de 25 % du temps à se déplacer et moins de 75 % du temps à virer. Leurs opérations de virage étaient spatialement dispersées. Un plus grand nombre de palangres mais plus courtes était filé à des profondeurs plus faibles et viré à des plus grandes vitesses. Contrairement aux capitaines du groupe KER_2, les capitaines du groupe KER_1 parcouraient plus de distance aussi bien qu’au sein des sessions de virage qu’après les sessions de virage avant de commencer une session de filage, et par conséquent les palangres restaient au fond plus longtemps (Fig. 24a. et 26a. et Tableaux 10, Annexe 5: Tableau 1).

Les groupes KER_3 (18 % de toutes les sessions), KER_4 (18 % de toutes les sessions) et KER_5 (42 % de toutes les sessions) étaient similaires dans leurs descripteurs temporels et

opérationnels mais les capitaines se déplaçaient différemment. Ils passaient moins de 25 % du temps à se déplacer et plus de 75 % du temps à virer. Un plus faible nombre de palangres mais plus longues était filé à des profondeurs plus grandes et viré à des vitesses plus faibles. Les opérations de virage des groupes KER_3 et KER_4 étaient spatialement concentrées. Contrairement aux capitaines du groupe KER_4, ceux du groupe KER_3 parcouraient plus de distance au sein des sessions de virage et, en particulier, après les sessions de virage avant de commencer une session de filage. Les opérations de virage du groupe KER_5 étaient spatialement dispersées mais les capitaines parcouraient moins de distance.

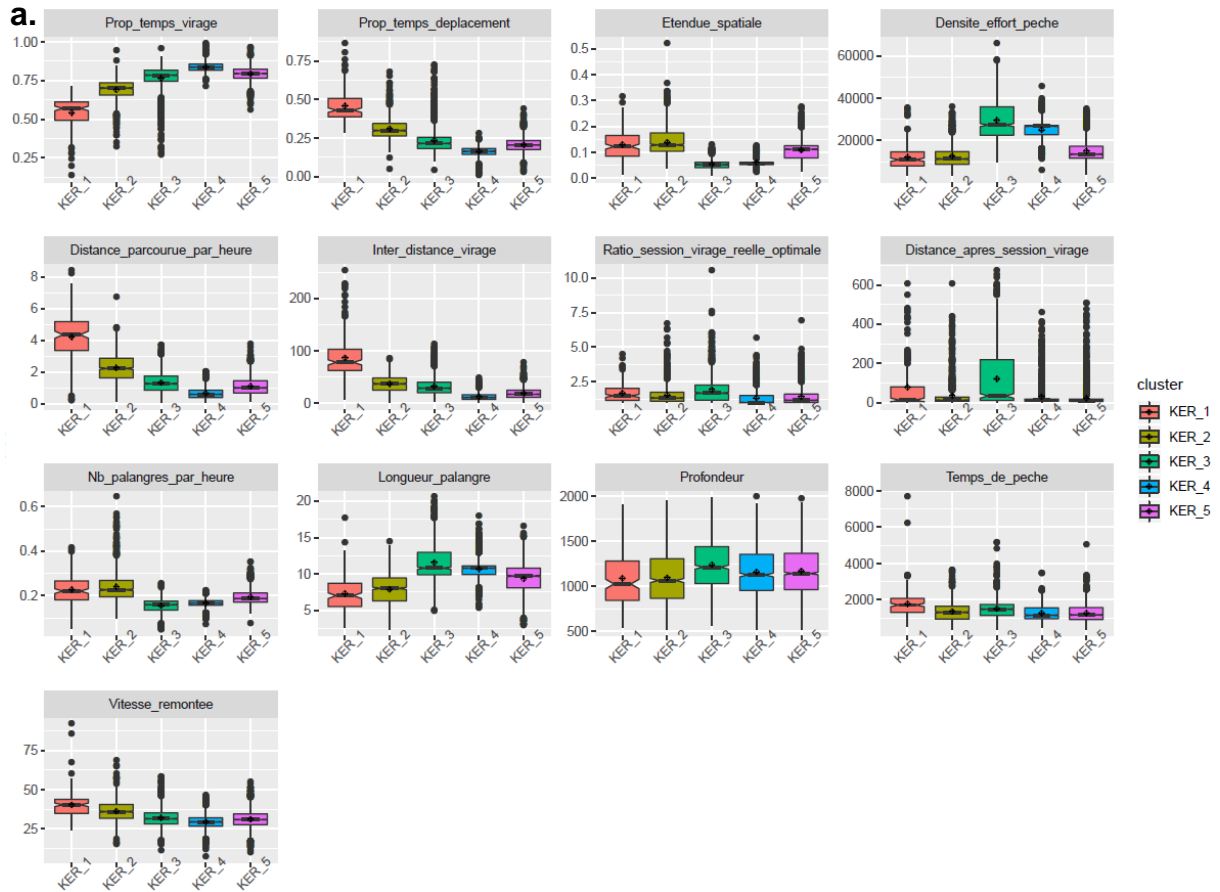
À Crozet, les capitaines du groupe CRO_1 (8 % de toutes les sessions) passaient 60 % du temps à virer et 40 % du temps à se déplacer. Les opérations de virage étaient spatialement concentrées. Un plus faible nombre de palangres mais plus longues était filé à des profondeurs plus grandes pour un temps de pêche plus long et viré à des vitesses plus faibles. Les capitaines effectuaient des plus grandes distances après les sessions de virage avant de commencer une nouvelle session de filage (Fig. 24b. et 26b. et les Tableaux 11, Annexe 5: Tableau 2).

Les groupes CRO_2 (15 % de toutes les sessions) et CRO_3 (23 % de toutes les sessions) étaient similaires dans leurs descripteurs spatio-temporels et opérationnels. Les capitaines passaient plus de 75 % du temps à virer et moins de 25 % du temps à se déplacer. Ils parcouraient les distances les plus faibles et leurs palangres étaient en pêche moins longtemps et étaient virées à des vitesses plus faibles. Contrairement aux capitaines du groupe CRO_3, ceux du groupe CRO_2 exploitaient l'espace de manière plus concentrée, en virant encore moins de palangres mais plus longues et plus profondes.

Le groupe CRO_4 (17 % de toutes les sessions) est particulièrement, contrairement aux autres groupes, caractérisé par: une minimisation du temps passé en virage (< 50 %) et une maximisation du temps passé en déplacement (> 50 %), des opérations de virage spatialement plus dispersées étant donné les plus grandes distances parcourues, un plus long temps de pêche et une vitesse de virage la plus élevée.

Les groupes CRO_5 (11 % de toutes les sessions) et CRO_6 (26 % de toutes les sessions) étaient similaires dans leurs descripteurs spatio-temporels et opérationnels. Les capitaines passaient entre 60 et 70 % du temps à virer et entre 30 et 40 % du temps passé, à se déplacer. Les opérations de virage étaient spatialement dispersées. Un plus grand nombre de palangres mais plus courtes était filé à des profondeurs plus faibles et viré à des vitesses moyennes. Contrairement aux opérations de virage du groupe CRO_6, celles du groupe CRO_5 étaient spatialement plus concentrées car les capitaines effectuaient moins de distances et utilisaient

encore plus de palangres qui étaient les plus courtes, filées à des profondeurs les plus faibles et qui étaient en pêche moins longtemps.



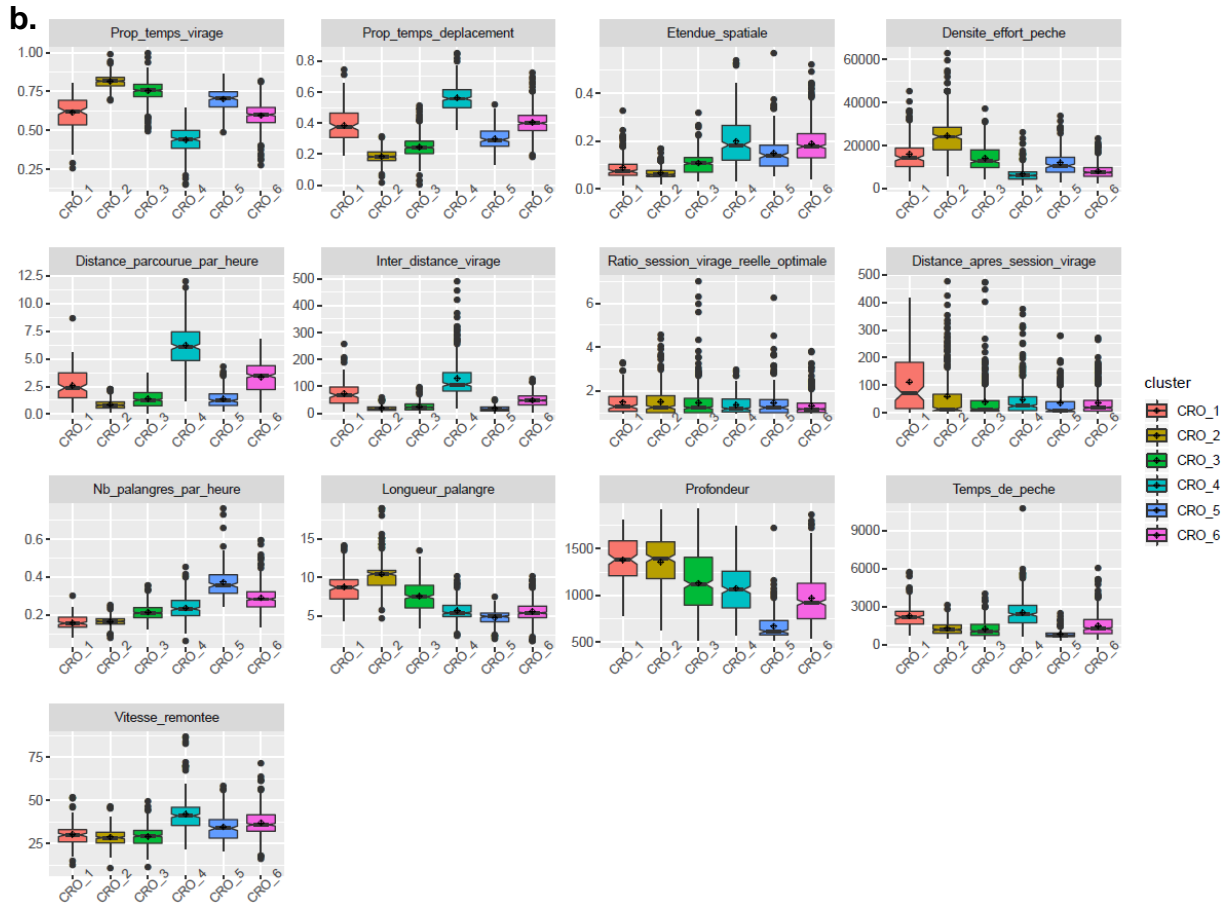


Figure 26. Boxplots des descripteurs de sessions de virage pour chaque type de comportement de pêche pour a. la ZEE de Kerguelen (N = 5 169 sessions) et b. la ZEE de Crozet (N = 1 636 sessions). Les valeurs extrêmes et les valeurs moyennes des descripteurs pour chaque type sont représentés par, respectivement, des points et les losanges noirs.

Tableau 10. Synthèse des différents comportements de pêche et leurs indicateurs d'optimalité respectifs (e.g., succès de pêche, fréquences de sessions en interaction avec les cachalots et expérience du capitaine) pour chaque type de comportement de pêche identifié au sein de la ZEE de Kerguelen (N = 5 169 sessions). +++ / --- indiquent une différence de moyenne significativement positive / négative ($P < 0.05$) relativement à la moyenne des sessions de virage, + / - indiquent une différence positive / négative mais non significative ($0.05 < P < 0.10$), et ns indique qu'il n'y a aucune différence ($P > 0.10$). Cf. Figures 26a. et 27a. et Annexe 5: Tableau 1 pour plus de détails sur la visualisation des boxplots de chaque descripteur de sessions de virage et des indicateurs d'optimalité et les comparaisons entre chaque type de pêche et la moyenne globale. Cf. Figure 28a. et Tableau 12 pour plus de détails sur le modèle de régression logistique binomiale sur les fréquences de sessions en interaction avec les cachalots.

		<i>KER_1</i>	<i>KER_2</i>	<i>KER_3</i>	<i>KER_4</i>	<i>KER_5</i>
Descripteurs temporels	<i>Prop.temps.virage</i>	---	---	ns	+++	+++
	<i>Prop.temps.déplacement</i>	+++	+++	ns	---	---
Descripteurs spatiaux	<i>Étendue.spatale</i>	+++	+++	---	---	+++
	<i>Densité.opérations.virage</i>	---	---	+++	+++	---
	<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	+++	+++	-	---	---
	<i>Inter.distance.virage</i>	+++	+++	+++	---	---
	<i>Distance.après.session.virage</i>	+++	---	+++	---	---
	<i>Ratio.session.virage.réelle.optmale</i>	+++	ns	+++	---	---
Descripteurs opérationnels	<i>Nb.palangres.par.heure</i>	+++	+++	---	---	+++
	<i>Longueur.palangre</i>	---	---	+++	+++	---
	<i>Profondeur</i>	---	---	+++	ns	ns
	<i>Temps.de.pêche</i>	+++	ns	+++	---	---
	<i>Vitesse.remontée</i>	+++	+++	ns	---	---
Biomasse.par.heure		+	+++	---	---	+++
Fréq.sessions.cachalots.seuls		74 % [67 % - 80 %]	59 % [56 % - 62 %]	64 % [61 % - 67 %]	53 % [50 % - 56 %]	51 % [49 % - 53 %]
Fréq.sessions.orques						
Expérience		+++	+++	ns	---	---

Tableau 11. Synthèse des différents comportements de pêche et leurs indicateurs d'optimalité respectifs (e.g., succès de pêche, fréquences de sessions en interaction avec les odontocètes et expérience du capitaine) pour chaque type de comportement de pêche identifiée au sein de la ZEE de Crozet (N = 1 636 sessions). +++ / --- indiquent une différence de moyenne significativement positive / négative ($P < 0.05$) relativement à la moyenne des sessions de virage, + / - indiquent une différence positive / négative mais non significative ($0.05 < P < 0.10$), et ns indique qu'il n'y a aucune différence ($P > 0.10$). Cf. Figures 26b. et 27b. et Annexe 5: Tableau 2 pour plus de détails sur la visualisation des boxplots de chaque descripteur de sessions de virage et des indicateurs d'optimalité et les comparaisons entre chaque type de pêche et la moyenne globale. Cf. Figure 28b. et Tableau 13 pour plus de détails sur le modèle de régression logistique multinomiale sur les fréquences de sessions en interaction avec les odontocètes.

		<i>CRO_1</i>	<i>CRO_2</i>	<i>CRO_3</i>	<i>CRO_4</i>	<i>CRO_5</i>	<i>CRO_6</i>
Descripteurs temporels	<i>Prop.temps.virage</i>	---	+++	+++	---	+++	---
	<i>Prop.temps.déplacement</i>	+++	---	---	+++	---	+++
Descripteurs spatiaux	<i>Étendue.spataiale</i>	---	---	---	+++	ns	+++
	<i>Densité.opérations.virage</i>	+++	+++	+++	---	ns	---
	<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	ns	---	---	+++	---	+++
	<i>Inter.distance.virage</i>	+++	---	---	+++	---	ns
Descripteurs opérationnels	<i>Distance.après.session.virage</i>	+++	+	---	ns	---	---
	<i>Ratio.session.virage.réelle.optimale</i>	ns	+	ns	---	ns	---
	<i>Nb.palanges.par.heure</i>	---	---	---	ns	+++	+++
	<i>Longueur.palange</i>	+++	+++	+++	---	---	---
Descripteurs opérationnels	<i>Profondeur</i>	+++	+++	+++	ns	---	---
	<i>Temps.de.pêche</i>	+++	---	---	+++	---	ns
	<i>Vitesse.remontée</i>	---	---	---	+++	ns	+++
	Biomasse.par.heure	---	---	---	---	+++	+++
Fréq.sessions.cachalots.seuls		30 %	42 %	35 %	22 %	15 %	34 %
		[22 % - 39 %]	[39 % - 50 %]	[30 % - 40 %]	[18 % - 28 %]	[10 % - 21 %]	[30 % - 39 %]
Fréq.sessions.orques		64 %	42 %	52 %	75 %	79 %	59 %
		[55 % - 71 %]	[38 % - 59 %]	[48 % - 58 %]	[70 % - 80 %]	[71 % - 85 %]	[54 % - 64 %]
Expérience		ns	-	---	+	ns	+++

3.4 Lien entre le type de comportement de pêche et le succès de pêche, les interactions et « l'effet capitaine »

Le succès de pêche des types de comportement KER_3 et KER_4 était significativement inférieur à celui observé globalement pour toutes les sessions de virage menées à Kerguelen, alors que l'inverse était observé pour les types de pêche KER_2 et KER_5. Celui du type de comportement KER_1 était supérieur mais non significativement différent (car N = 169 soit 3 % de l'ensemble des sessions) de la moyenne de l'ensemble des sessions (Fig. 27a. et les Tableaux 10, Annexe 5: Tableau 1). Les fréquences d'interaction avec les cachalots lors de pêche de type KER_5 étaient plus faibles, celles des groupes KER_2 et KER_4 moyennes, et celles des groupes KER_1 et KER_3 plus élevées (Fig. 28a. et Tableau 12). L'expérience du capitaine des types de comportement KER_1 et KER_2 était significativement supérieure et celle des types KER_4 et KER_5 significativement inférieure à celle observée globalement pour l'ensemble des sessions de virage (Fig. 27a. et les Tableaux 10, Annexe 5: Tableau 1).

À Crozet, le succès de pêche moyen des groupes CRO_5 et CRO_6 était significativement supérieur et celui des autres groupes significativement inférieur au succès de pêche moyen de l'ensemble des sessions de virage (Fig. 27b. et les Tableaux 11, Annexe 5: Tableau 2). Les fréquences d'interaction avec les cachalots étaient plus faibles pour les groupes CRO_4 et CRO_5, moyennes pour les groupes CRO_1, CRO_3 et CRO_6, et plus élevées pour le groupe CRO_2. Cependant, les fréquences d'interaction avec les orques étaient plus faibles pour les groupes CRO_2 et CRO_3, moyennes pour les groupes CRO_1 et CRO_6, et plus élevées pour les groupes CRO_4 et CRO_5 (Fig. 28b. et Tableau 13). L'expérience du capitaine du type de comportement CRO_6 était significativement supérieure et celle du groupe CRO_3 significativement inférieure à l'expérience moyenne de l'ensemble des sessions. L'expérience du capitaine des sessions du groupe CRO_4 tendait à être plus élevée que l'expérience moyenne, et celle du groupe CRO_2 à être plus faible (Fig. 27b. et les Tableaux 11, Annexe 5: Tableau 2).

La diversité des types de pêche employée ne présentait pas d'évolution significative pour Kerguelen et diminuait de manière significative avec l'expérience du capitaine de manière à favoriser un ou quelques types en particulier pour Crozet. Ce changement en fonction de l'expérience du capitaine était similaire pour les deux et trois types de situation d'interaction, respectivement à Kerguelen et Crozet. En revanche, la diversité de pêche tendait à être plus élevée en présence de cachalots à Kerguelen et était significativement plus élevée en présence d'orques à Crozet (par rapport à *Type = Absence*) et ce, quelle que soit l'expérience du capitaine (Fig. 29 et Tableaux 14 et 15).

Cependant, les comportements de pêche variaient entre capitaines de même niveau d'expérience et ce, pour les deux ZEEs (Fig. 30 et Tableau 16). Par exemple, à Kerguelen, l'effort de pêche durant les sessions menées par les capitaines les plus expérimentés (*Expérience* ≥ 15 campagnes) était spatialement concentré dans le cas du capitaine 7, mais spatialement diffus dans le cas du capitaine 4. Des tendances similaires ont été observées à Crozet chez ces mêmes capitaines les plus expérimentés (*Expérience* ≥ 10 campagnes).

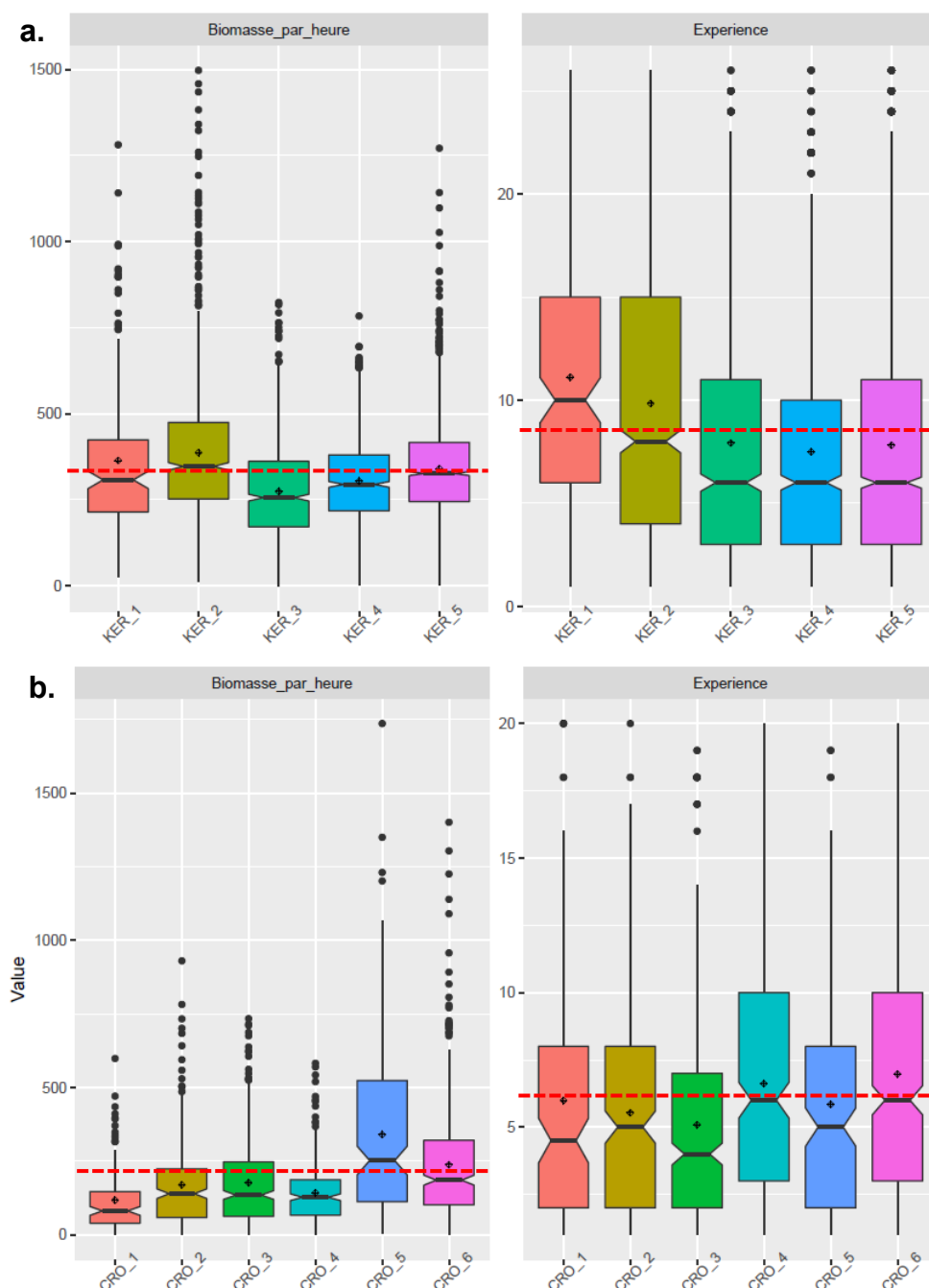


Figure 27. Boxplots du succès de pêche et du niveau d'expérience du capitaine pour chaque type de comportement de pêche pour a. la ZEE de Kerguelen (N = 5 169 sessions) et b. la ZEE de Crozet (N = 1 636 sessions). Les valeurs extrêmes et moyennes de toutes les sessions de virage combinées et celles pour chaque type de comportement de pêche sont respectivement représentées par des points noirs, des lignes en pointillés rouges et des losanges noirs.

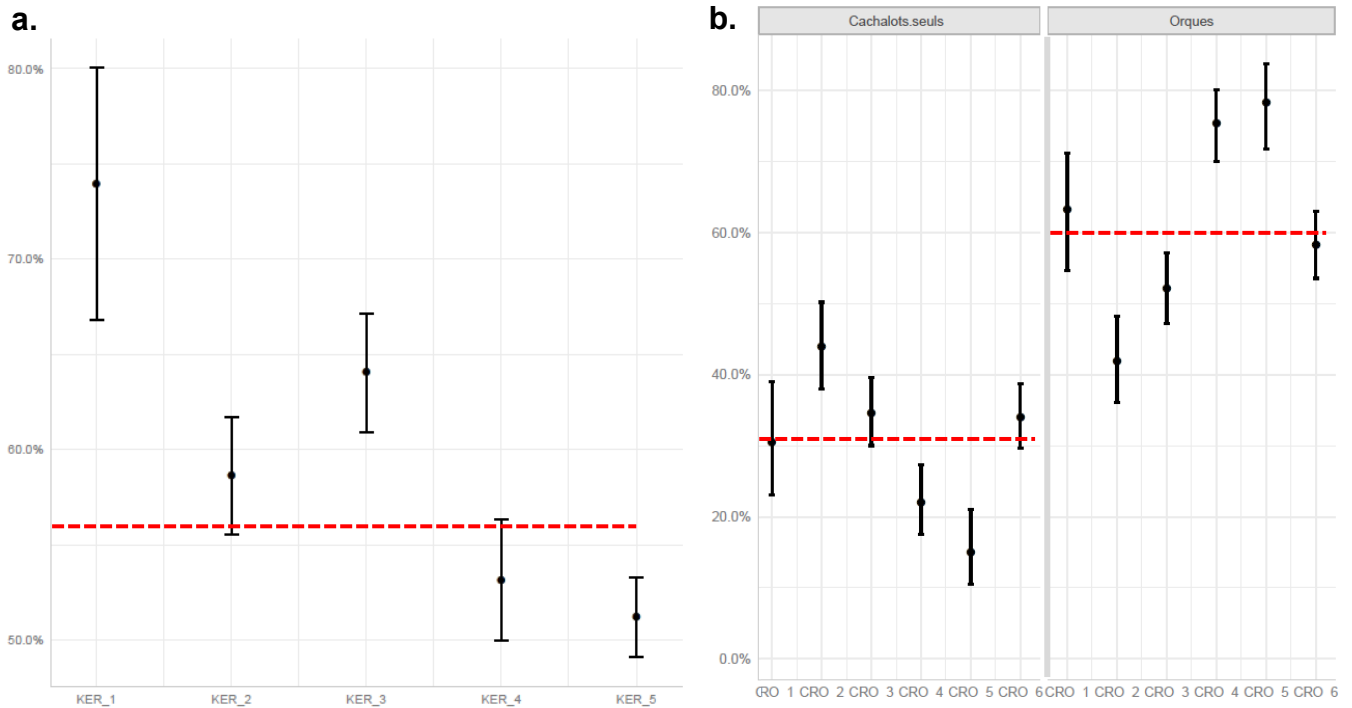


Figure 28. Valeurs et intervalles de confiance à 95 % issus de modèles de régression logistique de prédiction de la proportion des sessions de virage où des interactions avec des odontocètes sont susceptibles de survenir selon les types de comportement de pêche : a. modèle binomial d'interactions avec des cachalots seuls à Kerguelen (N = 5 169 sessions) et b. modèle multinomiale d'interactions avec des cachalots seuls et avec les orques à Crozet (N = 1 636 sessions). Voir les tableaux 12 et 13 pour plus de détails sur les modèles de régression logistique.

Tableau 12. Prédications du modèle de régression logistique binaire sur les proportions de sessions de virage en présence de *Cachalots seuls* en fonction du type de comportement de pêche (*Groupe*) en tant que prédicteur discret à Kerguelen (N = 5 169 sessions). L'intercept représente le groupe KER_1.

KERGUELEN (N = 5 169 sessions de virage)						
Groupe	Absence N (%)	Cachalots seuls N (%)	Valeur prédite Cachalots seuls	SE	Z	P
<i>Intercept (KER_1)</i>	44 (1.9)	125 (4.3)	1.04	0.18	5.96	< 0.001
<i>KER_2</i>	403 (17.7)	572 (19.8)	-0.69	0.19	-3.71	< 0.001
<i>KER_3</i>	327 (14.4)	584 (20.2)	-0.46	0.19	-2.46	0.01
<i>KER_4</i>	445 (19.6)	505 (17.4)	-0.92	0.19	-4.91	< 0.001
<i>KER_5</i>	1056 (46.4)	1108 (38.3)	-1.0	0.18	-5.52	< 0.001

Tableau 13. Prédications du modèle de régression logistique multinomiale sur les proportions de sessions de virage de type d'interaction *Cachalots seuls* et *Orques* en fonction de la type de comportement de pêche (*Groupe*) en tant que prédicteur discret à Crozet (N = 1 636 sessions). L'intercept représente le groupe CRO_1.

CROZET (N = 1 636 sessions de virage)						
Groupe	Absence N (%)	Cachalots seuls N (%)	Valeur Cachalots seuls	SE	Z	P
<i>Intercept (CRO_1_Cachalots_seuls)</i>	8 (6.2)	39 (30.5)	1.58	0.39	4.08	< 0.001
<i>CRO_2_Cachalots_seuls</i>	35 (14.0)	110 (44.0)	-0.44	0.43	-1.01	0.31
<i>CRO_3_Cachalots_seuls</i>	50 (13.1)	132 (34.6)	-0.61	0.42	-1.45	0.15
<i>CRO_4_Cachalots_seuls</i>	7 (2.5)	61 (22.0)	0.58	0.56	1.04	0.30
<i>CRO_5_Cachalots_seuls</i>	12 (6.7)	27 (15.0)	-0.77	0.52	-1.49	0.14
<i>CRO_6_Cachalots_seuls</i>	32 (7.6)	143 (34.0)	-0.09	0.43	-0.20	0.84
	Absence N (%)	Orques N (%)	Valeur Orques			
<i>Intercept (CRO_1_Orques)</i>	8 (6.2)	81 (63.3)	2.32	0.37	6.25	< 0.001
<i>CRO_2_Orques</i>	35 (14.0)	105 (42.0)	-1.22	0.42	-2.90	0.004
<i>CRO_3_Orques</i>	50 (13.1)	199 (52.2)	-0.93	0.40	-2.32	0.02
<i>CRO_4_Orques</i>	7 (2.5)	209 (75.5)	1.08	0.53	2.03	0.04
<i>CRO_5_Orques</i>	12 (6.7)	141 (78.3)	0.15	0.48	0.31	0.76
<i>CRO_6_Orques</i>	32 (7.6)	245 (58.3)	-0.28	0.42	-0.67	0.50

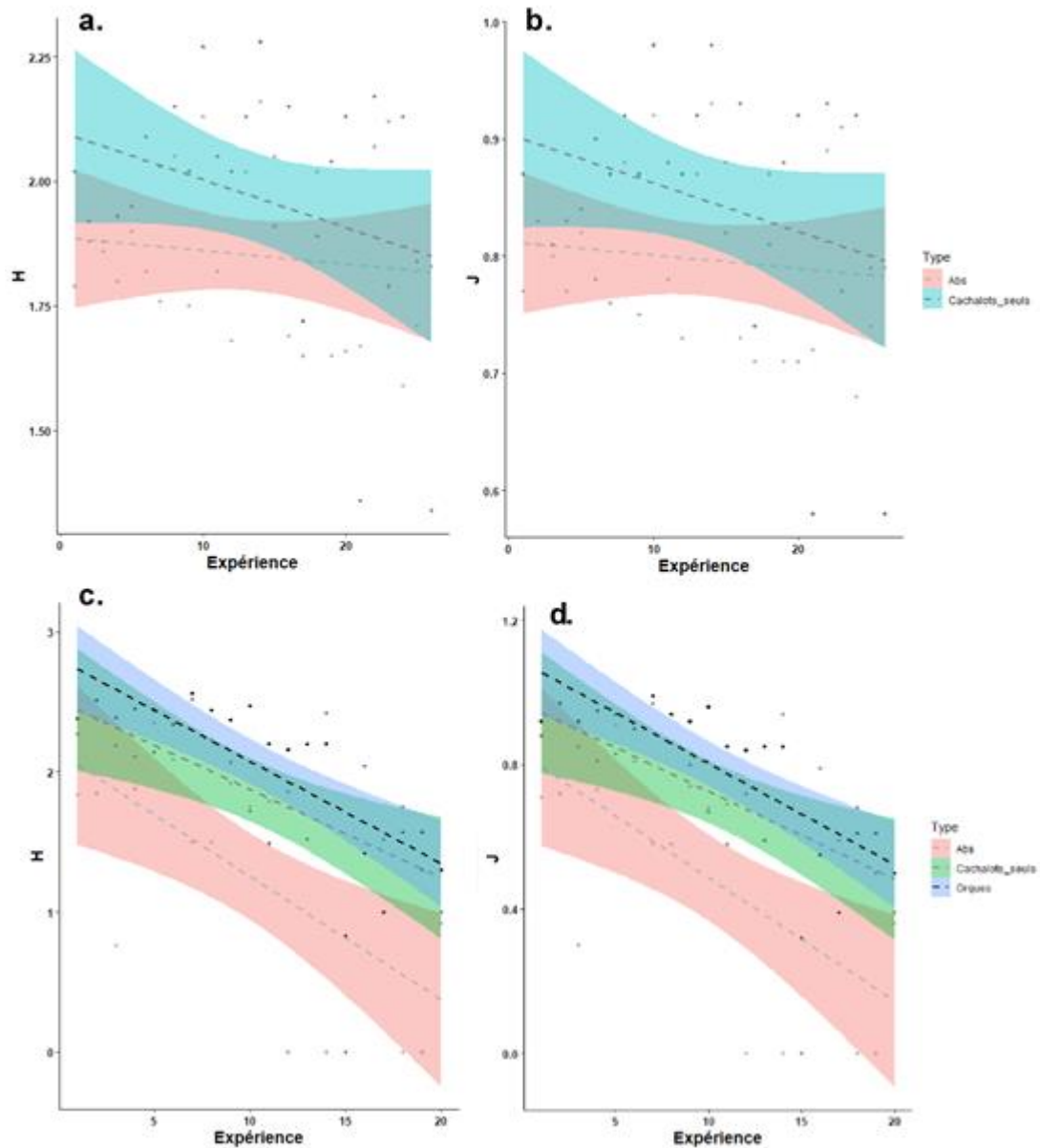


Figure 29. Droites des régressions linéaires de la relation entre l'indice de diversité de Shannon (H) pour a. Kerguelen et c. Crozet et l'indice d'équitabilité de Pielou (J) pour b. Kerguelen et d. Crozet, représentant les changements temporels en comportements de pêche, et l'expérience du capitaine selon le type de situation d'interaction (*Absence*, *Cachalots seuls* et *Orques*).

Tableau 14. Relation linéaire entre l'indice de diversité de Shannon (H) et le niveau d'expérience du capitaine (*Expérience*) en tant que prédicteur continu en tenant compte du type de situation d'interaction (*Type*) à Kerguelen (N = 5 169 sessions) et à Crozet (N = 1 636 sessions). Le type de situation d'interaction *Absence* représente l'intercept / la baseline.

	KERGUELEN (N = 5 169 sessions de virage)				CROZET (N = 1 636 sessions de virage)			
	Valeur	SE	t	P	Valeur	SE	t	P
<i>Intercept (Absence)</i>	1.89	0.08	23.39	< 0.001	2.14	0.23	9.39	< 0.001
<i>Expérience</i>	-0.003	0.005	-0.52	0.61	-0.09	0.02	-4.47	< 0.001
<i>Cachalots_seuls</i>	0.21	0.11	1.85	0.07	0.37	0.32	1.16	0.25
<i>Orques</i>					0.67	0.32	2.09	0.04
<i>Expérience:Cachalots_seuls</i>	-0.007	0.007	-0.93	0.36	0.02	0.03	0.91	0.36
<i>Expérience:Orques</i>					0.02	0.03	0.56	0.58
	Erreur type résiduelle: 0.20 R ² = 0.15				Erreur type résiduelle: 0.49 R ² = 0.58			

Tableau 15. Relation linéaire entre l'indice d'équitabilité de Piélou (J) et le niveau d'expérience du capitaine (*Expérience*) en tant que prédicteur continu en tenant compte du type de situation d'interaction (*Type*) à Kerguelen (N = 5 169 sessions) et à Crozet (N = 1 636 sessions). Le type de situation d'interaction *Absence* représente l'intercept / la baseline.

	KERGUELEN (N = 5 169 sessions de virage)				CROZET (N = 1 636 sessions de virage)			
	Valeur	SE	t	P	Valeur	SE	t	P
<i>Intercept (Absence)</i>	0.81	0.03	23.30	< 0.001	0.83	0.09	9.41	< 0.001
<i>Expérience</i>	-0.001	0.002	-0.51	0.62	-0.03	0.01	-4.47	< 0.001
<i>Cachalots_seuls</i>	0.09	0.05	1.86	0.07	0.14	0.12	1.13	0.26
<i>Orques</i>					0.26	0.12	2.06	0.04
<i>Expérience:Cachalots_seuls</i>	-0.003	0.003	-0.94	0.35	0.01	0.01	0.93	0.36
<i>Expérience:Orques</i>					0.01	0.01	0.57	0.57
	Erreur type résiduelle: 0.09 R ² = 0.15				Erreur type résiduelle: 0.19 R ² = 0.58			

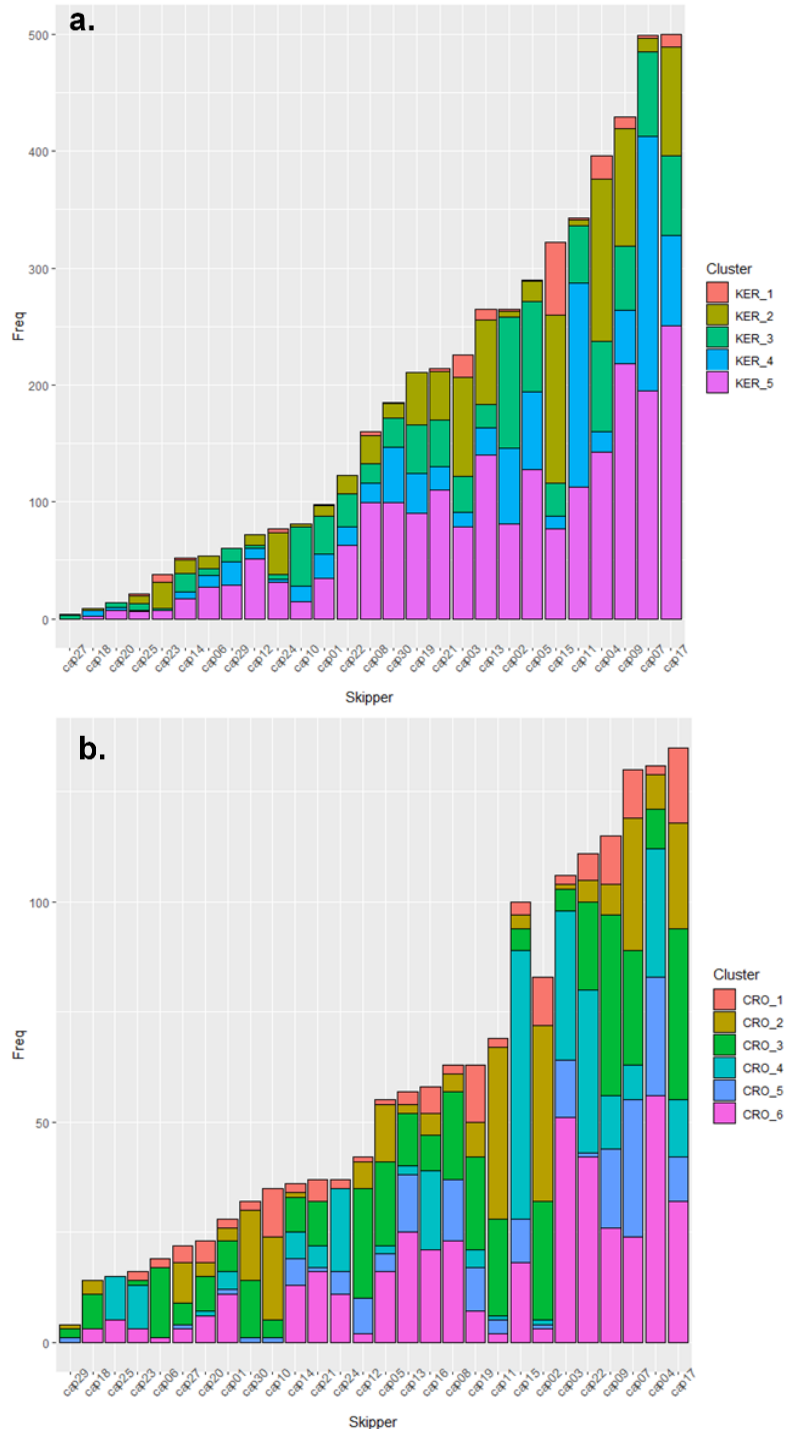


Figure 30. Fréquence de chaque type de comportement de pêche observé chez les différents capitaines de a. la ZEE de Kerguelen (N = 5 169 sessions) et b. la ZEE de Crozet (N = 1 636 sessions). Les capitaines sont présentés par ordre croissant du niveau d'expérience. Voir Tableau 16 pour plus de détails sur la distribution relative des campagnes selon le schéma de la distribution spatiale des opérations de virage pour les capitaines les plus expérimentés.

Tableau 16. Distribution relative des sessions de virage des capitaines les plus expérimentés selon le schéma de la distribution spatiale de leurs opérations de virage.

Type de comportement de pêche		Campagnes des capitaines les plus expérimentés (<i>Expérience</i> ≥ 15 campagnes (Kerguelen) / 10 campagnes (Crozet))					
		Capitaine 7		Capitaine 4		Capitaine 17	
Kerguelen	Crozet	Kerguelen	Crozet	Kerguelen	Crozet	Kerguelen	Crozet
<i>KER_1 / KER_2</i>	<i>CRO_4 / CRO_6</i>	3 %	25 %	40 %	65 %	21 %	33 %
<i>KER_3 / KER_4</i>	<i>CRO_1 / CRO_2 / CRO_3</i>	58 %	52 %	24 %	15 %	29 %	59 %
<i>KER_5</i>	<i>CRO_5</i>	39 %	24 %	36 %	21 %	50 %	7 %

4. Discussion

4.1. Diversité des comportements de pêche

Les différents types de comportement d'exploitation identifiés dans ce chapitre ont permis de mettre en évidence trois manières de mener les opérations de virage dans l'espace au cours d'une session de virage: concentrée, diffuse et intermédiaire (Fig. 31).

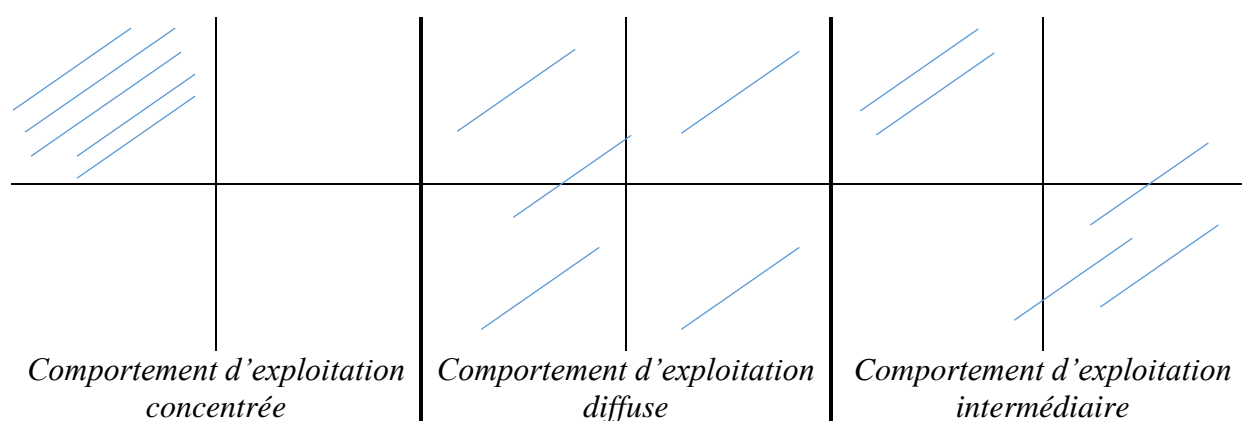


Figure 31. Figure conceptuelle schématisant la répartition spatiale des opérations de virage selon le comportement d'exploitation: concentrée, diffuse et intermédiaire. Chaque case et trait bleu représente respectivement un patch optimal de 35 km x 35 km de côté et une palangre.

Une disposition concentrée maximisait le temps alloué aux opérations de virage durant une session en regroupant spatialement les palangres, minimisait les changements de zones de pêche et les déplacements entre ces zones (Fig. 31). Cinq types de comportement ont adopté cette stratégie (KER_3, KER_4, CRO_1, CRO_2 et CRO_3), et tous étaient associés à des rendements de pêche et des niveaux d'expérience des capitaines faibles. Leurs fréquences d'interaction avec les odontocètes (à l'exception de CRO_2 pour les cachalots seuls) n'étaient pas les plus élevés. Ce type de comportement pourrait traduire un apprentissage du secteur de

pêche, zone par zone, souvent exploitées sur de courtes périodes puisque non productives en légines. Par ailleurs, cette découverte du secteur de pêche était illustrée par l'utilisation de palangres plus longues, plutôt destinées à une pêche de prospection des zones riches en légines. De plus, les capitaines ne restaient pas sur leurs zones de pêche car ils parcouraient, en particulier pour KER_3 et CRO_1, de grandes distances après la fin de leurs sessions de virage avant de commencer une nouvelle phase de prospection de la ressource (session de filage). Ces grandes distances pourraient s'expliquer par exemple par une réponse des capitaines à la présence plus importante des orques puisque la fréquence d'interaction avec les orques était, parmi les 3 types à Crozet, la plus élevée pour CRO_1.

Les types de comportement d'exploitation diffuse, comprenant KER_1, KER_2, CRO_4 et CRO_6, maximisaient le temps alloué aux déplacements entre les opérations de virage durant une session. Ces opérations étaient spatialement étalées en raison d'un changement fréquent de zones de pêche (*i.e.*, patchs optimaux de 35 km x 35 km de côté au sein desquels les capitaines étaient censés rester afin de poursuivre l'exploitation du patch - Richard et al., 2017) pour l'exploitation simultanément de palangres dans de multiples zones (Fig. 31). Trois de ces quatre types de comportements de pêche (KER_1, KER_2 et CRO_6) comportaient les succès de pêche les plus élevés, la présence de capitaines plus expérimentés, dont une (KER_1) comportait les fréquences d'interaction avec les cachalots les plus élevées. Ces résultats suggèrent que les capitaines expérimentés sont plus enclins à prendre des risques en opérant dans plusieurs zones de pêche et en parcourant ainsi de plus grandes distances. La prise de risques, qui se traduit par des coûts de déplacement élevés, serait compensée par les bénéfices de l'exploitation de zones à fort rendement connues et apprises par les capitaines expérimentés. De plus, les capitaines de ces types de comportement utilisaient davantage de palangres, mais plus courtes et filées à de plus faibles profondeurs, afin d'exploiter au mieux ces zones de pêche productives. Ainsi, ces comportements de pêche seraient principalement adoptés en raison du succès de pêche, et pour éviter les interactions. Les fortes fréquences d'interaction avec les cachalots associées à KER_1 pourraient s'expliquer par l'abondance naturelle de cette espèce dans les zones à fort rendement de pêche (Abe and Iwami, 1989; Yukhov, 1972). En revanche, le succès de pêche de CRO_4 était nettement inférieur à celui des autres types et associé à une fréquence élevée d'interaction avec les orques malgré l'expérience accrue des capitaines. En effet, contrairement aux cachalots pour lesquels la diminution du rendement n'était pas toujours observée, en particulier lorsque le nombre d'individus simultanément présents était faible, les orques, engendraient quasi-systématiquement un faible rendement (Guinet et al., 2015; Janc et al., 2018; Tixier, 2012).

De plus, les capitaines du groupe CRO_4 parcouraient des distances plus longues et utilisaient une vitesse de virage beaucoup plus élevée. Ce genre de comportement constitue en effet une tentative d'atténuation des interactions avec les orques (Tixier et al., 2015c). Cependant, le lien de causalité est difficile à confirmer: le faible rendement était-il dû à la diminution du temps passé à virer et donc à remonter du poisson à cause des déplacements considérables, ou étaient-ils plutôt une réponse aux interactions avec les orques ?

Les types de comportement d'exploitation intermédiaire, comprenant KER_5 et CRO_5, concernaient les sessions de virage dont les opérations étaient spatialement diffuses mais concentrées en quelques zones de pêche (Fig. 31). En effet, ces comportements correspondent à la stratégie du « triangle », qui consiste à pêcher en alternant entre plusieurs zones où des palangres sont simultanément en pêche, a montré son efficacité pour atténuer les interactions (Tixier 2012). Les capitaines adoptant ce type de comportement tenteraient donc de minimiser les taux de déprédation. Des déplacements entre plusieurs zones productives permettraient de faire éloigner les odontocètes retardant alors leur retour, de pouvoir remonter une plus grande proportion de matériel de pêche sans déprédation, et de diminuer ainsi la quantité de poissons prélevés par les odontocètes. Le succès de pêche du groupe KER_5 était plus élevé que celui de la moyenne à Kerguelen et celui du groupe CRO_5 était le plus élevé à Crozet. KER_5 avait la fréquence d'interaction avec les cachalots la plus faible à Kerguelen alors que CRO_5 avait la fréquence d'interaction avec les orques la plus élevée à Crozet. Pour Kerguelen, les faibles interactions avec les cachalots pourraient résulter de l'efficacité de cette stratégie en « triangle ». En revanche, considérant que la fréquence élevée d'interaction avec les orques à Crozet, qui survient également à l'échelle de la campagne de pêche (Chapitre 3, Annexes 3 et 4), soit couplée à des hauts rendements de pêche, il est possible que les capitaines opèrent de manière non pas à éviter les interactions mais à atténuer la déprédation par le biais de cette technique du « triangle ».

4.2. Renforcement de la compétition

Aucun type de comportement d'exploitation n'a pu combiner à la fois le succès de pêche le plus élevé et des fréquences d'interaction avec les odontocètes les plus faibles à l'échelle de la session de virage. En effet, la majorité des comportements d'exploitation ayant un succès de pêche élevé, comme KER_1 et CRO_5, était associée à des fréquences élevées d'interaction. La mise en œuvre de comportements d'évitement occasionnant des frais financiers supplémentaires voire supérieurs aux bénéfices attendus pourrait influencer les capitaines dans leurs décisions de déplacement.

Cependant, CRO_4 et CRO_5 étaient tous les deux associés aux fréquences les plus élevées d'interaction avec les orques. Contrairement à CRO_5 qui a obtenu le plus grand succès de pêche à Crozet, CRO_4 a obtenu un succès de pêche nettement inférieur malgré les tentatives d'éloignement des orques remarquables de la part des capitaines correspondants (distances supplémentaires considérables, grande vitesse de virage, utilisation d'une gamme de profondeurs où la probabilité d'interaction est faible - Tixier et al. (2015c)). Cette différence pourrait s'interpréter par: (i) une tendance à pêcher à de faibles profondeurs où la probabilité d'interaction avec les orques est élevée pour CRO_5 (Tixier et al., 2019b, 2016, 2015c); (ii) le conditionnement des capitaines de CRO_5 par le succès de pêche et qui espèrent atteindre un certain seuil malgré la présence d'autres compétiteurs (> 500 kg/j pour Crozet - Richard et al., 2017); (iii) le prolongement du temps de pêche des palangres pour CRO_4, qui découlait de l'augmentation du temps de déplacement des navires, pourrait augmenter le temps disponible pour la prédation de fond par les orques et entraîner ainsi un faible succès de pêche (Richard et al., 2019); (iv) la co-occurrence spatio-temporelle des zones à fort succès de pêche et à forte probabilité de présence des orques étant donné que la légine fait partie de leur régime alimentaire naturel (Tixier et al., 2019a); (v) éventuellement d'autres pistes, que je n'ai pas pu explorer, telles que les différences de signature voire de détectabilité acoustiques entre les navires ou de comportement de navigation entre les capitaines (G. Richard, comm. pers.).

4.3. « Effet capitaine » ?

En plus de l'amélioration du succès de pêche associée à l'expérience croissante des capitaines, cette étude a montré également une tendance des capitaines expérimentés à s'orienter préférentiellement vers un type de comportement d'exploitation à Crozet. Cependant, pour un même niveau d'expérience, cette spécialisation diffère d'un capitaine à l'autre. Ceci laisse donc supposer une certaine préférence individuelle. De plus, les capitaines ont adopté le même type de comportement d'exploitation en passant d'une ZEE à l'autre ce qui renforce davantage l'hétérogénéité de perception individuelle dans leur processus décisionnel d'optimisation de la pêche, aussi bien pour la ZEE de Kerguelen que celle de Crozet.

Cette étude a également montré que quelle que soit leur expérience, les capitaines étaient poussés à adopter plus de comportements d'exploitation en présence qu'en absence d'odontocètes. Ceci confirme donc la perturbation engendrée par les interactions avec les odontocètes sur les comportements de pêche et donc sur les processus décisionnels des

capitaines qui, en tant qu'optimal foragers, cherchent à les minimiser c'est-à-dire à fuir les compétiteurs (Richard et al., 2017).

CHAPITRE 5 : Influence des pratiques de pêche sur la déprédation par les cachalots à l'échelle de la palangre



PUBLICATION ASSOCIÉE AU CHAPITRE :

Janc, A., G. Richard, C. Guinet, J.P.Y Arnould, M.C. Villanueva, G. Duhamel, P. Tixier. 2018. How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries? *Fisheries Research*, 206, 14–26.

doi: 10.1016/j.fishres.2018.04.019 (Annexes 1 et 2).

1. Introduction et objectifs

La majorité des pêcheries à la palangre pratiquées aux hautes latitudes font l'objet d'interactions importantes avec les orques et les cachalots (Mesnick et al., 2006; Taylor et al., 2008). La pêche à la palangre ciblant la légine australe au large des îles de Crozet et de Kerguelen est l'une des plus touchées par la déprédation de la part des cachalots avec, entre 2003 et 2013, une réduction de 8 à 12 % du rendement de pêche en légines (Gasco et al., 2015; Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010). Ces estimations ont récemment été intégrées aux évaluations des stocks de la ressource de Crozet et de Kerguelen afin d'améliorer l'allocation des quotas de pêche en vue d'assurer la durabilité de la pêche. Cependant, l'influence des facteurs opérationnels, c'est-à-dire liés au matériel et aux pratiques intrinsèques à la pêche à la légine, sur les interactions de type déprédation avec les cachalots (*Physeter macrocephalus*) n'a pas été suffisamment étudiée.

La pêche française à la légine, forte d'une flottille composée de sept navires commerciaux, est hautement réglementée avec la présence de contrôleurs de pêche sur chaque navire à tout moment collectant un ensemble de données de pêche à long terme et couvrant l'intégralité des opérations de pêche. Cet environnement entièrement contrôlé s'est révélé particulièrement adapté aux études sur les facteurs opérationnels ayant une incidence sur les interactions avec les orques (Gasco, 2013; Guinet et al., 2015; Tixier et al., 2010; 2016).

Les jeux de données à long terme de la pêche à la légine australe dans les ZEEs de Crozet et de Kerguelen représentent ainsi une opportunité unique pour évaluer les facteurs spatio-temporels et opérationnels des pratiques de pêche influençant le niveau d'interaction avec les cachalots sur les palangres démersales en hautes latitudes. Les objectifs de cette étude sont de tester les effets de ces facteurs sur (i) la proportion de matériel de pêche déprédé par les cachalots et (ii) les captures par unité d'effort (CPUE) en présence de déprédation par les cachalots.

2. Matériel et méthodes

2.1. Collecte de données de pêche

La date, l'heure, le nombre d'hameçons filés et virés, les coordonnées spatiales et la profondeur des palangres au début et à la fin des opérations de filage et de virage ont été enregistrés pour chaque palangre. Le nombre et la biomasse totale de poissons pêchés et débarqués ont été évalués pour la légine australe ainsi que pour trois groupes d'espèces faisant l'objet de prises accessoires (grenadier à gros yeux, *Macrourus carinatus*; antimore bleu, *Antimora rostrata* et espèces de raies regroupées dans un seul groupe, *Bathyraja eatonii*,

Bathyrāja irrasa, *Bathyrāja murrayi* pour la ZEE de Kerguelen et *Amblyrāja taaf* pour la ZEE de Crozet). À partir de ces données, les CPUE exprimées en grammes par hameçon ont été calculées en divisant la biomasse totale de poissons pêchés par le nombre d'hameçons virés pour chaque palangre remontée à bord, pour la légine australe et chacun des trois groupes d'espèces faisant l'objet de prises accessoires:

$$CPUE_i \text{ (g/hameçons)} = \sum \text{Biomasse de poissons capturés}_i / \sum \text{hameçons virés}_i$$

$CPUE_i$ est la CPUE obtenue sur la palangre i

Dans cette étude, afin de limiter les biais découlant des surestimations d'effectifs de cachalot, seule l'estimation minimale a été utilisée pour tester l'influence du nombre de cachalots présents en tant que variable explicative des modèles présentés ci-dessous.

Voir sous-section 2.3.3 du Chapitre 2 pour plus de détails en ce qui concerne les autres données utilisées dans cette étude.

2.2. Modélisation de la proportion de matériel de pêche déprédée par les cachalots

Les modèles mixtes linéaires généralisés (GLMM) (Zuur et al., 2009, 2013) ont été utilisés pour explorer la relation entre la proportion des palangres virées en présence de cachalots (noté $Pr(set)$) et trois prédicteurs spatio-temporels: deux prédicteurs temporels incluaient un effet année ($Year$ - continu) et un effet mois ($Month$ - discret) pour tester respectivement les tendances annuelles et les variations intra-annuelles de la proportion de palangres déprédées par les cachalots. La profondeur à laquelle les palangres ont été virées a été considérée ici comme le prédicteur spatial vertical ($Depth$ - continue et exprimée en mètres). Comme les contrôleurs enregistrent la profondeur pour chacune des extrémités de la palangre, la profondeur moyenne de ces deux valeurs a été utilisée dans le modèle. Les prédicteurs explicatifs continus ont été normalisés, c'est-à-dire centrés sur leur moyenne et réduits par leur écart type. Les données ont été limitées à l'ensemble des palangres virées en présence (« Interaction ») ou en absence d'odontocètes exerçant de la déprédation (« Absence »). Elles ont été ajustées avec une distribution binomiale et une fonction de lien logit, définie comme suit:

$$\text{logit}(\pi_{ij}) = \eta_{ij} \leftrightarrow \pi_{ij} = \exp(\eta_{ij}) / (1 + \exp(\eta_{ij}))$$

où π_{ij} représente la valeur attendue de $Pr(set)$ pour chaque palangre j de la campagne de pêche i (c'est-à-dire la moyenne de $Pr(set)_{ij}$) et où $Pr(set)_{ij}$ prend la valeur de 0 (« Absence ») ou 1 (« Interaction ») pour chaque palangre j de la campagne de pêche i .

La campagne de pêche (*Trip*) a été utilisée en tant que terme aléatoire sur l'intercept pour imposer une structure de corrélation tenant compte des possibles corrélations des mesures répétées durant une campagne de pêche (Zuur et al., 2013). Le modèle a été étendu avec une structure d'auto-corrélation temporelle afin de prendre en compte le fait que l'interaction des cachalots avec une palangre donnée pourrait dépendre de leur interaction avec la palangre précédemment virée (Tixier, 2012). Le modèle complet (*Modèle 1*) a été ajusté séparément sur les données de Crozet et Kerguelen en utilisant la fonction *glmmPQL* dans les packages *MASS* (Venables et Ripley, 2002) et *nlme* (Pinheiro et al., 2016) dans R (R Core Team, 2015) comme suit:

$$\text{Modèle 1: } \eta_{ij} = \text{Intercept} + \beta_1 \text{Year}_{ij} + \beta_2 \text{Month}_{ij} + \beta_3 \text{Depth}_{ij} + a_i + \varepsilon_{ij}$$

où a_i et ε_{ij} étaient les résidus: $a_i \sim N(0, \sigma^2_{\text{Trip}})$ et $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$, et $\beta_1, 2, 3$ étaient les coefficients des variables explicatives.

Les diagrammes de points de Cleveland ont été utilisés comme alternative aux graphiques à barres pour inspecter les valeurs aberrantes. La colinéarité entre les covariables continues a été vérifiée à l'aide de graphes de paires et des facteurs d'inflation de variance (Variance Inflation Factor - VIF) calculés comme le rapport de variance dans un modèle à plusieurs termes divisé par la variance d'un modèle à un seul terme (Zuur et al., 2009, 2010; Zuur, 2012). La sélection du modèle a été effectuée en utilisant une sélection à rebours, en supprimant le terme d'interaction le moins significatif du modèle et en réajustant le modèle jusqu'à ce que l'ensemble des termes retenus soit significatif au seuil de 5 % (Zuur et al., 2013).

En utilisant la même approche de modélisation, un deuxième GLMM a été mis au point pour étudier l'effet de la distance parcourue par les navires de pêche entre une palangre virée en présence de cachalots et la palangre virée suivante. Des études antérieures ont montré que des odontocètes impliqués dans la déprédation suivent les navires de pêche entre les opérations de pêche, parfois sur de grandes distances (Tixier et al., 2015c). Des analyses préliminaires des données de photo-identification recueillies à Crozet et à Kerguelen suggèrent que les cachalots suivent également les navires d'une palangre à l'autre, probablement parce que les navires restent dans la zone de détection acoustique des cachalots (Thode et al., 2015). Les navires de pêche voyagent à des vitesses allant de 8 à 12 nœuds, ce qui dépasse la vitesse moyenne de nage des cachalots lors de leurs déplacements (1.5 à 3 nœuds; Aoki et al., 2007; Whitehead, 2003). Par conséquent, l'augmentation de la distance parcourue entre les palangres peut permettre aux navires de distancer les prédateurs, ce qui

au-delà d'une certaine distance entraîne une perte de détection acoustique des navires par les cachalots. Pour tester cette hypothèse, $Pr(set)$ a été calculé pour les paires de palangres virées successivement dans le temps (par le même bateau de pêche au cours de la même campagne de pêche) et dont la première palangre a été virée en présence de cachalots. Les palangres remontées en présence d'orques, qu'elles soient seules ou en présence simultanée de cachalots, n'ont pas été incluses dans cette analyse pour limiter le biais lié à l'effet de la déprédation des orques sur la distance parcourue par les navires de pêche. En supposant que la trajectoire du navire entre les deux palangres soit rectiligne, la distance entre les deux palangres (*Distance* - continue et exprimée en kilomètres) a été calculée à partir des coordonnées GPS du point médian situé entre les deux extrémités de la première palangre et le point médian de la deuxième palangre. Le nombre de cachalots simultanément présents sur la palangre précédemment virée (*Nb.ind.set.₁* - continu) a également été pris en compte dans le modèle et testé à la fois en tant que terme unique et en interaction avec *Distance*. Nous avons émis l'hypothèse que plus le nombre de cachalots est grand, plus il est probable qu'au moins un individu soit à nouveau présent lors du virage de la palangre suivante. Comme 99 % des groupes de cachalots comprenaient entre 1 et 8 individus, une limite de 8 cachalots simultanément présents sur la première des deux palangres a été imposée afin d'éviter les biais liés aux valeurs extrêmes tout en maintenant la puissance statistique. Le modèle complet (*Modèle 2*) a été également ajusté séparément sur les données de Crozet et de Kerguelen avec une distribution binomiale et une fonction de lien logit comme suit:

$$\text{Modèle 2: } \eta_{ij} = \text{Intercept} + \beta_1 \text{Distance}_{ij} + \beta_2 \text{Nb.ind.set.}_{1ij} + \beta_3 \text{Distance}_{ij} \times \text{Nb.ind.set.}_{1ij} + a_i + \varepsilon_{ij}$$

où a_i et ε_{ij} étaient des résidus: $a_i \sim N(0, \sigma^2_{\text{Trip}})$ et $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$, et $\beta_1, 2, 3$ étaient les coefficients des termes explicatifs.

2.3. Modélisation du CPUE des palangres

Avant de modéliser l'effet des interactions et des variables opérationnelles sur les CPUE, une analyse exploratoire a été menée sur les données de pêche de la légine australe et des prises accessoires afin d'identifier statistiquement les espèces de poissons déprédées par les cachalots lors des interactions avec les navires de pêche. Plusieurs comparaisons de moyennes par des t-tests de Student ont été effectuées sur les CPUE de 4 groupes d'espèces capturées à la palangre (*i.e.*, légine australe et 3 prises accessoires: antimore bleu, grenadier gros yeux et espèces de raies) entre d'une part les palangres virées en absence d'odontocètes et d'autre part

celles qui ont été virées en présence de cachalots. Les palangres virées en présence d'orques n'ont pas été incluses dans l'analyse afin de limiter les biais associés à l'effet de la déprédation par les orques sur la CPUE en légines.

Les GLMM ont ensuite été développés pour examiner la relation entre les CPUE des espèces de poissons déprédées et 4 prédicteurs opérationnels tout en tenant compte du nombre de cachalots simultanément présents lors du virage d'une palangre. Ce nombre de cachalots (*Nb.ind*) était compris entre 0 pour les palangres virées en absence de cachalots, et 16 individus pour Crozet et 15 individus pour Kerguelen. Cependant, 93 % des nombres de cachalots enregistrés étaient compris entre 0 et 5 pour Crozet et 94 % entre 0 et 4 pour Kerguelen; les données utilisées dans les modèles de CPUE ont donc été limitées à un nombre maximal de 5 individus pour Crozet et de 4 individus pour Kerguelen afin d'éviter les biais découlant des valeurs extrêmes tout en maintenant la puissance statistique des modèles. *Nb.ind* a été testé à la fois en tant que terme unique, en assumant que l'augmentation de *Nb.ind* aurait une influence négative sur la CPUE des espèces de poissons déprédées, et en interaction avec les prédicteurs opérationnels suivants:

- dans un premier temps, nous avons testé l'effet de la longueur des palangres (*Length* - continue et exprimée en kilomètres). Dans ce cas, il a été supposé que les palangres plus courtes, pour lesquelles la durée des opérations de virage est réduite, pourraient minimiser la quantité de poissons déprédés par les cachalots qui s'approchent souvent des palangres après le début des opérations de virage (Tixier et al., 2015c),

- deuxièmement, nous avons testé l'effet de la vitesse de virages des palangres (*HaulingSpeed* - continue et exprimée en nombre d'hameçons virés par minute (hameçons/min)), calculée comme le nombre total d'hameçons d'une palangre en cours de virage divisé par le temps total de l'opération de virage de cette palangre. Si les cachalots déprédatent les captures uniquement pendant les opérations de virage, nous avons supposé que, tout en réduisant le temps disponible pour les cachalots, une augmentation de la vitesse de virage pouvait également rendre plus difficile le retrait par les cachalots des poissons pris sur la palangre (Tixier et al., 2015c),

- troisièmement, nous avons testé l'effet du temps de pêche des palangres (*SoakingTime* - continue et exprimée en heures), qui correspond au temps écoulé entre la fin du filage et le début du virage. Cette variable a été utilisée pour étudier spécifiquement la possibilité que les cachalots pourraient également déprédater les palangres lorsque celles-ci sont en pêche sur le fond marin et avant que ne commencent les opérations de virage. Si tel est le cas, un temps de pêche plus court pourrait également réduire le temps disponible pour que les cachalots

interagissent avec la palangre en pêche et, par conséquent, réduire la quantité de poissons déprédats,

- enfin, l'effet de la profondeur à laquelle les palangres ont été filées (*Depth* - continue et exprimée en mètres) a également été introduit dans les modèles afin de prendre en compte les variations bathymétriques de l'abondance de la ressource et de la supposée difficulté croissante qu'ont les cachalots à accéder à la ressource avec l'augmentation de la profondeur de pêche.

Pour chacune des étapes précitées, les prédicteurs continus ont été centrés sur leur moyenne et réduits par leur écart type. La campagne de pêche (*Trip*) a ensuite été utilisée comme terme aléatoire sur l'intercept du modèle. À l'aide de la fonction *glmer* du package *lme4* (Bates et al., 2015) de R (R Core Team, 2015), les modèles ont été ajustés avec une distribution Gamma et la fonction de lien logarithmique, définie comme suit:

$$\log(\mu_{ij}) = \eta_{ij} \leftrightarrow \mu_{ij} = \exp(\eta_{ij})$$

dans laquelle μ_{ij} représente la valeur attendue du CPUE de la palangre j lors de la campagne de pêche i (c'est-à-dire la moyenne de $CPUE_{ij}$).

Le modèle complet (*Modèle 3*) a été ajusté séparément sur les données de Crozet et de Kerguelen comme suit:

$$\begin{aligned} \text{Modèle 3: } \eta_{ij} = & \text{Intercept} + \beta_1 \text{Nb. ind}_{ij} + \beta_2 \text{Length}_{ij} + \beta_3 \text{Depth}_{ij} + \beta_4 \text{SoakingTime}_{ij} + \beta_5 \\ & \text{HaulingSpeed}_{ij} + \beta_6 \text{Length}_{ij} \times \text{Nb. ind}_{ij} + \beta_7 \text{Depth} \times \text{Nb. ind}_{ij} + \beta_8 \text{SoakingTime}_{ij} \times \\ & \text{Nb. ind}_{ij} + \beta_9 \text{HaulingSpeed}_{ij} \times \text{Nb. ind}_{ij} + a_i + \varepsilon_{ij} \end{aligned}$$

dans lesquels a_i et ε_{ij} étaient des résidus: $a_i \sim N(0, \sigma^2_{\text{Trip}})$ et $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$, et $\beta_{1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9}$ étaient les coefficients des termes explicatifs.

Des diagrammes de points de Cleveland ont également été utilisés pour détecter les valeurs aberrantes des variables et la colinéarité entre les covariables continues a été évaluée à l'aide des diagrammes de paires et des valeurs de VIF (Zuur et al., 2009, 2010; Zuur, 2012). La sélection du modèle a été effectuée à l'aide d'une sélection à rebours en supprimant le terme d'interaction le moins significatif du modèle et en réajustant le modèle jusqu'à ce que tous les termes soient significatifs au niveau de 5 % (Zuur et al., 2013).

3. Résultats

3.1. Synthèse des informations

Sur la période 2008-2015, 25 715 palangres ont été déployées et virées dans les deux zones d'étude: 6 343 (25 %) à Crozet et 19 372 (75 %) à Kerguelen. Au total, 42 688 tonnes

de légines australes ont été débarquées, dont 5 622 tonnes (13 %) à Crozet et 37 066 (87 %) à Kerguelen. L'information sur la présence ou non d'odontocètes prédateurs a été obtenue respectivement pour 83 % et 87 % des palangres virées à Crozet et à Kerguelen. Les cachalots étaient présents sur respectivement 61 % et 41 % de ces palangres (Fig. 10).

Au cours de l'étude, $35 \% \pm 2 \% \text{ SE}$ des palangres virées à Crozet l'ont été en présence de cachalots seuls et $26 \% \pm 1 \% \text{ SE}$ avec la présence simultanée de cachalots et d'orques ($N = 8$ années). À Kerguelen, les cachalots étaient présents sur $41 \% \pm 1 \% \text{ SE}$ des palangres virées tandis que les orques et les cachalots étaient simultanément présents sur $0.1 \% \pm 0.05 \% \text{ SE}$ ($N = 8$ ans). Lorsque présents, les cachalots étaient en nombre par palangre significativement différent entre Crozet ($3.5 \pm 2.9 \text{ SD}$, $N = 3\ 188$ palangres) et Kerguelen ($3 \pm 2 \text{ SD}$, $N = 6\ 852$ palangres ; t-test de Student: $t = -17$, $df = 10$, $P < 0.001$). Ce nombre variait aussi d'un mois à l'autre pour les deux zones. À Crozet, il était le plus élevé en décembre ($5 \pm 4 \text{ SD}$) et le plus bas en septembre ($2 \pm 1 \text{ SD}$, Fig. 32a.), alors qu'à Kerguelen, il était le plus élevé en avril ($3 \pm 2 \text{ SD}$) et le plus bas en juillet ($2 \pm 1 \text{ SD}$, Fig. 32a.).

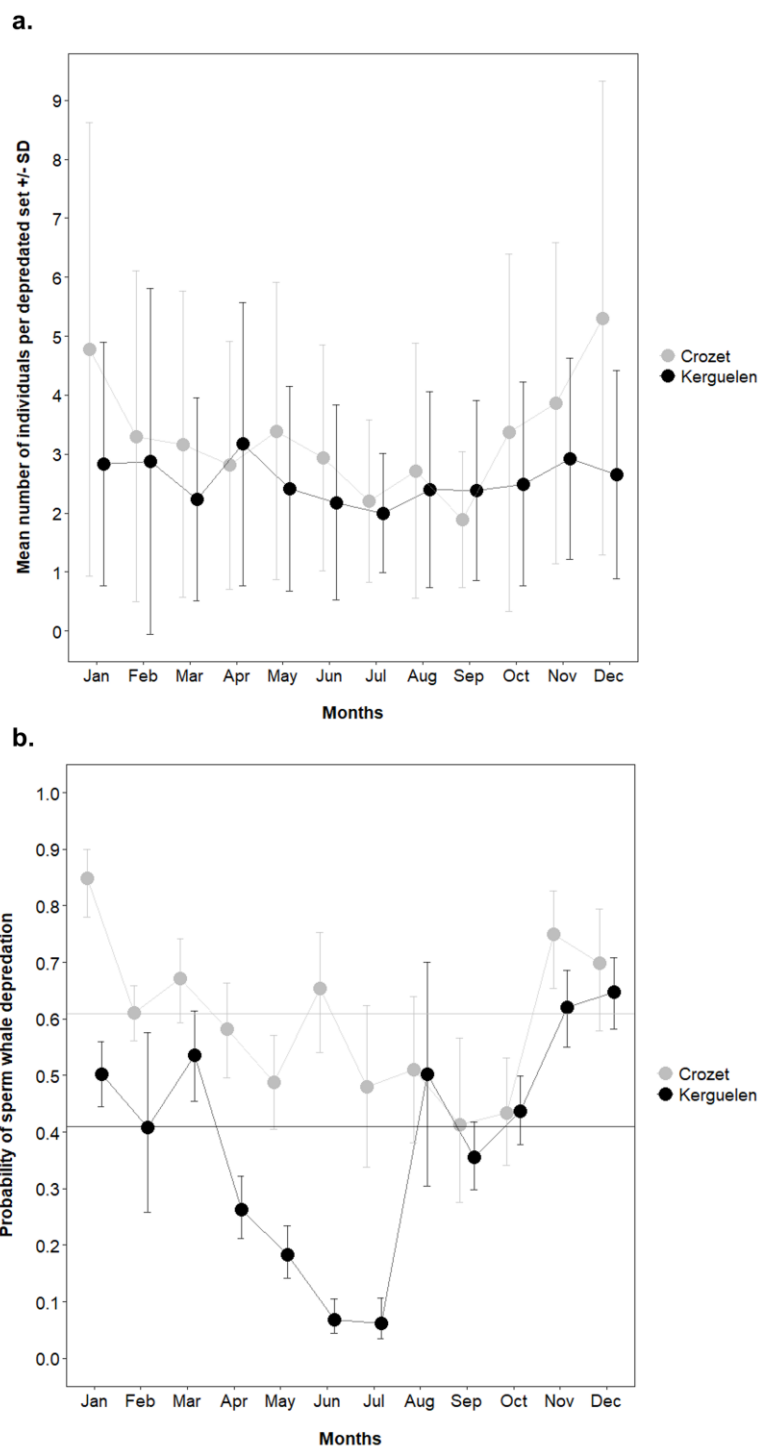


Figure 32. Variations mensuelles a. du nombre moyen (\pm SD) de cachalots présents lors du virage d'une palangre et b. de la probabilité (et intervalle de confiance à 95 %) de présence des cachalots lors du virage de palangres à Crozet (gris) et à Kerguelen (noir). Les proportions moyennes annuelles de palangres virées en présence des cachalots pour la période d'étude sont aussi représentées (lignes horizontales).

3.2. Modèles sur la proportion de matériel de pêche déprédaté par les cachalots

Aucune tendance annuelle significative n'a été détectée dans la proportion de palangres déprédatées par les cachalots de 2008 à 2015 dans les deux ZEEs étudiées (Tableau 17). Cependant, des variations mensuelles significatives ont été détectées. Les probabilités de présence des cachalots étaient les plus élevées entre novembre (0.8 [IC 95 %: 0.7 – 0.8]) et janvier (0.9 [IC 95 %: 0.8 – 0.9]) à Crozet, et entre novembre (0.6 [95 % IC: 0.6 – 0.7]) et décembre (0.7 [IC 95 %: 0.6 – 0.7]) à Kerguelen (Fig. 32b.). Ces probabilités étaient les plus basses entre juillet (0.5 [IC 95 %: 0.3 – 0.6]) et octobre (0.4 [IC 95 %: 0.4 – 0.5]) à Crozet, et entre avril (0.3 [IC 95 %: 0.2 – 0.3]) et juillet (0.1 [IC 95 %: 0.03 – 0.1]) à Kerguelen (Fig. 32b.).

La profondeur à laquelle les palangres ont été déployées n'a pas eu d'incidence sur la proportion de palangres déprédatées à Crozet (Tableau 17), mais en a eu une à Kerguelen ($t = 8$, $df = 17$, $P = 0$). Pour une campagne de pêche typique à Kerguelen, la probabilité d'interaction avec les cachalots augmentait avec la profondeur, passant de 0.3 [IC 95 %: 0.1 – 0.5] pour les palangres virées à 506 m de profondeur à 0.5 [IC 95 %: 0.3 – 0.7] pour les palangres virées à 2 140 m de profondeur.

Le nombre de cachalots présents au cours du virage d'une première palangre avait un effet significatif et positif sur la probabilité d'interaction avec les cachalots au cours du virage de la palangre suivante, aussi bien à Crozet ($z = 4$, $P < 0.001$) qu'à Kerguelen ($z = 12$, $P < 0.001$) (Tableau 18). De même, la distance parcourue par les navires entre deux palangres successivement virées diminuait de manière significative la proportion des prochaines palangres déprédatées par les cachalots, aussi bien à Crozet ($z = -10$, $P < 0.001$) qu'à Kerguelen ($z = -15$, $P < 0.001$). Le terme d'interaction entre les variables *Distance* et *Nb.ind.set*⁻¹ était significatif et négatif pour Crozet ($z = -2$, $P = 0.02$) et Kerguelen ($z = -5$, $P < 0.001$). L'effet du nombre de cachalots présents au cours du virage d'une palangre sur la proportion des prochaines palangres déprédatées devenait négligeable lorsque les navires parcouraient plus de 56 km à Crozet et 49 km à Kerguelen (Fig. 33). En considérant un nombre moyen de cachalots présents lors du virage de la première palangre à Crozet, la probabilité que la palangre suivante soit aussi déprédatée par les cachalots est réduite de 11 % lorsque les navires parcouraient 20 km et de 40 % lorsque les navires se déplaçaient de 50 km entre les deux palangres. Ces réductions étaient plus élevées à Kerguelen où la probabilité que les palangres suivantes soient de nouveau déprédatées diminuait de 16 % lorsque les navires parcouraient 20 km et de 65 % lorsque les navires se déplaçaient de 50 km entre les deux palangres (Fig. 33).

Tableau 17. Sorties numériques du *Modèle 1* testant les effets de l'année (*Year*) et de la profondeur à laquelle les palangres étaient virées (*Depth*) en tant que prédicteurs normalisés et continus ainsi que l'effet du mois (*Month*) en tant que prédicteur discret sur la proportion de palangres déprédâtées par les cachalots sur l'ensemble de toutes les palangres virées à Crozet et Kerguelen. L'intercept est représenté par le mois ayant la probabilité d'interaction la plus faible auquel ont été comparées les probabilités estimées d'interaction avec les palangres pour les autres mois. La campagne de pêche (*Trip*) a été ajoutée en tant que terme aléatoire dans le *Modèle 1* avec une structure d'autocorrélation de type AR1 pour chaque campagne.

	CROZET (N = 5 217 palangres)					KERGUELEN (N = 16 738 palangres)				
	Valeur	SE	df	t	P	Valeur	SE	df	t	P
Intercept	-0.35	0.32	5094	-1.11	0.27	-2.74	0.31	16559	-8.86	0.00
Year	-	-	-	-	NS	-	-	-	-	NS
January	2.09	0.39	5094	5.30	0.00	2.76	0.33	16559	8.37	0.00
February	0.81	0.33	5094	2.45	0.01	2.28	0.46	16559	4.91	0.00
March	1.07	0.36	5094	2.99	0.003	2.89	0.35	16559	8.38	0.00
April	0.69	0.36	5094	1.91	0.06	1.74	0.33	16559	5.24	0.00
May	0.33	0.36	5094	0.92	0.36	1.24	0.32	16559	3.86	< 0.001
June	1.00	0.40	5094	2.51	0.01	0.10	0.32	16559	0.30	0.76
July	0.28	0.44	5094	0.65	0.51	Baseline	Baseline	Baseline	Baseline	Baseline
August	0.39	0.41	5094	0.95	0.34	2.79	0.47	16559	5.91	0.00
September	Baseline	Baseline	Baseline	Baseline	Baseline	2.11	0.34	16559	6.28	0.00
October	0.10	0.37	5094	0.28	0.78	2.48	0.33	16559	7.41	0.00
November	1.44	0.39	5094	3.71	< 0.001	3.23	0.34	16559	9.41	0.00
December	1.19	0.41	5094	2.88	0.004	3.36	0.34	16559	9.90	0.00
Depth	-	-	-	-	NS	0.18	0.02	16559	7.94	0.00
	Intercept aléatoire : 0.51					Intercept aléatoire : 0.77				
	Variance résiduelle : 0.98					Variance résiduelle : 0.96				
	Estimation du paramètre d'auto-corrélation : 0.36					Estimation du paramètre d'auto-corrélation : 0.51				

Tableau 18. Sorties numériques du *Modèle 2* testant les effets de la distance parcourue par les navires de pêche entre deux palangres virées successivement (*Distance*) et le nombre de cachalots simultanément présents au cours du virage de la première palangre (*Nb.ind.set⁻¹*) en tant que prédicteurs normalisés et continus sur la proportion de palangres suivantes virées avec en présence de cachalots. La campagne de pêche (*Trip*) a été prise en compte dans le *Modèle 2* en tant que terme aléatoire.

CROZET (N = 1 180 palangres)					KERGUELEN (N = 4 223 palangres)				
	<i>Estimation</i>	<i>SE</i>	<i>z</i>	<i>P</i>	<i>Estimation</i>	<i>SE</i>	<i>z</i>	<i>P</i>	
Intercept	1.65	0.11	14.70	< 0.001	1.91	0.10	19.74	< 0.001	
<i>Nb.ind.set⁻¹</i>	0.42	0.10	4.04	< 0.001	0.90	0.07	12.18	< 0.001	
<i>Distance</i>	-0.76	0.08	-9.62	< 0.001	-0.66	0.04	-14.74	< 0.001	
<i>Distance:Nb.ind.set⁻¹</i>	-0.19	0.08	-2.40	0.02	-0.24	0.04	-5.26	< 0.001	
Intercept aléatoire : 0.28					Intercept aléatoire : 0.77				

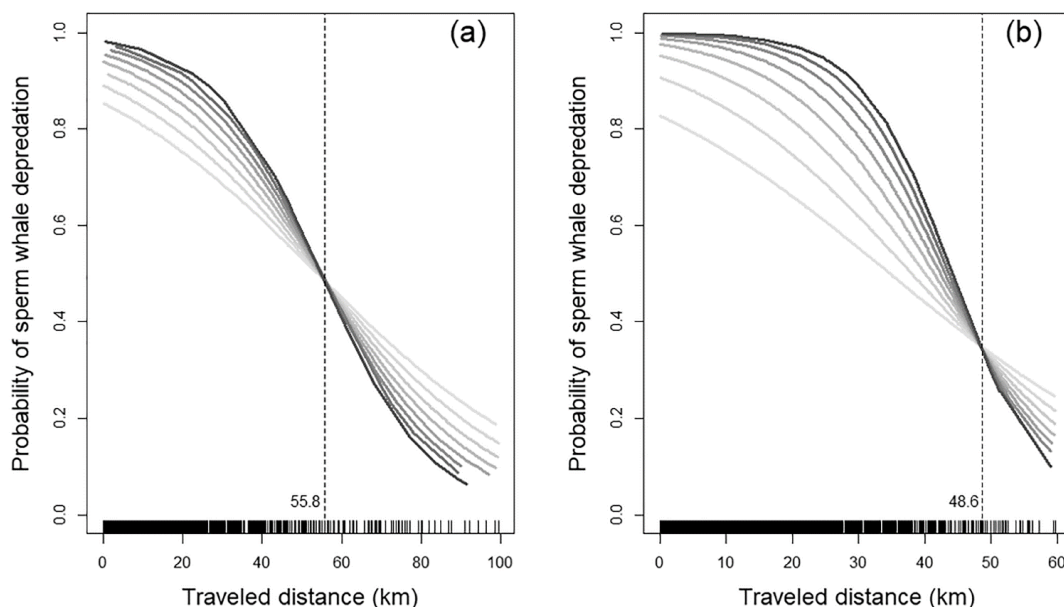


Figure 33. Probabilités prédites par les sorties du *Modèle 2* des interactions avec les cachalots d'une palangre faisant suite au virage d'une palangre en présence de cachalots et en tenant compte de l'interaction entre la distance parcourue par les navires entre ces deux palangres et du nombre de cachalots présents sur la première palangre à Crozet (a) et à Kerguelen (b). Chaque courbe correspond à l'effectif de cachalots simultanément présents sur la même première palangre, allant de 0 (gris clair) à 8 (noir).

3.3. Modélisation des CPUE des palangres

Une diminution significative des CPUE en légines entre les palangres virées en présence et absence de cachalots a été détectée à la fois à Crozet (t-test de Student: $t = -3$, $df = 402$, $P = 0.002$) et à Kerguelen (t-test: $t = -5$, $df = 1194$, $P < 0.001$) alors qu'aucun effet n'a pu être détecté pour les prises-accessoires (Fig. 34).

Les résultats du *Modèle 3*, qui a donc été effectué uniquement sur les CPUE en légines montrent que le nombre de cachalots présents au virage de la palangre avait un effet significatif et négatif sur les CPUE en légines pour les deux zones d'étude ($t = -9$, $P < 0.001$ pour Crozet et $t = -14$, $P < 0.001$ pour Kerguelen) (Tableau 19). La perte de CPUE a été estimée à 25 g/hameçon à Crozet et à 18 g/hameçon à Kerguelen par cachalot présent (voir Annexe 2 pour plus de détails sur les calculs). Pour les deux zones, le terme d'interaction entre le nombre de cachalots *Nb.ind* et la variable *Length* ou la variable *Depth* n'avait pas d'effet significatif sur la CPUE en légines.

Le temps de pêche (*SoakingTime*) de la palangre n'avait aucun effet sur les CPUE en légines en absence d'odontocètes à Crozet ($t = 1$, $P = 0.4$) alors qu'il avait un effet positif à Kerguelen ($t = 10$, $P < 0.001$). L'effet du temps de pêche s'est avéré différent selon le nombre de cachalots présents (interaction significative), et s'amplifiait avec le nombre de cachalots à Crozet ($t = -2$, $P = 0.05$). Ainsi, à Crozet, en faisant passer le temps de pêche de 10 et 60 heures, les CPUE passaient de 170 à 168 g/hameçon (soit une baisse de 0.8 % des CPUE) lorsque deux cachalots étaient présents lors du virage, alors qu'ils passaient de 135 à 105 g/hameçon (une baisse de 22 %) en présence de cinq cachalots (Fig. 35).

La vitesse de virage avait un effet significativement négatif sur les CPUE en légines lorsque les odontocètes étaient absents à Crozet ($t = -4$, $P < 0.001$) et à Kerguelen ($t = -16$, $P < 0.001$). En interaction avec le nombre de cachalots *Nb.ind*, la vitesse de virage *Hauling.speed* n'avait pas d'effet significatif sur la CPUE en légines à Crozet, mais avait un effet positif à Kerguelen ($t = 4$, $P < 0.001$). Par exemple, à Kerguelen, avec une vitesse de virage de 20 hameçons/min, les CPUE passaient de 289 à 230 g/hameçon en présence de 1 et 4 cachalots, respectivement (soit une baisse des CPUE de 20 %), alors qu'à une vitesse de virage de 50 hameçons/min, les CPUE passaient de 199 à 185 g/hameçon en présence de 1 et 4 cachalots, respectivement, soit une baisse des CPUE de 7 % seulement (Fig. 36). L'effet du nombre de cachalots sur les CPUE devenait négligeable pour des vitesses de virage supérieures à 60 hameçons/min (Fig. 36).

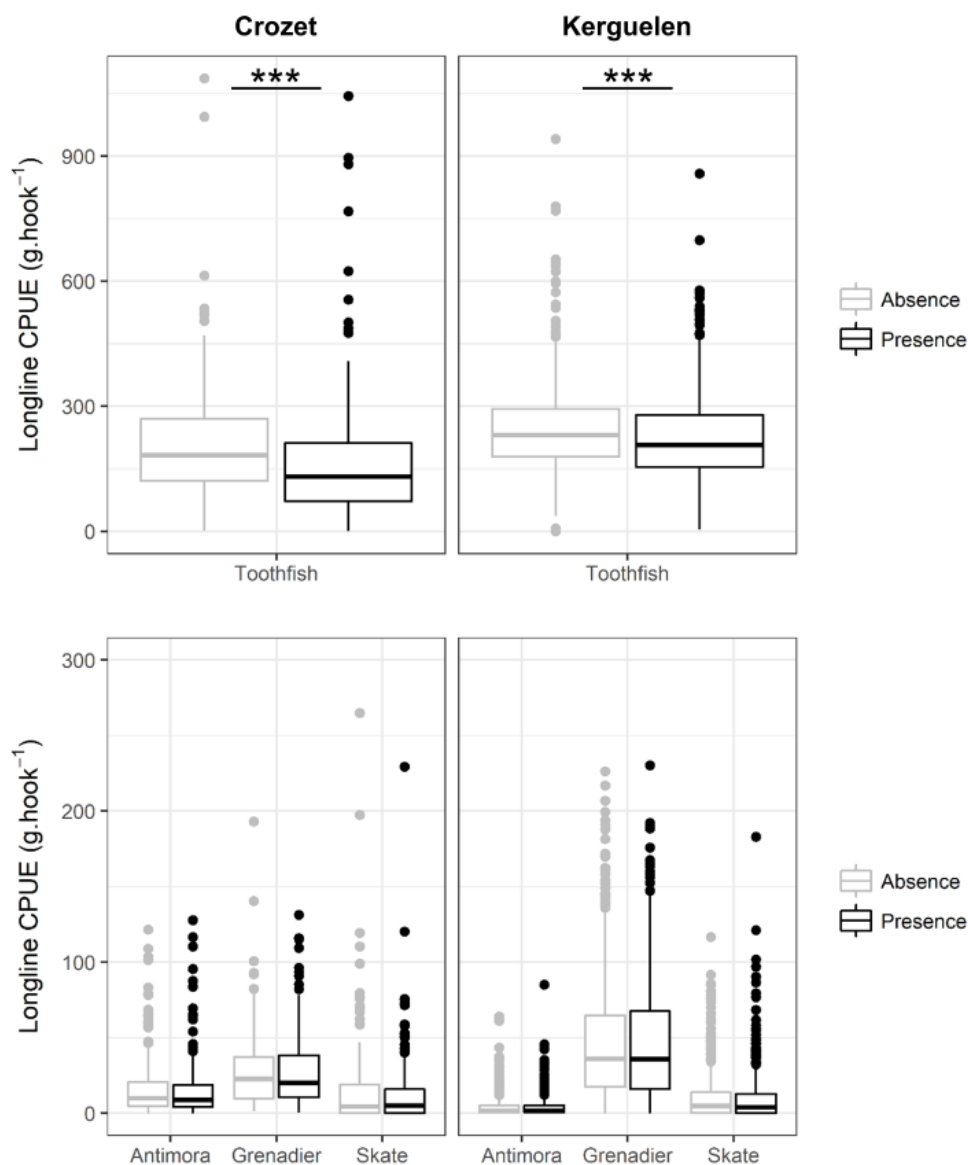


Figure 34. Boxplots des valeurs de CPUE observées par palangre pour la légine australe (au-dessus) et pour les trois groupes d'espèces de prises accessoires (antimora, grenadier et raies, en-dessous) quand les palangres étaient virées sans déprédation (absence de toute espèce déprédatrice confirmée – gris clair) et quand les palangres étaient virées avec déprédation uniquement par les cachalots (noir) à Crozet (gauche) et à Kerguelen (droite). Les points sont les valeurs aberrantes (outliers) des boxplots. *** indique une différence significative ($P < 0.001$) dans les valeurs de CPUE entre les palangres virées en absence et en présence de déprédation par les cachalots (comparaisons type t-test de Student) aussi bien à Crozet qu'à Kerguelen.

Tableau 19. Sorties numériques du *Modèle 3* testant les effets du nombre de cachalots simultanément présents (*Nb.ind*), de la longueur des palangres (*Length*), du temps de pêche des palangres (*SoakingTime*), de la vitesse de virage (*HaulingSpeed*) et de la profondeur à laquelle ont été virées les palangres (*Depth*) en tant que prédicteurs normalisés et continus sur la CPUE en légines. La campagne de pêche (*Trip*) a été tenue en compte dans le *Modèle 3* en tant que terme aléatoire.

	CROZET (N = 2 695 palangres)				KERGUELEN (N = 15 080 palangres)			
	<i>Estimation</i>	<i>SE</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>Estimation</i>	<i>SE</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
<i>Intercept</i>	5.20	0.05	97.39	< 0.001	5.49	0.02	305.25	< 0.001
<i>Nb.ind</i>	-0.15	0.02	-8.56	< 0.001	-0.07	0.005	-14.09	< 0.001
<i>Length</i>	-0.14	0.02	-6.30	< 0.001	-0.08	0.005	-16.63	< 0.001
<i>Depth</i>	-0.06	0.02	-2.78	0.005	-	-	-	NS
<i>SoakingTime</i>	0.02	0.02	0.91	0.36	0.05	0.005	9.83	< 0.001
<i>HaulingSpeed</i>	-0.09	0.02	-3.74	< 0.001	-0.10	0.006	-16.16	< 0.001
<i>Length:Nb.ind</i>	-	-	-	NS	-	-	-	NS
<i>Depth:Nb.ind</i>	-	-	-	NS	-	-	-	NS
<i>SoakingTime:Nb.ind</i>	-0.03	0.02	-1.97	0.05	-	-	-	NS
<i>HaulingSpeed:Nb.ind</i>	-	-	-	NS	0.02	0.004	3.54	< 0.001
	Intercept aléatoire : 0.15				Intercept aléatoire: 0.02			
	Variance résiduelle : 0.56				Variance résiduelle : 0.25			

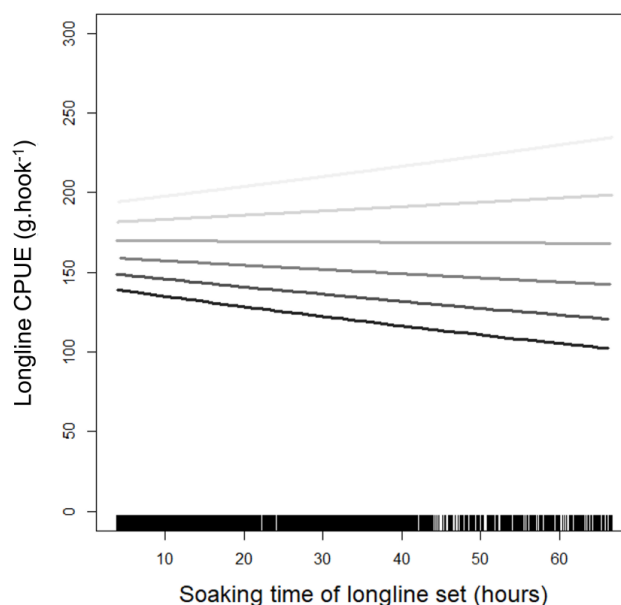


Figure 35. Estimations issues du *Modèle 3* de l'effet d'interaction entre le temps de pêche des palangres et le nombre de cachalots simultanément présents sur la CPUE en légines à Crozet. Chaque courbe correspond à un nombre de cachalots donné qui déprédataient simultanément sur la même palangre, allant de 0 (gris clair) à 5 (noir).

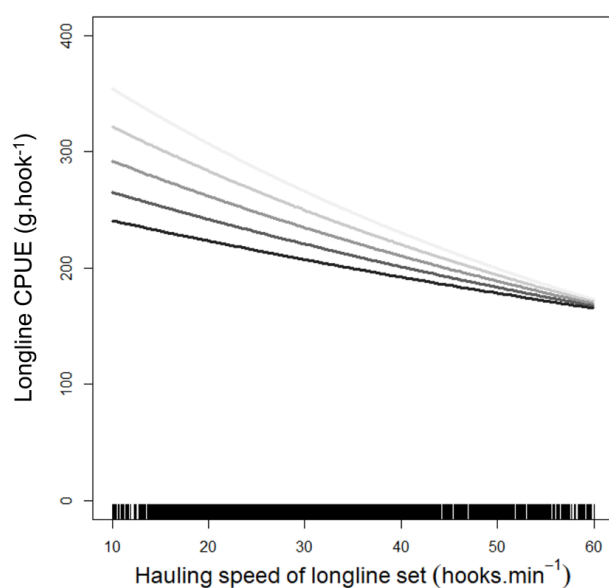


Figure 36. Estimations issues du *Modèle 3* de l'effet d'interaction entre la vitesse de virage des palangres et le nombre de cachalots simultanément présents sur la CPUE en légines à Kerguelen. Chaque courbe correspond à un nombre de cachalots donné qui déprédataient simultanément sur la même palangre, allant de 0 (gris clair) à 4 (noir).

4. Discussion

Cette étude a démontré que les cachalots consommaient spécifiquement la légine australe directement sur le matériel de pêche lorsqu'ils effectuaient de la déprédation sur les pêcheries au sein des ZEEs de Crozet et Kerguelen. Cette déprédation variait dans l'espace et le temps et était influencée par un certain nombre de variables opérationnelles. La proportion de palangres déprédées dépendait de la saison et de la profondeur à laquelle les palangres étaient déployées. Elle était influencée également par la distance parcourue par les navires lors du passage d'un lieu de pêche à un autre. Cette étude a démontré également que la quantité de légines australes déprédée par les cachalots variait selon: (1) le nombre d'individus présents autour des navires, (2) la vitesse à laquelle les palangres étaient remontées à bord, et (3) le temps de pêche des palangres. Ces résultats ont pu fournir des informations intéressantes pour la compréhension des facteurs susceptibles d'influencer et d'atténuer les interactions avec les cachalots sur les pêcheries étudiées, ainsi que sur d'autres pêcheries à la palangre confrontées à des interactions avec les cachalots tout à fait similaires.

4.1. Niveaux d'interaction avec les cachalots

Les proportions de palangres virées en présence de cachalots à Crozet (61 %) et à Kerguelen (41 %) figurent parmi les plus élevées jamais enregistrées dans l'Océan austral ou les autres pêcheries à la palangre démersale confrontées aux interactions avec les cachalots. En effet, cette proportion est de 18 à 25 % pour les palangres à la légine australe autour de la Géorgie du Sud (Moir Clark and Agnew, 2010; Purves et al., 2004; Söffker et al., 2015) et 35 % aux Malouines (Goetz et al., 2011; Yates and Brickle, 2007). Dans le Pacifique Nord-Est, 10 à 35 % des palangres ciblant la morue charbonnière sont déprédées par les cachalots (Hill et al., 1999; O'Connell et al., 2015; Peterson et al., 2013a; Straley et al., 2006, 2015; Thode et al., 2015).

Les proportions de palangres déprédées par les cachalots rapportées ici pour la période 2008-2015 correspondent aux estimations obtenues pour les années antérieures (Gasco et al., 2015; Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010). De plus, aucune tendance annuelle sur la proportion de palangres déprédées n'a été détectée au cours de la période étudiée. Ces résultats suggèrent que la proportion de matériel de pêche déprédée par les cachalots à Crozet et à Kerguelen est restée relativement stable au cours du temps.

Bien que les cachalots puissent se nourrir naturellement d'autres proies, comme les grands céphalopodes, qui ne sont pas capturés à la palangre (Clarke and MacLeod, 1974; Kawakami, 1980), la légine australe fait partie intégrante de leur régime alimentaire naturel

(Abe and Iwami, 1989; Duhamel et al., 2005; Gon and Heemstra, 1990; Yukhov, 1982, 1972). Pendant les épisodes de déprédation, les cachalots semblent retirer sélectivement la légine australe des palangres sans toucher aux prises-accessoires. La présence d'un plus grand nombre de légines sur les palangres, poissons de plus grande taille que celle des espèces des prises accessoires, peut augmenter la probabilité de leur détection par les cachalots et d'une déprédation sélective de cette espèce. Toutefois, cette sélectivité est plus susceptible de s'expliquer par la richesse énergétique de la légine, qui est supérieure à celle des autres espèces capturées à la palangre (Capdeville, 1997; Collins et al., 2010; Duhamel, 2003; Fertl, 2008; Péron et al., 2016).

Des diminutions de CPUE en légine australe en raison de la déprédation par les cachalots ont été décelées à la fois pour les ZEEs de Crozet et Kerguelen (respectivement 25 g/hameçon et 18 g/hameçon par cachalot présent). Si l'on multiplie ces rendements par le nombre d'hameçons remontés à bord et le nombre d'individus pour chacune des palangres virées en présence de cachalots en tant que seule espèce déprédatrice, cette baisse de la CPUE en légine a entraîné des pertes totales estimées à 702 tonnes pour Crozet, et à 2 649 tonnes pour Kerguelen sur l'ensemble de la période 2008-2015.

4.2. Variations spatio-temporelles dans la proportion de palangres déprédées

Pour Crozet et Kerguelen, les modèles développés pour expliquer la proportion de palangres déprédées révèlent que la probabilité d'interaction avec les cachalots est nettement plus faible pendant l'hiver austral. Ce résultat avait également été signalé dans des études antérieures (Labadie et al., 2018; Tixier, 2012) et s'explique par le schéma de migration des cachalots mâles qui se déplacent entre les aires d'alimentation en eaux froides toute l'année sauf pendant l'hiver austral et les aires de reproduction dans les eaux tropicales et subtropicales où se trouvent les femelles, pendant l'hiver austral (Jaquet et al., 2000; Madsen et al., 2002; Mellinger et al., 2004; Teloni et al., 2008).

Les variations dans la probabilité d'interaction entre cachalots et pêcheries entre les mois d'hiver et les mois d'été austral est plus faible à Crozet qu'à Kerguelen. Cependant, les variations du nombre moyen de cachalots déprédant simultanément la même palangre sont plus importantes à Crozet qu'à Kerguelen, avec une augmentation du nombre de cachalots durant les mois d'été austral à Crozet. Ces différences peuvent s'expliquer par la plus petite taille de la zone de pêche et par la densité de cachalots plus importante à Crozet qu'à Kerguelen pour une même densité de palangriers dans les deux ZEEs. En effet, la zone de

pêche de Crozet est de 20 512 km², soit un tiers de la zone de pêche de Kerguelen (63 200 km²). Labadie et al. (2018) a estimé le nombre de cachalots interagissant avec la pêcherie à la légine à 82 individus pour Crozet et à 106 individus pour Kerguelen, ce qui donne une densité de cachalots interagissant avec la pêcherie de 0.0040 cachalot par km² à Crozet et 0.0017 cachalot par km² à Kerguelen. Par conséquent, la probabilité que des navires soient détectés et subissent la déprédation par les cachalots est environ deux fois plus élevée à Crozet qu'à Kerguelen.

Limiter les activités de pêche aux mois d'hiver austral minimiserait probablement le taux d'interaction des cachalots avec les navires, et donc la quantité de légines déprédées. Une évidence de l'efficacité d'une telle application est la proportion extrêmement faible de palangres déprédées par les cachalots sur la pêcherie australienne ciblant également la légine australe et opérant autour des Îles Heard-et-MacDonald à la frontière sud de la ZEE de Kerguelen. Contrairement à la pêcherie française opérant à Kerguelen, qui opère toute l'année, la pêcherie australienne est limitée à la période d'avril à novembre (automne et hiver austral). Dans ce dernier cas, le taux d'interaction des cachalots avec les palangres australiennes est inférieur à 5 % (CCAMLR, 2015c). Cependant, ce faible taux d'interaction pourrait aussi s'expliquer par une plus faible densité de cachalots au sud du front polaire et donc aux latitudes des lieux de la pêcherie australienne. Il pourrait aussi s'expliquer par le fait que le chalutage a été ces dernières années, jusqu'à l'apparition de la palangre, la principale technique de pêche utilisée dans la zone de Heard Island.

Les différences de superficie des zones de pêche peuvent également expliquer le fait que la profondeur à laquelle les palangres ont été déployées ait pu influencer la proportion de palangres déprédées à Kerguelen, mais non à Crozet. En plus des densités plus élevées d'individus prédateurs et des pentes bathymétriques plus abruptes, les navires sont plus susceptibles d'être détectés et plus rapidement atteints par les cachalots à Crozet qu'à Kerguelen. Ainsi, les variations spatiales de la proportion de palangres déprédées pourraient mieux refléter la distribution naturelle des cachalots dans la ZEE de Kerguelen. Une probabilité accrue de déprédation sur les palangres virées à de plus grandes profondeurs peut indiquer que les cachalots sont naturellement distribués à la périphérie du plateau péri-insulaire de Kerguelen, ce qui correspond au type d'aires d'alimentation utilisées préférentiellement par d'autres mâles dans d'autres régions de haute latitude (Whitehead, 2003).

4.3. Moyens opérationnels d'atténuation de la déprédation par les cachalots

Lorsqu'ils quittent un lieu de pêche après déprédation par des cachalots, les navires sont beaucoup moins susceptibles de subir à nouveau la déprédation sur leurs palangres s'ils parcouraient des distances en moyenne supérieures à 60 km (32 miles nautiques) parce que les cachalots perdent la détection acoustique émise par les navires (Thode et al., 2015). Bien qu'une analyse plus poussée soit nécessaire au niveau individuel à l'aide de la photo-identification pour vérifier que ce sont bien les mêmes individus qui sont observés aux deux palangres successives (voir Chapitre 6 pour plus de détails), ce résultat indique que les cachalots ne suivent pas forcément toujours les navires de pêche sur de grandes distances ce qui pourrait être utilisé comme mesure d'atténuation afin de réduire les interactions. D'après des études antérieures, la mise en œuvre d'une telle technique d'éloignement des odontocètes pourrait constituer une stratégie efficace pour éviter les interactions (Peterson et al., 2013a; Tixier et al., 2015c). Toutefois, comme l'indique un effet de distance plus faible sur les interactions avec les cachalots à Crozet qu'à Kerguelen, cette stratégie pourrait être fortement dépendante de la taille ou de la bathymétrie des zones de pêche et des densités de cachalots, comme mentionné à la section précédente.

À Crozet, la vitesse de virage des palangres n'a pas eu d'effet sur la déprédation des cachalots, mais la prolongation du temps de pêche des palangres combinée à l'augmentation du nombre d'individus de cachalots présents autour du navire a entraîné une diminution du CPUE en légines. Ces résultats suggèrent que les cachalots peuvent déprédater les légines capturées sur la palangre bien avant les opérations de virage. Les cachalots sont des animaux effectuant des plongées à de grandes profondeurs et atteignant celles où se trouvent les palangres (Fiscus, 1982; Jaquet et al., 2000; Jaquet and Gendron, 2002).

À Kerguelen, le temps de pêche des palangres n'a pas d'effet sur la déprédation par les cachalots, mais il a été constaté qu'une vitesse de virage accrue réduisait la déprédation par les cachalots. L'ampleur de cette corrélation est plus importante avec l'augmentation du nombre de cachalots déprédant simultanément la même palangre pendant son virage. L'accessibilité des légines capturées dans la colonne d'eau pendant une période plus courte peut empêcher les cachalots d'enlever de grandes quantités de légines. Une palangre en mouvement plus rapide peut rendre la déprédation plus difficile pour les cachalots étant donné la grande taille de leur corps qui réduit leur propre maniabilité (Dial et al., 2008). Cette hypothèse est corroborée par l'existence d'un seuil de vitesse de virage au-delà duquel les rendements de pêche demeurent constants même en présence de cachalots (60 hameçons/min - cette étude) ou d'orques (80 hameçons/min - Tixier et al., 2015c).

CHAPITRE 6 : Comportement de suivi des navires par les prédateurs marins à l'échelle de l'animal



1. Introduction et objectifs

Le chapitre précédent a permis d'identifier les éléments d'une stratégie de pêche opérationnelle sur laquelle le capitaine peut compter pour minimiser les interactions avec les cachalots. Certains de ces éléments tendent à minimiser la probabilité qu'un cachalot rencontre une palangre (par exemple, privilégier les périodes de pêche ou les profondeurs auxquelles les cachalots sont moins nombreux, distancer les cachalots en éloignant les sites de virage successifs, réduire le temps de pêche des palangres). D'autres éléments peuvent minimiser la période d'interaction des cachalots avec les palangres (vitesse de remontée des palangres).

En effet, Richard (2019) a montré qu'à la fin d'une opération de virage en absence de déprédation, le capitaine choisissait la palangre la plus proche pour l'opération de virage suivante. Cependant, en cas de déprédation sur la première opération, le capitaine décidait de parcourir une distance supplémentaire pour virer une palangre plus éloignée. Cette technique a pour but d'éviter les événements de déprédation. Plus la distance parcourue entre les deux opérations de virage est grande, plus la stratégie est efficace. En effet, les odontocètes sont moins rapides que les bateaux ce qui peut, lorsque le capitaine parcourt une distance considérable entre deux virages, les amener à perdre complètement le navire en les faisant sortir de la zone de détectabilité acoustique de ce dernier. Ceci permet donc, avant que les odontocètes ne retrouvent potentiellement le navire, d'augmenter le temps du virage de l'opération suivante qui s'effectue sans risque de déprédation. En effet, j'ai pu montrer que, lorsque les navires se déplaçaient sur 60 km entre deux opérations de virage, la probabilité de retour des cachalots sur la seconde opération était réduite de 50 % (à Crozet) à 75 % (à Kerguelen) (Janc et al., 2018, Chapitre 5, Annexes 1 et 2). Cependant, cette technique ne permet pas de supprimer entièrement la déprédation, d'autant plus que de tels efforts d'évitement induisent des contraintes financières supplémentaires pour les pêcheurs liées à l'allongement des campagnes afin d'atteindre le quota de pêche (Maccarrone et al., 2014; Peterson et al., 2014). Des interrogations subsistent encore, notamment sur la distance maximale que les odontocètes sont capables de parcourir lors de leur engagement dans le suivi actif du navire. Il est important d'y répondre dans l'optique du développement de solutions d'atténuation durables mais aussi d'un cadre écologique, où le comportement naturel des odontocètes peut s'avérer altéré par la présence de navires étant donné qu'ils fournissent un apport artificiel de nourriture. De plus, on peut s'attendre à ce que les individus n'aient pas tous le même degré de motivation à suivre un navire. Si tel est le cas, cela voudrait dire que les individus les plus motivés à suivre un navire sur de grandes distances seraient

ceux qui interagiraient le plus avec les navires puisqu'ils seraient « spécialisés » de manière active dans le comportement de déprédation. Et inversement, les individus peu interactifs seraient donc « opportunistes » lorsque leur distribution naturelle se chevauche avec celle des opérations de pêche.

L'acquisition de données de suivi GPS constituant le moyen idéal mais restant très coûteux, la photo-identification est une alternative pouvant répondre à nos questions concernant le comportement de suivi des navires par les cachalots. Alors que la photo-identification est relativement aisée pour les orques qui restent plus longtemps en surface et à proximité du navire lors des interactions avec le matériel de pêche (voir Tixier et al., 2014a, 2014b), elle l'est moins pour les cachalots. Ces grands plongeurs passent le plus clair de leurs temps immergés et sont donc peu visibles à la surface lors du virage. Leur identification est d'autant plus difficile qu'elle se fait uniquement par les détails de leur nageoire caudale (forme générale, échancrures, entailles, cicatrices ; voir Labadie et al. (2015)). Celle-ci n'est visible qu'au moment très fugace où ils s'apprêtent à sonder pour interagir avec la palangre. De plus, il est nécessaire que la nageoire caudale soit exposée le plus perpendiculairement possible à la surface et face au photographe. De fait, et en raison de ses nombreuses autres missions à bord en particulier pendant le virage, il est tout simplement impossible pour le contrôleur de pêche de mener un suivi exhaustif des cachalots en surface par photo-identification.

Étant donnée l'influence déterminante de l'effort de photo-identification sur le nombre d'individus aussi bien photographiés qu'identifiés à l'échelle globale mais aussi à l'échelle de l'opération de virage où finalement la probabilité de capturer tous les cachalots présents est fortement dépendante du nombre de photographies prises, il est donc convenu, dans ce chapitre présent, de profiter:

- du travail de photo-identification mené de manière approfondie et systématique lors de ma mission terrain (voir section 3.3 du Chapitre 2 pour plus de détails),
- des premières analyses effectuées par Adrien Yernaux, co-encadré Dr. Christophe Guinet et moi-même au cours de son stage M1, pour la partie Kerguelen (décembre 2016 – janvier 2017).

En s'intéressant cette fois au comportement des odontocètes, ce chapitre vise à compléter l'examen des stratégies des pêcheurs confrontés aux interactions en étudiant les déplacements des cachalots en réponse aux déplacements des navires. De manière plus spécifique, un suivi à fine échelle spatio-temporelle par photo-identification, a pour objectif de déterminer la distance maximale à laquelle les cachalots se déplacent lorsqu'ils suivent des navires entre des

opérations successives de virage. Le temps nécessaire pour rejoindre les navires et interagir de nouveau avec le matériel de pêche est également étudié dans ce chapitre. L'analyse du comportement de suivi actif des navires par les cachalots peut préciser les mécanismes expliquant la diminution de la probabilité des navires d'être confrontés aux interactions en fonction de la distance parcourue (Chapitre 5). Elle pourrait permettre aussi d'affiner l'efficacité de la stratégie d'éloignement des cachalots en parcourant de grandes distances et de mesurer la modification du comportement naturel de ces prédateurs engendrée par l'activité de pêche.

2. Matériel et méthodes

Une session de photo-identification des cachalots a été réalisée à proximité des 7 navires autorisés à pêcher en même temps dans la ZEE de Kerguelen entre le 13 décembre 2016 et le 31 janvier 2017. Les contrôleurs de pêche à bord ont été assistés de deux scientifiques du projet OrcaDepred (Dr. Gaëtan Richard et moi-même) ayant embarqué sur l'un des palangriers (navire 7).

Les cachalots ont été photographiés suivant les recommandations de *Whale depredation Data collection guidelines* (Gasco et al, 2016) puis identifiés individuellement à l'aide de marques naturelles visibles sur leur nageoire caudale (tâches, marques, cicatrices) et à l'aide du catalogue de photo-identification des 152 cachalots de Kerguelen (Labadie et al., 2015) (Fig. 37).

Ces données de photo-identification des cachalots ont été combinées aux données PECHEKER fournies par le MNHN de Paris (voir sous-section 2.3.3 du Chapitre 2 pour plus d'informations) pour analyser le comportement des cachalots qui suivent les navires de pêche. Les opérations de virage effectuées par les 7 palangriers au cours de la mission terrain ont été classées dans l'ordre chronologique de leur date de début de virage. La combinaison « opération de virage » et « identité du cachalot » a été utilisée comme unité de base pour ces analyses.

Le taux d'interaction de chaque cachalot identifié représente la proportion d'opérations de virage pendant laquelle l'individu a été identifié par rapport au nombre total d'opérations de virage au cours desquelles le protocole de photo-identification des cachalots était en place à bord des 7 navires autorisés à pêcher en même temps. Les photographies pour lesquelles l'individu n'a pas pu être identifié (photographie de mauvaise qualité, individu trop éloigné ou la caudale n'était pas face à l'observateur) ont été écartées de l'étude.

Les distances parcourues entre deux opérations de virage ont été calculées à partir des positions GPS entre la fin de l'opération de virage où l'individu a été identifié (p-1) et le début de l'opération de virage où il a été de nouveau identifié (p) en supposant que le navire se déplace en ligne droite entre les opérations de virage. La distance de poursuite du navire par un cachalot entre p-1 et p a été supposée être la même que celle parcourue par le navire entre p-1 et p. Le temps de poursuite entre les deux opérations de virage a été calculé en faisant la différence entre la date de la fin de l'opération de virage p-1 et la date de prise de la première photographie de l'individu concerné interagissant avec l'opération de virage p. En effet, l'individu n'était pas forcément présent, ou observé, dès le début de l'opération de virage p. Ces informations de distances et de temps calculés pour chaque individu ont été comparées avec les vitesses de transit théoriques minimale et maximale des cachalots données par la littérature (2.5 km/h et 10.1 km/h – Weber et al. (2014)): un cachalot était considéré suiveur très actif ou suiveur peu actif, quand sa vitesse de transit était, respectivement proche, ou en dehors de cet intervalle de vitesses théoriques.

Les percentiles cumulant chacun 5 % des données ont été utilisés pour déterminer des seuils de rupture dans la distribution de l'ensemble des valeurs de distances parcourues par tous les individus identifiés. Ces seuils ont été utilisés pour déterminer différentes classes de distance au sein desquelles les occurrences de distances parcourues par chacun des cachalots identifiés ont été comptabilisées.

Les calculs, en utilisant la fonction *dist* et la méthode *euclidean* du package de base *stats*, ont été tous réalisés avec le logiciel R (R Core Team, 2015). Les moyennes ont été présentées avec leur écart-type (SD).

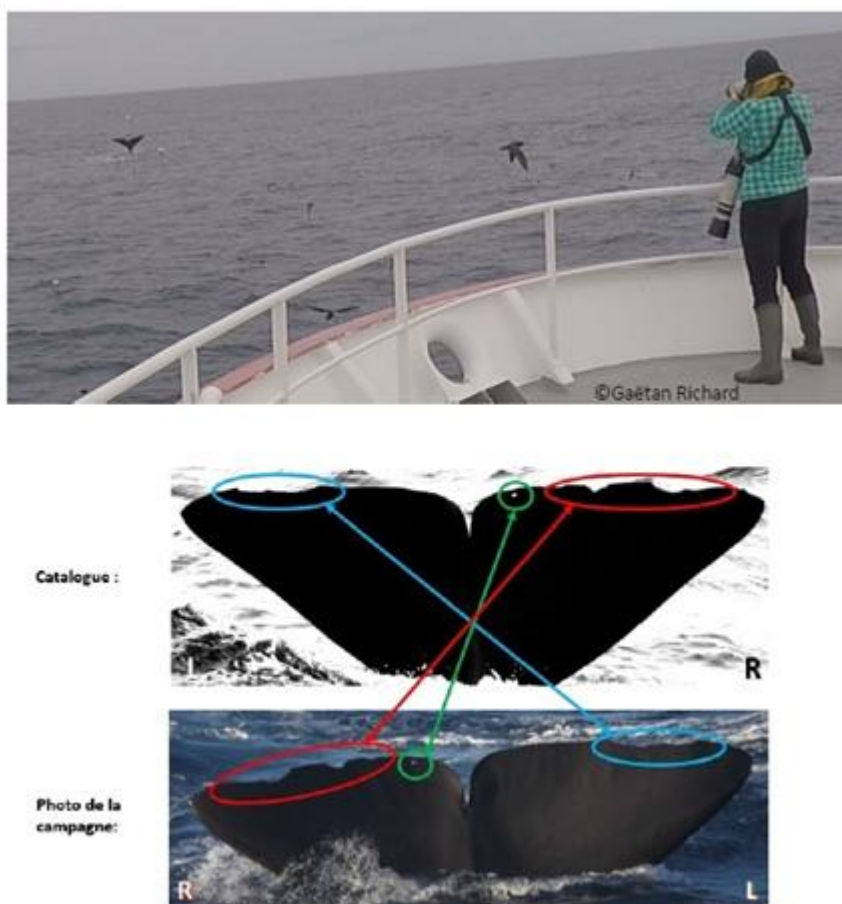


Figure 37. Prise de photographies et méthode de photo-identification des cachalots à partir des marques caractéristiques de la nageoire caudale et à l'aide du catalogue de photo-identification (issue du rapport de stage d'Adrien Yernaux - © Gaëtan Richard).

3. Résultats

3.1. Synthèse des informations sur la collecte de photographies

Sur les 776 opérations de virage suivies sur les 7 navires (dont 121 sur le navire 7), les cachalots étaient présents pour 333 opérations (dont 57 pour le navire 7), soit 43 % (47 % pour le navire 7) des opérations (Fig. 38). Des photographies de cachalots n'ont été prises que pour 76 de ces 333 opérations, dont 45 des 57 opérations sur le navire 7. L'effort de photo-identification de 79 % sur le navire 7 (au lieu de 23 % sur la globalité) nous a mené à ne prendre en compte que les cachalots identifiés à partir de ce navire dans les analyses (Tableau 20).

Cet effort de photo-identification effectué à bord des 7 navires a permis d'identifier un total de 88 individus, dont 54 ont été observés au moins à partir du navire 7. Cinquante-cinq des cachalots photographiés (soit 36 % du nombre total de cachalots catalogués) durant l'ensemble des opérations, dont 34 (soit 22 % du nombre total de cachalots catalogués)

photographiés à partir du navire 7, étaient connus du catalogue de photo-identification (ci-nommés par « KER_XXX »). Les 33 restants qui n'étaient pas encore catalogués à ce jour, dont 20 identifiés à partir du navire 7, ont ici été nommés par « PM_XXX » (Tableau 20).

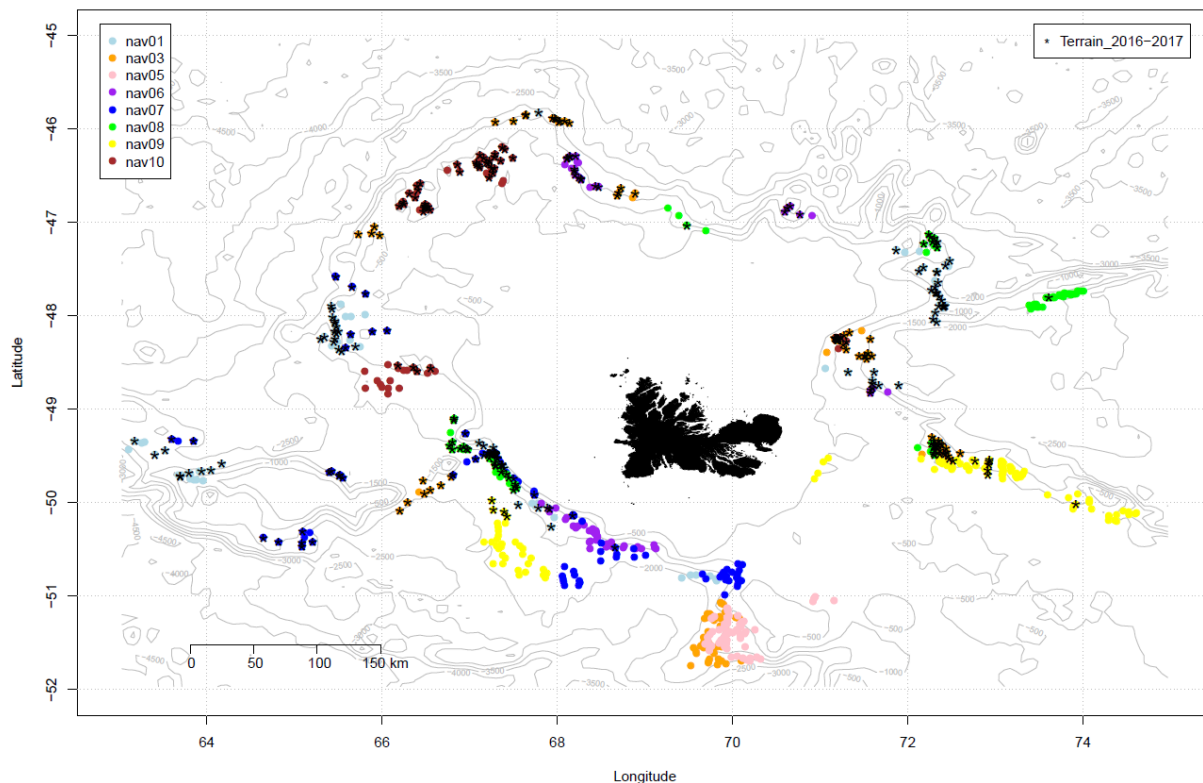


Tableau 20. Récapitulatif de l'effort de photo-identification des cachalots pour chaque navire ayant pêché au cours de la mission terrain au sein de la ZEE de Kerguelen (décembre 2016 – janvier 2017). En gras, le navire 7 sur lequel deux scientifiques du projet OrcaDepred (Dr. Gaëtan Richard et moi-même) étaient présents à bord.

Navire	Nb. d'opérations de virage	Nb. d'opérations avec cachalots	Nb. d'opérations avec photo-identification	Nb. total d'individus identifiés	Nb. d'individus catalogués	Nb. de nouveaux individus
1	139	87 (63 %)	4 (5 %)	2	0 (-)	2 (100 %)
3	135	81 (60 %)	13 (16 %)	26	18 (69 %)	8 (31 %)
5	57	0 (-)	0 (-)	0	0 (-)	0 (-)
6	65	20 (31 %)	1 (5 %)	1	0 (-)	1 (100 %)
7	121	57 (47 %)	45 (79 %)	54	34 (63 %)	20 (37 %)
8	77	34 (44 %)	8 (24 %)	7	4 (57 %)	3 (43 %)
9	112	11 (10 %)	3 (27 %)	7	6 (86 %)	1 (14 %)
10	70	43 (61 %)	2 (5 %)	2	0 (-)	2 (100 %)

3.2. Taux d'interaction des cachalots

Les taux d'interaction au cours des opérations de virage étaient variables selon les individus, et se situaient en moyenne à $4.6 \% \pm 4.9 \%$ pour les 54 cachalots identifiés depuis le navire 7 (Fig.39 et Tableau 21). Par exemple, KER_34 était l'individu ayant le plus interagi avec un taux d'interaction de 30 %, signifiant qu'il était observé à proximité du navire durant environ 1 virage sur 3 ; le second individu ayant le plus interagi, KER_73, avait un taux d'interaction de 17 % ; le cinquième individu ayant le plus interagi, KER_205, avait un taux d'interaction de 10 % et les 15 individus n'ayant interagi que sur une seule opération de virage (KER_33, KER_66, KER_85, KER_154, KER_173, KER_180, KER_197, KER_203, KER_214, KER_222, KER_226, PM_11, PM_15, PM_16 et PM_18) avaient un taux d'interaction proche de 1 % (Fig. 39 et Tableau 21).

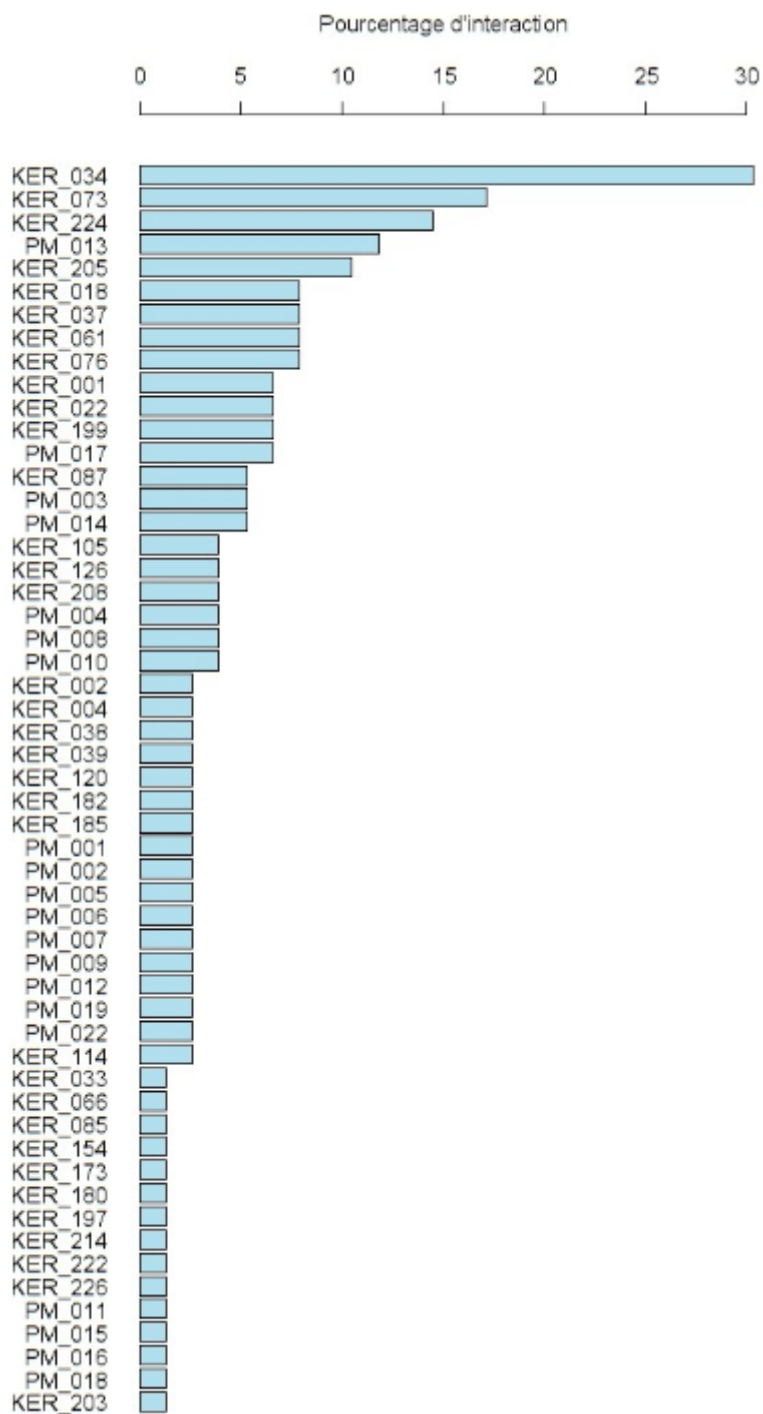


Figure 39. Taux d'interaction par cachalot identifié à bord du navire 7 autorisé à pêcher durant la mission terrain du 13 décembre 2016 – 31 janvier 2017 au sein de la ZEE de Kerguelen.

3.3. Distances parcourues et temps de poursuite par les cachalots entre deux opérations de virage successives

Les distances parcourues entre deux opérations de virage, calculées pour les 54 cachalots identifiés depuis le navire 7, était en moyenne de 57 ± 92 km, avec de grandes variations inter-individuelles et intra-individuelles (Fig.41 et Tableau 21). Il est à noter que KER_034 a effectué 4 changements de navire entre l'opération p-1 et l'opération p: en quittant une fois le navire 7 pour le navire 3 en parcourant 5 km et en 1h35 min (soit à 3.2 km/h), une seconde fois le navire 7 pour le navire 8 sur 54 km et en 13h55 (soit à 3.9 km/h), une troisième fois le navire 7 pour le navire 3 sur 90 km et en 49h52 (soit à 1.8 km/h) et une quatrième fois le navire 7 pour le navire 3 sur 372 km en 174h46 (soit à 2.1 km/h). Le reste des distances parcourues pour l'ensemble des cachalots identifiés ont été effectuées entre deux opérations de virage du navire 7.

La distribution des percentiles des valeurs de distance parcourue par le même individu entre deux opérations de virage successives montre 3 seuils de rupture donnant 4 gammes de distance distinctes: 0-22 km (65 % des données) ; 22-93 km (15 % des données) ; 93-252 km (15 % des données) et 252-434 km (5 % des données) (Fig. 40).

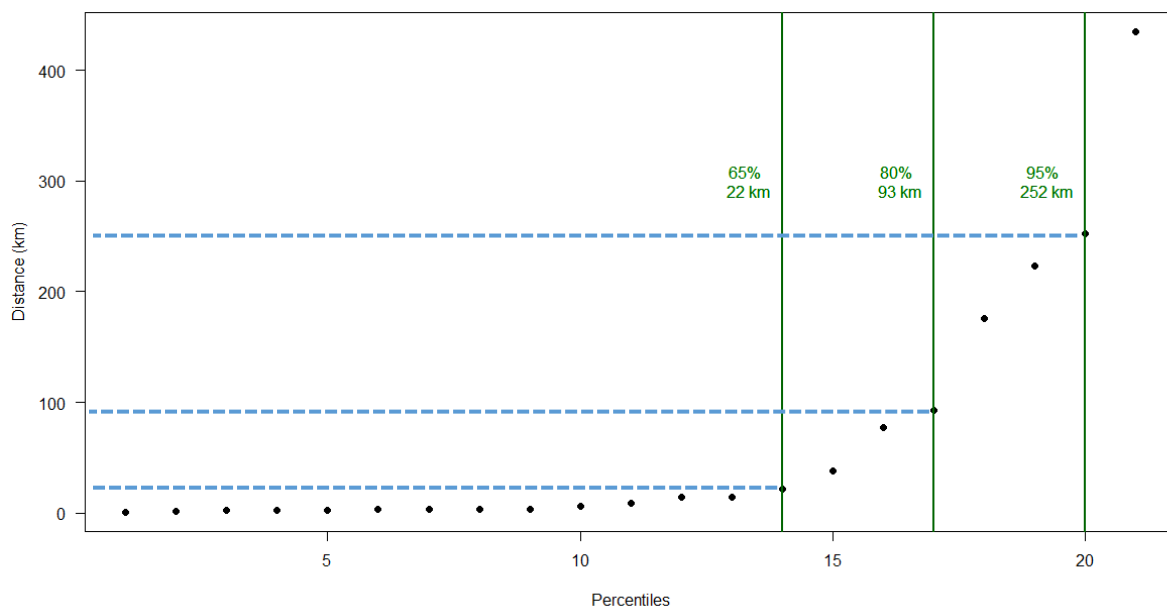


Figure 40. Distribution des percentiles, représentant chacun 5 % des données de distances parcourues par le même cachalot entre deux opérations de virage successives, montrant trois seuils de rupture : 22 km / 93 km / 252 km (issue du rapport de stage d'Adrien Yernaux).

Les distances de la première gamme de distance (0-22 km) ont été parcourues en moyenne en 25 ± 35 heures ($N = 87$) ; celles de la deuxième gamme (22-93 km) en 59 ± 154 heures ($N = 19$) ; celles de la troisième gamme (93-252 km) en 274 ± 139 heures ($N = 20$) ; et celles de la dernière gamme (252-434 km) en 241 ± 292 heures ($N = 7$) donnant, respectivement, des vitesses de transit moyennes de 1.35 ± 1.85 km/h (0.73 nœuds) ; 3.02 ± 1.61 km/h (1.63 nœuds) ; 0.94 ± 0.70 km/h (0.51 nœuds) ; et 3.22 ± 2.19 km/h (1.74 nœuds) (Fig. 41).

Excepté les 15 individus (soit 28 % des 54 individus identifiés) n'ayant interagi que sur une seule opération de virage et donc n'ayant probablement pas suivi le navire, 20 % l'ont suivi sur des distances inférieures à 60 km et 52 % sur des distances supérieures à 60 km (Tableau 21). Plus précisément, les distances maximales de poursuite parcourues par chaque individu sont respectivement comprises : (i) entre 0 et 22 km (14 km, la plus grande distance parcourue par KER_205) pour 20 % des individus, (ii) entre 22 et 93 km (78 km, la plus grande distance parcourue par KER_001, KER_126 et PM_007) pour 9 % des individus, (iii) entre 93 et 252 km (233 km, la plus grande distance parcourue par KER_018) pour 31 % des individus et (iv) entre 252 et 435 km (372 et 435 km, les deux plus grandes distances parcourues par KER_034) pour 11 % des individus (Tableau 21).

Parmi les cachalots qui ont suivi le navire entre deux opérations de virage ($N = 39$ individus), le nombre de fois où ce suivi s'est produit variait entre les gammes de distance pour un même individu (Tableau 21). Par exemple, la totalité des valeurs des individus KER_205 ($N = 7$) et PM_014 ($N = 3$) sont au sein de la gamme de distance 0 -22 km, 4 valeurs de KER_034 au sein de la gamme de distance 22 – 93 km, 2 de nouveau de KER_034 au sein de la gamme de distance 252 – 434 km correspondant aux deux plus grandes distances (372 et 435 km) effectuées au cours de l'étude (Fig. 41, Tableau 21).

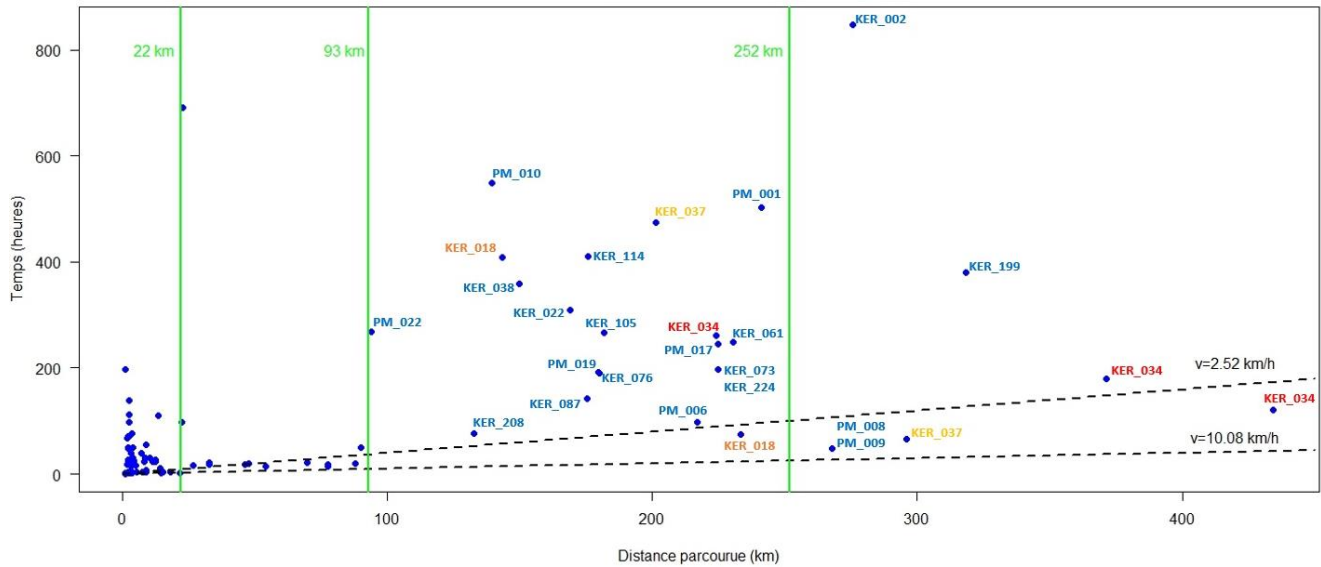


Figure 41. Graphique représentant le temps de poursuite par les cachalots identifiés entre la fin de l'opération de virage p-1 et la première photographie de l'individu concerné de nouveau présent au cours de l'opération de virage p, en fonction la distance parcourue entre la fin de l'opération p-1 et le début de l'opération p. L'identité des individus, ayant parcouru une distance supérieure à 93 km, est précisée. Les individus KER_34, KER_37 et KER_18 sont, respectivement, représentés par les étiquettes rouges, jaunes et oranges ; et le reste des autres individus par des étiquettes bleues. Les trois seuils de rupture de distance sont représentés par des traits verts (22, 93 et 252 km, voir Figure 40 pour plus de détails). Les vitesses de transit minimale et maximale théoriques sont représentées par des pointillés noirs (issue du rapport de stage d'Adrien Yernaux).

Tableau 21. Synthèse pour chaque cachalot identifié des taux d'interaction et, pour chaque gamme de distance, le nombre de fois où le suivi du navire par l'individu entre deux opérations de virage successives s'est produit et des distances maximales entre deux opérations de virage pour lesquelles l'individu était présent. En gras, la distance maximale qu'a pu parcourir chaque cachalot identifié.

Individu	Taux d'interaction (%)	GAMME DE DISTANCE							
		0 – 22 km		22 – 93 km		93 – 252 km		252 - 434 km	
		N	Distance maximale (km)	N	Distance maximale (km)	N	Distance maximale (km)	N	Distance maximale (km)
KER_034	30,3	15	22	4	90	1	224	2	434
KER_073	17,1	9	15	2	78	1	225	0	-
KER_224	14,5	9	15	0	-	1	225	0	-
PM_013	11,8	6	9	2	23	0	-	0	-
KER_205	10,5	7	14	0	-	0	-	0	-
KER_018	7,9	2	18	1	27	2	233	0	-
KER_037	7,9	2	15	1	78	1	201	1	296
KER_061	7,9	4	4	0	-	1	230	0	-
KER_076	7,9	4	18	0	-	1	180	0	-
KER_001	6,6	2	22	2	78	0	-	0	-
KER_022	6,6	2	18	1	27	1	169	0	-
KER_199	6,6	3	4	0	-	0	-	1	318
PM_017	6,6	2	15	1	78	1	225	0	-
KER_087	5,3	2	14	0	-	1	175	0	-
PM_003	5,3	3	9	0	-	0	-	0	-
PM_014	5,3	3	4	0	-	0	-	0	-
KER_105	3,9	1	2	0	-	1	182	0	-
KER_126	3,9	1	15	1	78	0	-	0	-
KER_208	3,9	1	5	0	-	1	133	0	-
PM_004	3,9	2	3	0	-	0	-	0	-
PM_008	3,9	0	-	1	48	0	-	1	268
PM_010	3,9	0	-	1	88	1	139	0	-
KER_002	2,6	0	-	0	-	0	-	1	276
KER_004	2,6	1	4	0	-	0	-	0	-
KER_038	2,6	0	-	0	-	1	150	0	-
KER_039	2,6	1	2	0	-	0	-	0	-
KER_120	2,6	1	1	0	-	0	-	0	-
KER_182	2,6	1	2	0	-	0	-	0	-
KER_185	2,6	1	4	0	-	0	-	0	-
PM_001	2,6	0	-	0	-	1	241	0	-
PM_002	2,6	1	9	0	-	0	-	0	-
PM_005	2,6	0	-	1	70	0	-	0	-
PM_006	2,6	0	-	0	-	1	217	0	-
PM_007	2,6	0	-	1	78	0	-	0	-
PM_009	2,6	0	-	0	-	0	-	1	268

PM_012	2,6	1	2	0	-	0	-	0	-
PM_019	2,6	0	-	0	-	1	180	0	-
PM_022	2,6	0	-	0	-	1	94	0	-
KER_114	2,6	0	-	0	-	1	176	0	-
KER_033	1,3	Interagi que sur une seule opération de virage							
KER_066	1,3								
KER_085	1,3								
KER_154	1,3								
KER_173	1,3								
KER_180	1,3								
KER_197	1,3								
KER_214	1,3								
KER_222	1,3								
KER_226	1,3								
PM_011	1,3								
PM_015	1,3								
PM_016	1,3								
PM_018	1,3								
KER_203	1,3								

4. Discussion

Bien que la période d'étude soit courte (un mois et demi à bord d'un navire), les taux d'interaction avec les cachalots, à la fois pour l'ensemble des navires autorisés à pêcher (43 %) et uniquement pour le navire 7 (47 %) sont proches des taux d'interaction moyens observés lors de précédents travaux (Janc et al., 2018; Labadie et al., 2018). Nos résultats semblent donc représentatifs de la globalité du phénomène étudié. La distance moyenne parcourue par les cachalots de l'étude (57 ± 92 km) est proche du seuil moyen à partir duquel les navires étaient beaucoup moins susceptibles de subir une nouvelle interaction (Janc et al., 2018). Cette étude démontre la capacité de certains cachalots à modifier leur distribution naturelle en s'engageant dans un suivi actif du navire, une fois qu'ils l'ont détecté, et parfois sur de grandes distances, pour déprédaté lors des opérations de virage suivantes. Cette modification pouvant même avoir lieu entre plusieurs zones de pêche éloignées les unes des autres.

Avec environ 3 cachalots sur 4 à Kerguelen ayant engagé un suivi actif des navires entre différentes opérations de virage successives, et 1 sur 10 l'ayant fait sur des distances supérieures à 250 km (maximum 435 km), les résultats démontrent une forte motivation de ces individus à adopter ce comportement de déprédation malgré les coûts énergétiques engendrés par ces suivis. Les bénéfices énergétiques tirés par les individus enclins à ce comportement de déprédation seraient supérieurs à ceux issus d'une chasse naturelle dans

leurs domaines vitaux malgré le surplus d'énergie dépensée lors de la poursuite des navires sur des distances considérables. En effet, la déprédation à une faible profondeur et donc à faible coût sur une ressource riche et grasse, venant des grandes profondeurs telle que la légine australe, entrainerait un bilan énergétique positif pour les odontocètes. De plus, j'ai remarqué que KER_034, le cachalot ayant le plus interagi au cours de ma mission terrain, avait changé plusieurs fois de navire ce qui pourrait confirmer sa réelle motivation de maintenir ce comportement de déprédation.

L'étude a mis en évidence 4 gammes de distance parcourue (0-22 / 22-93 / 93-252 / > 252 km) pouvant être interprétées comme différents "degrés de motivation" d'un même individu à suivre le navire entre deux opérations de virage. Plus précisément, avec seulement 1 cachalot sur 4 qui n'a pas suivi le navire jusqu'à sa prochaine opération de virage, et 4 sur 5 qui l'ont suivi sur des distances > 22 km, ces résultats confirment que la technique d'éloignement des cachalots n'est pas efficace sur de faibles distances comme déjà démontré par Janc et al. (2018). Toutefois, certains individus (1 sur 5) n'auraient pas suivi le navire au-delà de 22 km. En adoptant la stratégie de ne pas modifier leur distribution naturelle et d'interagir avec les navires qui viennent à proximité, ces cachalots seraient alors considérés « opportunistes » (comme KER_205 qui interagissait au retour du navire 7 dans une même zone de pêche). Aussi, pour une même gamme de distance en particulier entre 93 et 252 km, certains individus semblent suivre le navire en mettant beaucoup plus de temps que d'autres pour le retrouver. Cependant, il se pourrait que ces individus aient interagi avec d'autres navires sans qu'ils n'aient pu être photographiés.

La probabilité d'avoir le retour des interactions avec les cachalots dans la nouvelle zone n'est pas nulle lorsque le navire parcourt au moins 60 km (de 25 % à Kerguelen à 50 % à Crozet - Janc et al. (2018)). Cette probabilité aurait pu être associée à la rencontre de nouveaux individus dans les nouvelles zones de pêche. Cependant, mes résultats montrent que la moitié des individus ont affiché une motivation à suivre le navire sur des distances au-delà de 60 km. La possibilité de rencontrer de nouveaux individus dans les nouvelles zones est donc également combinée à la possibilité du retour des mêmes individus affichant un degré de motivation de poursuite du navire assez considérable.

Cette étude a mis en évidence des différences de comportement d'interaction des cachalots avec les navires de pêche, ou plus précisément de motivation et/ou de capacité de suivre les navires, entre individus d'une même population. Ces variations suggèrent différents degrés de spécialisation dans ce comportement de déprédation sans que la motivation et le mécanisme n'en soient vraiment compris. Le degré de chevauchement spatio-temporel entre

la distribution naturelle des cachalots et celles des opérations de pêche pourrait aussi expliquer cette hétérogénéité individuelle. Cependant, la distance individu/navire et la probabilité d'être photographié devraient être prises en compte. En effet, des individus souvent vus à proximité du navire sont davantage susceptibles d'être photographiés alors que d'autres, observés beaucoup plus loin sont moins fréquemment et plus difficilement photographiés ; de plus certains individus ne sont pas identifiés à cause de photographies manquées. Un effort de collecte concernant la mesure de la distance approximative entre le navire et l'individu présente ainsi qu'un effort de photo-identification des cachalots de façon systématique sur l'ensemble des navires pourraient être ultérieurement menés.

CHAPITRE 7 : Discussion générale et perspectives



La gestion moderne de la compétition « faune sauvage – humains », plus particulièrement de la compétition « prédateurs marins – pêcheries » dans le cadre de ma thèse, souligne l'importance de l'identification des différents acteurs impliqués. Celle-ci permet de favoriser l'amélioration des connaissances sur le comportement de ces acteurs (Guerra, 2019; Redpath et al., 2015; Young et al., 2010).

Dans une situation où les prédateurs marins affectent, et parfois menacent la viabilité socio-économique de l'activité des pêcheries sans oublier les impacts écologiques qui en découlent, il a été nécessaire de s'intéresser à l'optimalité du processus décisionnel des capitaines ainsi qu'aux changements du comportement naturel des prédateurs marins liés à l'activité humaine. Dans cette discussion, j'explique comment ma thèse a répondu à une partie de ces objectifs en étudiant la déprédation par les cachalots et les orques sur les pêcheries à la palangre démersale ciblant spécifiquement la légine australe et opérant dans les Zones Économiques Exclusives françaises subantarctiques.

Après avoir examiné les différents facteurs opérationnels et spatio-temporels pouvant minimiser la pression sur la ressource en faisant diminuer les interactions « prédateurs marins – ressource pêchée » (Chapitre 5), j'ai apporté de nouveaux éléments de compréhension sur l'optimisation du comportement de pêche des preneurs de décisions, les capitaines. Le compromis optimal idéal se traduit par la combinaison simultanée de la maximisation des bénéfices (succès de pêche) et de la minimisation des coûts (fréquences d'interaction avec les prédateurs marins). Plus précisément, j'ai tenté d'examiner les interactions « capitaines – ressource ciblée » et les interactions « capitaines – prédateurs marins » à deux échelles spatio-temporelles distinctes afin de démontrer l'hétérogénéité des comportements de pêche. J'ai ensuite évalué leurs rapports coûts/bénéfices spécifiques afin d'essayer de dégager au moins un comportement de pêche optimal assurant la soutenabilité et la résilience des pêcheries (Chapitres 3 et 4). J'ai également démontré, en étudiant les interactions « prédateurs marins – capitaines » le changement des réponses comportementales des prédateurs marins face à une activité anthropique telle que la pêche (Chapitre 6). L'ensemble des différents résultats a permis d'apporter et/ou de renforcer de nouvelles perspectives concernant la compétition « prédateurs marins – pêcheries ».

1. Synthèse des résultats et discussion générale

1.1. Processus décisionnel des capitaines

1.1.1 Synthèse des stratégies d'évitement et/ou d'atténuation des interactions de type déprédation

La liste des recommandations réalisables pouvant être communiquée aux pêcheurs afin d'éviter la déprédation des cachalots dans la ZEE de Kerguelen est la suivante :

- (i) Favoriser l'activité de pêche à de faibles profondeurs afin de minimiser la probabilité de rencontres des cachalots ;
- (ii) Ne pas laisser longtemps les palangres à l'eau afin d'éviter la déprédation de fond ;
- (iii) Remonter les palangres à des vitesses supérieures à 60 hameçons/min lorsque les cachalots sont présents afin de limiter la quantité de poissons déprédée ;
- (iv) Se déplacer d'au moins de 60 km à la fin d'une opération de virage en présence de cachalots avant d'entamer une nouvelle opération afin qu'au moins une partie des cachalots perde la trace acoustique du navire.

Cette liste est plus restreinte dans la ZEE de Crozet en raison des interactions, simultanément ou séparément, avec les orques et avec les cachalots sur la même flottille sachant que l'écologie et les capacités physiques et physiologiques de ces deux espèces déprédatrices diffèrent. Par exemple, la probabilité d'interaction avec les orques est plus importante entre juin et septembre et en faibles profondeurs en raison de leur distribution naturelle. Pour Crozet, les recommandations à retenir, en réponse ou en prévention de la déprédation par ces deux espèces, sont donc les suivantes: l'évitement de pêche à des faibles profondeurs entre juin et septembre, l'utilisation de palangres plus courtes, la diminution du temps de pêche des palangres, l'augmentation de la vitesse de virage, l'éloignement des odontocètes en parcourant de grandes distances entre les opérations de pêche (Tableau 22).

Tableau 22. Synthèse de l'influence des facteurs spatio-temporels et opérationnels sur la minimisation des interactions avec les cachalots et les orques.

	Cachalots - Janc et al. (2018)	Orques - Tixier et al. (2015c)
Facteurs spatio-temporels		
<i>Période de l'année</i>	Entre Juin et Septembre	Entre Octobre et Décembre
<i>Profondeur</i>	Favoriser les gammes de faible profondeur	Favoriser les gammes de grande profondeur
<i>Technique d'éloignement</i>	> 60 km	> 75 km
Facteurs opérationnels		
<i>Longueur</i>	-	Utiliser des palangres courtes
<i>Temps de pêche</i>	Ne pas laisser longtemps les palangres en pêche: risque de déprédation de fond - Richard et al. (2019)	
<i>Vitesse de virage</i>	> 60 hameçons/min	> 80 hameçons/min

D'autres facteurs influencent également la fréquence d'interaction tels que la taille du secteur de pêche. Plus le secteur est grand, plus la détectabilité des navires par les prédateurs marins est difficile réduisant alors la prévisibilité de l'activité de pêche et augmentant ainsi l'efficacité de la technique d'éloignement des odontocètes en parcourant une distance assez importante entre les opérations de pêche (Cruz et al., 2016; Guinet et al., 2015; Thode et al., 2015, 2007; Tixier et al., 2015c, 2019b). Ceci est confirmé par ma thèse avec la mise en évidence d'une meilleure efficacité de cette technique face aux interactions avec les cachalots appliquée à Kerguelen qu'à Crozet.

1.1.2 Évaluation de l'optimalité des comportements de pêche

Ma thèse constitue une étape préliminaire des analyses socio-économiques dans le contexte de pêcheries confrontées à la déprédation.

En résumé, en fournissant une description complète des variables composant le processus décisionnel des capitaines, j'ai démontré à la fois la diversité et la complexité des processus décisionnels et donc des comportements de pêche dans une situation où les capitaines doivent maintenir la rentabilité de leur activité tout en faisant face aux coûts liés aux interactions avec des espèces déprédatrices (Chapitres 3 et 4). Ceci démontre qu'il y a plusieurs manières d'exploiter la ressource et/ou d'éviter les interactions de type déprédation. Les différences

entre ces comportements sont dépendantes de l' « effet capitaine » mais aussi principalement expliquées par trois schémas généraux de la répartition spatiale de l'effort de pêche à l'échelle de la campagne de pêche (*i.e.*, exploitation, exploration, mixte – Chapitre 3) et par trois schémas généraux de la répartition spatiale des opérations de virage au sein de la phase d'exploitation de la ressource et/ou d'évitement des interactions (*i.e.*, concentrées, diffuses, intermédiaires – Chapitre 4). Malgré des rapports coûts/bénéfices et donc des opportunités d'apport artificiel de nourriture aux prédateurs marins différents d'un comportement à l'autre, aucun schéma de la répartition spatiale de l'activité de pêche ne peut assurer simultanément une maximisation du succès de pêche et une minimisation des fréquences d'interaction.

En revanche, j'ai pu mettre en évidence que la décision majoritaire des capitaines les plus expérimentés ayant obtenu les meilleurs succès de pêche était celle qui consistait à continuer à pêcher malgré la présence des prédateurs marins au sein de plusieurs zones connues à fort rendement. Ceci reconferme l'hypothèse selon laquelle ces capitaines adoptent réellement la stratégie de recherche de la ressource optimale en privilégiant l'exploitation à court-terme d'un succès de pêche maximal plutôt que la minimisation des fréquences d'interaction (Richard et al., 2017). Ceci est illustré par une exploitation de la ressource beaucoup plus précise et localisée sans forcément effectuer des stratégies de déplacement sur de grandes distances entre les opérations de virage et/ou après les sessions de virage afin de réduire les interactions (Fig. 42 et Tableau 23). Cela suppose que, malgré de hautes fréquences d'interaction, ces capitaines expérimentés ne chercheraient pas à minimiser la quantité de poissons déprédés, cette minimisation restant sans doute difficile. Ces observations confirment le réel renforcement de la compétition entre les capitaines expérimentés et les prédateurs marins pour la même ressource.

J'ai pu donc démontrer l'importance de la connaissance du comportement de pêche, plus précisément du comportement humain ou encore de l'écologie comportementale humaine, ainsi que de la composition de la flottille de pêche. En effet, dans l'hypothèse où la flottille serait homogène c'est-à-dire composée uniquement de capitaines expérimentés adoptant le même comportement et voire exploitant les mêmes zones de pêche, un certain nombre de conséquences écologiques pourraient à long-terme engendrer un effet rétroactif et négatif sur les compagnies de pêche. D'une part, la pêche en présence des prédateurs marins pourrait augmenter la quantité déprédée sur la capture des pêcheurs. Une telle pratique pourrait, par conséquent, accroître la pression de la pêche sur les stocks de la ressource et entraîner des déplétions locales de celle-ci: les pêcheurs cherchant à maintenir et à atteindre un rendement acceptable et compenseraient les quantités de poissons déprédés par un effort de pêche

supplémentaire. De plus, même si le taux de déprédation restait inchangé, la quantité de poissons déprédés augmenterait toutefois avec l'augmentation du quota de pêche (C. Guinet et P. Tixier, comm. pers) ce qui entraînerait sans doute des conséquences écologiques importantes pour les poissons reproducteurs, en particulier les femelles de grande taille, proies préférées des grands prédateurs marins (Gasco, 2013; Péron et al., 2016). Cette pression sur la ressource pourrait être encore plus importante depuis qu'il a été démontré que le taux de déprédation est sans doute sous-estimé puisque les prédateurs marins interagissent avec les palangres aussi bien pendant les phases de pêche que pendant les phases de virage (Janc et al., 2018; Richard et al., 2019; Towers et al., 2018). D'autre part, le comportement de déprédation pourrait perturber le comportement des espèces déprédatrices dans l'écosystème marin. Par exemple, les orques de Crozet, connues pour s'échouer volontairement sur les plages pour prédater les éléphants de mer pourraient abandonner cette stratégie alimentaire en faveur de la déprédation sur les pêcheries. Par conséquent, les populations d'éléphants de mer pourraient, à long-terme, augmenter ce qui perturberait les relations proies-prédateurs de l'ensemble de l'écosystème marin (Guinet et al., 2015; Tixier, 2012). De plus, ce comportement de déprédation, dont le bilan énergétique est très intéressant pour les prédateurs marins, améliore les performances démographiques de leurs populations. En effet, par le biais de ce processus d'approvisionnement artificiel en nourriture, les orques de Crozet ayant les plus hauts niveaux d'interaction ont de meilleurs taux de reproduction et de survie (Tixier et al., 2017, 2015a). Le comportement de déprédation des cachalots mâles subadultes et adultes de Crozet et Kerguelen pourrait sans doute améliorer leur fitness et leur condition corporelle. Ceci pourrait les pousser à fréquenter plus longtemps les femelles dans les eaux subtropicales et tropicales, au cours de la période de reproduction pendant l'hiver austral, favoriser éventuellement une meilleure sélection du partenaire sexuel et ainsi contribuer, à long-terme, à une augmentation du taux de reproduction. Cependant, il est toutefois important de rappeler que malgré le retour des populations des odontocètes, l'abondance d'individus de ces populations reste actuellement inférieure à celle qu'ont connues ces populations avant le début de la pêche INN (Guinet et al., 2015).

Tableau 23. Comparaison entre la campagne de pêche ayant obtenu le succès de pêche (Biomasse journalière) le plus faible et celle avec le meilleur succès de pêche à Crozet et Kerguelen.

	CROZET		KERGUELEN	
	<i>Succès de pêche min.</i>	<i>Succès de pêche max.</i>	<i>Succès de pêche min.</i>	<i>Succès de pêche max.</i>
<i>Biomasse journalière (tonnes/jour)</i>	0.31	15	2.89	10.03
<i>Capitaine</i>	5	4	9	17
<i>Expérience (nb de campagnes de pêche)</i>	10	16	2	21
<i>Durée de la marée (jours)</i>	5,5	7	76	24
<i>Biomasse totale sur la marée (tonnes)</i>	1,7	102	220	241
<i>Prop.cachalots.seuls (%)</i>	0	14	18	17
<i>Prop.orques (%)</i>	73	86	-	-
<i>Distance journalière parcourue (km/jour)</i>	132	55	81	59
<i>Distance entre deux virages moyenne (km)</i>	21	7	10	9
<i>Distance après session virage moyenne (km)</i>	32	8	55	20
<i>Ratio.virage/filage</i>	2.9	1.2	2	1.3

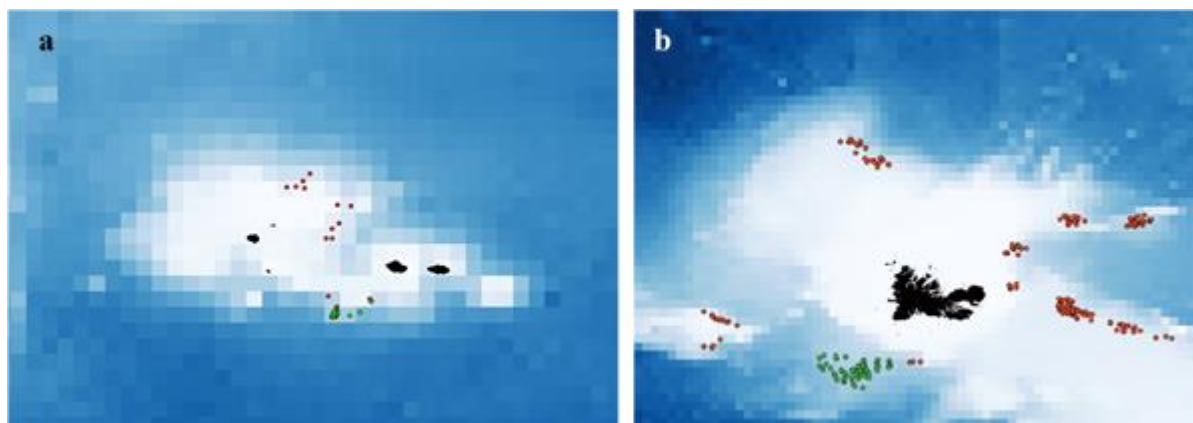


Figure 42. Localisation de l'effort de pêche de la campagne ayant obtenu le succès de pêche (Biomasse journalière) le plus faible (points rouges) et de celle avec le meilleur succès de pêche (points verts) à a. Crozet et b. Kerguelen.

Cependant, il a été constaté que certains capitaines mettaient en œuvre des comportements visant à minimiser ces interactions. Bien que ces comportements soient associés à une moindre réussite de pêche, ils pourraient peut-être finalement être plus durables à long-terme. Actuellement, les pêcheurs se concentrent sur la maximisation du succès de pêche à court-terme en particulier pour des raisons sociales (atteindre leur quota de pêche annuel le plus tôt possible afin de passer moins de temps en mer et rentrer plus tôt chez eux auprès de leurs familles – Tableau 23). Il serait alors intéressant de faire des évaluations coûts/bénéfices très précises afin d'étudier la marge économique entre le succès de pêche maximal et le succès de pêche profitable minimisant les interactions de type déprédation. Si le

bénéfice net obtenu est positif, il serait plus intéressant d'un point de vue durabilité socio-écosystémique à long-terme de viser un succès de pêche profitable mais minimisant les interactions afin d'éviter les conséquences écologiques listées ci-dessus, ce qui favoriserait la viabilité économique des pêcheries. Cependant, les coûts de déplacement liés à un comportement à succès de pêche profitable pourraient être trop élevés. C'est pourquoi, les comportements à succès moyen mais profitable avec une fréquence d'interaction plus faible que la moyenne, devraient recevoir une attention particulière afin de trouver le(les) compromis nécessaire(s) à une gestion durable de la coexistence entre prédateurs marins et pêcheries sur les plans socio-écosystémique et bioéconomique (Boyd, 2002; Guénette et al., 2006; Maccarrone et al., 2014; Morissette et al., 2012; Peterson et al., 2014; Williams et al., 2011). Si tel est le cas, un apport de connaissances en ce qui concerne les possibles évolutions prédictives du socio-écosystème selon différents scénarios devrait être fourni aux compagnies de pêche et aux capitaines. Ceci permettrait de faciliter le changement de leur perception en ce qui concerne l'exploitation de la ressource en les orientant dans la transition d'une vision à court-terme vers une vision à plus long-terme (Doyen et al., 2017; Gourguet et al., 2013; Nielsen et al., 2018; Trijoulet et al., 2018).

1.2. Modifications du comportement naturel des prédateurs marins

1.2.1 Déprédation de fond

Bien que la déprédation sur les palangres pélagiques pendant les phases de pêche ait déjà été mise en évidence (Dalla Rosa and Secchi, 2007; Forney et al., 2011; Passadore et al., 2015; Rabearisoa et al., 2012; Thode et al., 2016), celle sur les palangres démersales restait encore incertaine puisque jusqu'à présent celle-ci a toujours été supposée n'avoir lieu qu'au moment des opérations de virage (Gasco et al., 2015; Tixier, 2012; Werner et al., 2015).

Grâce à la collecte des données de pêche et de la présence des prédateurs marins par les contrôleurs, j'ai pu émettre l'hypothèse selon laquelle les cachalots auraient la capacité de déprédater lorsque les palangres démersales étaient encore en pêche (Chapitre 5, Janc et al. (2018)). Cette hypothèse a pu être confirmée dans le cadre d'une autre étude, où des données préliminaires d'accélération / acoustique indiquent la présence de cachalots à proximité du matériel de pêche et interagissant avec les palangres posées sur le fond marin bien avant les opérations de virage (Richard et al., 2019). La présence de cachalots à proximité du navire indique qu'ils sont capables de le localiser avant les opérations de filage. Ce repérage peut s'expliquer par la détection des forts signaux acoustiques émis par le navire et détectables dans un rayon compris entre 7 et 35 km en marche avant (Richard, 2019). Les cachalots

capables de plonger jusqu'à 1 500 – 2 000 m de profondeur (Fais et al., 2015; Guerra et al., 2017; Teloni et al., 2008) peuvent attraper la palangre, la faire coulisser ou ratisser entre leurs dents afin de décrocher les légines capturées (Mathias et al., 2009) ce qui peut entraîner la capture accidentelle d'individus (Richard et al., 2019). Les balises GPS déployées sur les orques ont permis de montrer que les orques peuvent également contribuer à cette déprédation de fond, puisqu'elles sont capables de plonger jusqu'à plus de 1 000 m de profondeur (Reisinger et al., 2015; Richard et al., 2019; Towers et al., 2018).

1.2.2 L'engagement des prédateurs marins dans le suivi actif des navires lors de leurs phases de déplacements

J'ai aussi pu démontrer l'efficacité de la technique d'éloignement des prédateurs marins sur des distances au-delà de 60 km grâce au calcul de la probabilité d'interaction lorsque les capitaines adoptent cette stratégie de pêche (Chapitre 5 - Janc et al. (2018) et Chapitre 6). Ceci est confirmé par mes résultats puisque seulement un individu sur 4 suivait le navire sur des distances supérieures à 22 km (rayon maximal de détection du navire en marche avant de 35 km - Richard (2019)).

Il a été souvent supposé que la déprédation par les cachalots était essentiellement opportuniste et qu'elle était le résultat d'une co-occurrence avec les opérations de pêche sur les mêmes zones (Gasco, 2013; Gasco et al., 2015; Tixier et al., 2019b; Tixier, 2012). Ce n'est cependant pas toujours le cas puisque j'ai également pu montrer que les interactions, malgré les distances parcourues supérieures à 60 km entre les opérations de virage, n'étaient pas uniquement liées à la présence de nouveaux individus dans les nouvelles zones de pêche mais également liées à la modification du comportement naturel d'une partie des individus ayant décidé de suivre activement les navires sur de telles distances. Ce suivi peut être favorisé par l'augmentation de la détectabilité des navires lorsqu'ils effectuent une marche arrière au moment de la récupération des bouées avant l'opération de virage puisque les ondes acoustiques se propagent dans un rayon de détection pouvant aller jusqu'à 270 km (Richard, 2019).

Cette modification de comportement face à une nouvelle ressource d'origine anthropique est également rapportée dans le cas d'espèces d'oiseaux marins (Bartumeus et al., 2010; Bicknell et al., 2013; Real et al., 2017) et pour d'autres espèces de prédateurs en milieu terrestre (Mateo Tomás et al., 2015; Newsome et al., 2015; Rodewald et al., 2011). Mon hypothèse de poursuite active des navires a aussi été soutenue par d'autres observations faites en Géorgie du Sud où un cachalot et une orque exerçant une déprédation sur les pêcheries à la

légine ont été capables de parcourir des distances de suivi du navire respectivement supérieures à 180 km et à 300 km (Towers et al., 2018). Tixier et al. (2015c) ont également montré qu'une unité matriarcale d'orques de Crozet était capable de parcourir 180 km pour retrouver le même navire en une journée. Ceci est un exemple, parmi tant d'autres, confirmant l'influence des subventions alimentaires anthropiques, prévisibles à la fois dans le temps et l'espace, sur la modification du comportement naturel des prédateurs marins (Oro et al., 2013). Cette redistribution « artificielle » des prédateurs marins, en les faisant s'éloigner des zones dans lesquelles ils auraient été en temps normal en activité naturelle de recherche alimentaire pourrait engendrer un certain nombre de conséquences écologiques et affecter la dynamique écosystémique du milieu marin. Le comportement de déprédation peut permettre aux prédateurs marins une amélioration de leur condition physique individuelle entraînant une augmentation de leurs populations, une réduction de leur variabilité temporelle, une augmentation de leur résilience. Ces conséquences modifieraient alors un certain nombre de processus tels que la réduction de la diversité des communautés, la compétition, les interactions proies-prédateurs, le transfert d'éléments nutritifs entre les biotopes et les écosystèmes entraînant alors des changements dans la diversité et les services écosystémiques (Oro et al., 2013). Cette modification du comportement naturel pourrait aussi pousser les prédateurs marins à interagir avec la pêche illégale malheureusement encore présente au niveau des eaux internationales qui n'hésite pas à les tuer entraînant alors, par exemple, des perturbations au niveau du réseau social des survivants et de leurs paramètres démographiques (Busson et al., 2019).

1.3. Hétérogénéité individuelle

1.3.1 Des capitaines

J'ai montré l'hétérogénéité de la perception individuelle des capitaines (Chapitres 3 et 4). Ces résultats vont dans le même sens que ceux obtenus lors d'études antérieures pour les capitaines d'autres pêcheries (Gaertner et al., 1999; Guillotreau et al., 2011). Cette variabilité inter-capitaines a été soulignée par Richard et al. (2017) avec certains capitaines plus sensibles à la déprédation et qui affichaient de faibles fréquences d'interaction en prenant la décision cohérente de quitter la zone. Et à l'inverse, d'autres capitaines moins sensibles à la déprédation, restaient sur la zone de pêche et affichaient des fréquences d'interaction élevées car leur priorité était concentrée sur l'exploitation à court-terme d'un haut rendement de pêche. Ma thèse confirme que ces derniers sont majoritairement les capitaines les plus expérimentés. Cependant, même s'ils tendent vers un type de comportement de pêche de par

leur expérience, ces capitaines n'adoptent pas toujours exactement le même ce qui renforce l'importance de la perception individuelle et par conséquent, de l'écologie comportementale humaine dans le management des compétitions entre faune sauvage et humains. En effet, les projets de réduction de compétition humains – faunes devraient passer par une approche plus innovante et interdisciplinaire. Par exemple, le recours aux sciences humaines et sociales permettrait une meilleure compréhension des facteurs sociaux par l'intermédiaire de l'établissement d'une cartographie des représentations sociales ou d'entretiens semi-structurés. Ces approches sont encore à l'heure actuelle souvent ignorées dans la majorité des études sur de telles compétitions. Cependant, elles pourraient influencer fortement la perception de la compétition et notamment la manière d'exploiter la ressource. Ceci permettrait aux acteurs impliqués de transiter du rapport de « conflit humains – faune sauvage » à une coexistence autour d'un bien commun qu'est la ressource, à la fois intégrative et durable sur le long-terme (Dickman, 2010; Gore and Kahler, 2012; Manfredo and Dayer, 2004; Mosimane et al., 2014).

1.3.2 Des prédateurs marins

J'ai également mis en évidence une hétérogénéité individuelle du comportement de déprédation chez les cachalots (Chapitre 6). Les différences de tendances comportementales ou plus précisément les personnalités animales sont en effet un phénomène assez répandu au sein du règne animal (Favati et al., 2014; Sih et al., 2004; Westneat et al., 2013; Wilson et al., 2010; Wolf and Weissing, 2012). De telles variations intra-populationnelles de la fréquence des interactions avec les pêcheries ont été également documentées chez les orques avec les mêmes pêcheries à Crozet (Tixier et al., 2010) et chez les phoques gris (*Halichoerus grypus*) avec les pêcheries au saumon au niveau du Moray Firth dans la Mer du Nord (Harris et al., 2014).

La motivation à interagir plus ou moins fortement avec les navires pourrait probablement traduire des différences physiologiques ou métaboliques des individus (Biro and Stamps, 2010; Careau et al., 2008) et donc une dépendance accrue de certains individus vis-à-vis des pêcheries et une diminution de la part relative de leur comportement naturel de pêche ce qui pourrait entraîner des conséquences sur l'évolution de la population (Wolf and Weissing, 2012). Cette motivation pourrait être liée à un différentiel croissant selon les individus entre d'une part les gains et les coûts énergétiques selon qu'ils chassent naturellement ou adoptent un comportement de déprédation. Les individus pour lesquels ce différentiel est le plus important et positif pourraient préférer ce comportement de déprédation. Alors que la plupart

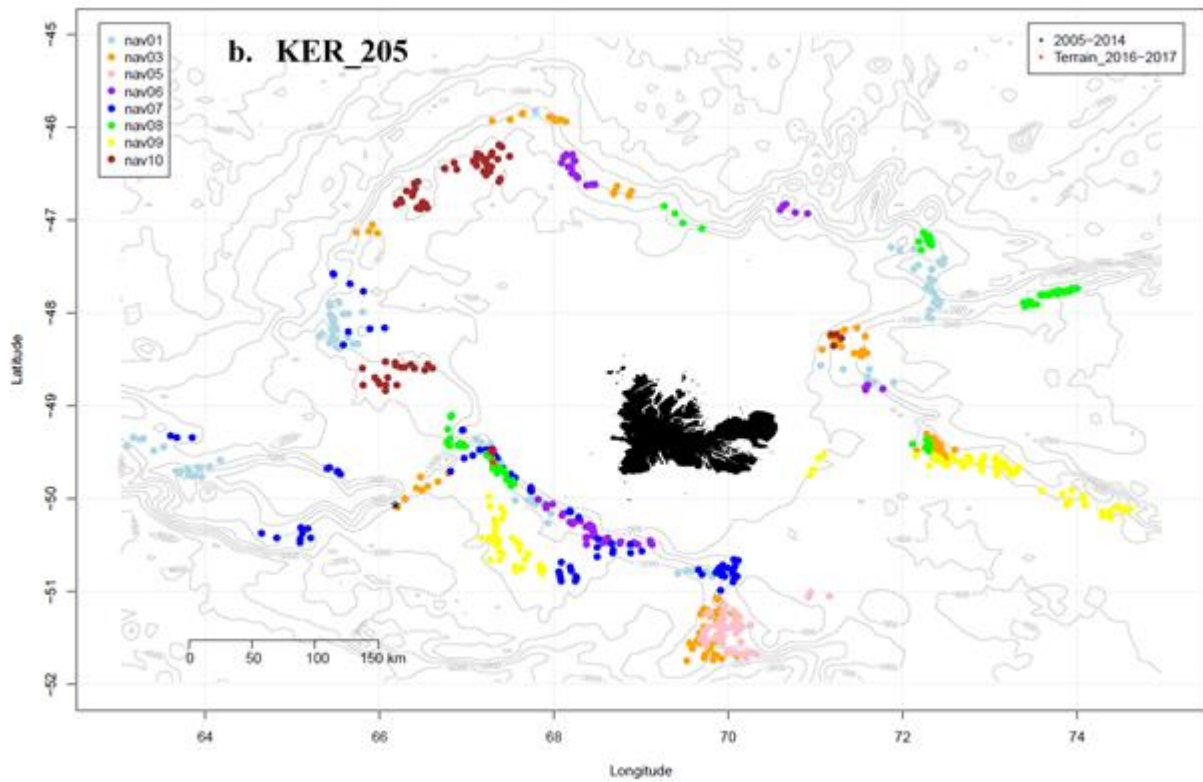
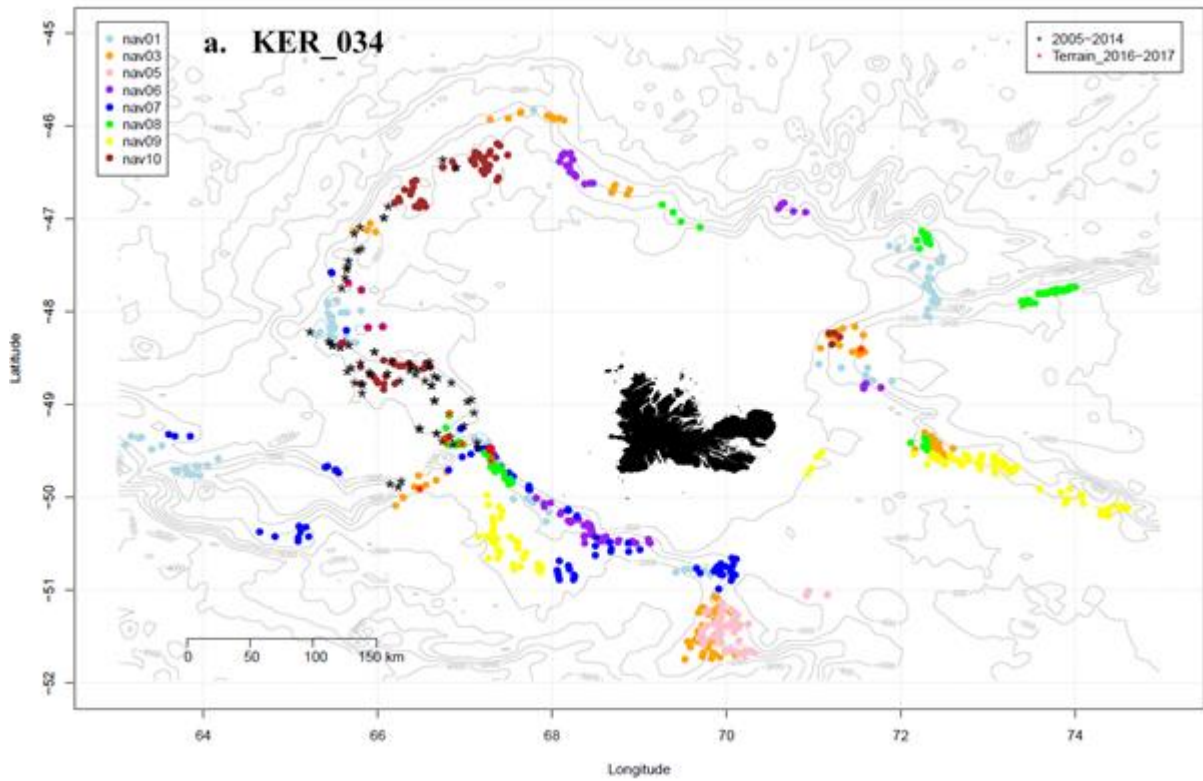
des autres individus ne tireraient peut-être avantage des navires que lorsque ceux-ci sont présents à proximité de leur domaine vital et ne chercheraient pas à les suivre sur de très grandes distances. Si cette hypothèse était vérifiée cela pourrait suggérer qu'il y ait des différences de succès de prédation naturelle ou voire même de déprédation entre les individus, ce qui laisserait supposer que les individus cherchant à interagir le plus seraient les moins efficaces en conditions de chasse naturelle et, par conséquent, les plus contraints énergétiquement. Dans le cas contraire, il pourrait seulement s'agir de différences comportementales interindividuelles sans cause bioénergétique. Cependant, comme le comportement de déprédation peut se transmettre socialement entre individus au cours du temps et dans l'espace (Schakner et al., 2014), il se pourrait aussi que l'ensemble des cachalots ne l'ayant pas encore appris et/ou ne le maîtrisant pas encore puissent l'acquérir par apprentissage dans un futur proche.

Cependant, suite à la comparaison de la distribution spatiale des événements d'interaction avec:

- (i) le cachalot ayant le plus interagi au cours de ma mission (KER_034): la répartition de ses cooccurrences avec les navires semble être principalement sur la grande majorité de la partie ouest du Plateau de Kerguelen (Fig. 43a) ;
- (ii) le cachalot n'ayant pas été plus loin que 22 km et pourtant 5^{ème} individu ayant le plus interagi au cours de ma mission (KER_205): la répartition de ses cooccurrences avec les navires est très localisée (Fig. 43b) ;
- (iii) un cachalot ayant moins interagi (KER_001): la répartition de ses cooccurrences semble être principalement au nord-ouest du Plateau de Kerguelen (Fig. 43c) ;

il se pourrait que ces variations interindividuelles de comportement soient les conséquences de différences dans l'utilisation de leur habitat et donc de différences de répartition et de taille de leurs domaines vitaux probablement liées à des préférences alimentaires. En effet, Pirotta et al. (2011) ont mis en évidence que les cachalots au sein de la Mer Méditerranée n'exploitaient pas de manière homogène leur habitat, se répartissaient plutôt dans certaines zones topographiques déterminantes de manière stable et durable dans le temps. Néanmoins, une différence de répartition interindividuelle sans doute liée à des besoins différents entre individus et/ou à la concurrence intra spécifique a été également observée. Des préférences alimentaires ont été aussi montrées, à l'aide d'analyses isotopiques, au sein de la population des orques de Crozet (Tixier et al., 2019a; Tixier, 2012) ou encore au sein des orques en Alaska entre les individus piscivores de type « résidents » effectuant de la déprédation sur les palangres et les individus de type « transients » consommant des mammifères marins

n'effectuant aucune déprédation sur les palangres (Saulitis et al., 2000; Yano and Dahlheim, 1995).



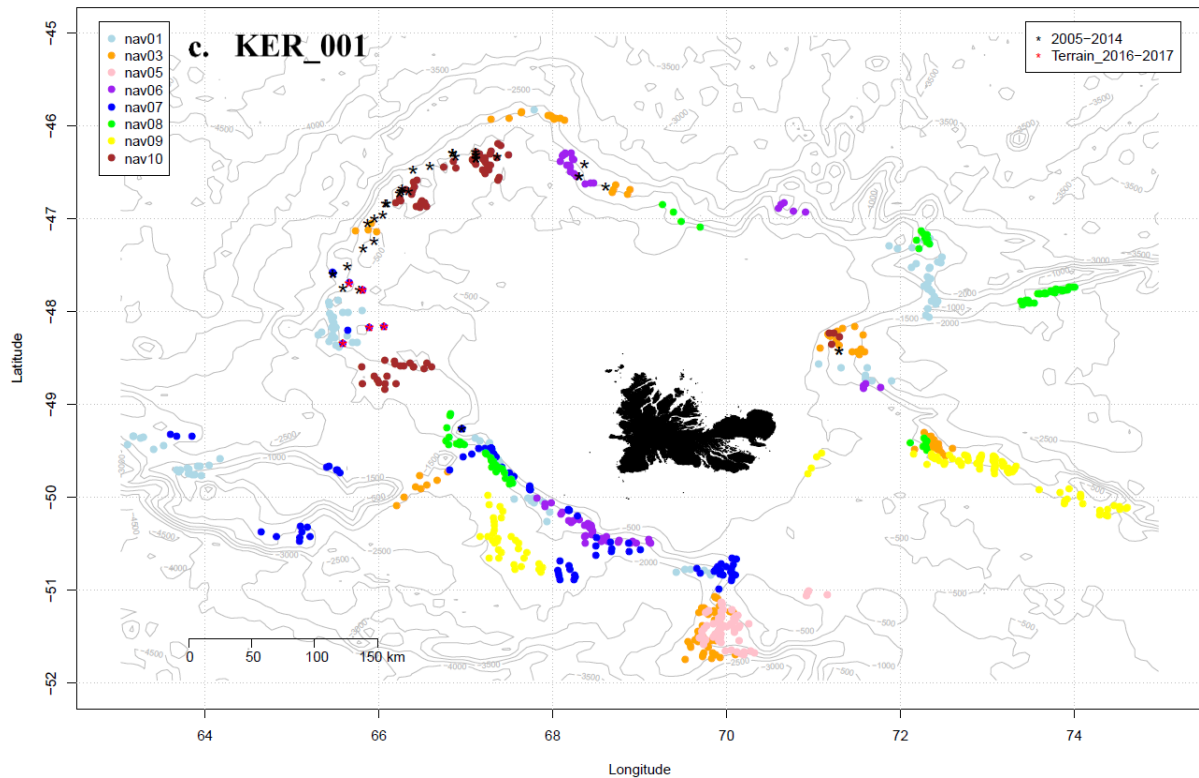


Figure 43. Distribution spatiale des palangres virées par chacun des navires (points colorés selon le navire) sur les zones de pêche au sein de la ZEE de Kerguelen et celles étant virées en présence de l'ensemble des cachalots identifiés (étoiles rouges) durant la mission de terrain (13 décembre 2016 – 31 janvier 2017) et celles étant virées en présence du même individu (étoiles noires) à l'aide des données de photo-identification de la période 2005 – 2014 pour a. KER_034, b. KER_205 et c. KER_001.

Ces observations remettent en question les conclusions concernant la distribution spatio-temporelle des fréquences d'interaction avec les cachalots qui est: (i) relativement homogène à Crozet (Fig. 44) ce qui, d'ailleurs, confirme de nouveau une plus faible efficacité de la technique d'éloignement des prédateurs marins sur de grandes distances qu'à Kerguelen ; (ii) hétérogène sur le Plateau de Kerguelen avec des fréquences d'interaction plus élevées au Nord-Ouest suggérant alors une certaine hétérogénéité de la distribution des interactions avec les cachalots (Tixier et al., 2019c et Fig. 44). Cette variation spatio-temporelle pourrait, en effet, refléter les fréquences d'interaction avec les cachalots et/ou la réelle densité des cachalots effectuant la déprédation et/ou encore l'ampleur de la transmission sociale horizontale du comportement de déprédation plutôt que la réelle répartition de l'abondance naturelle de la ressource et/ou la réelle distribution naturelle des cachalots.

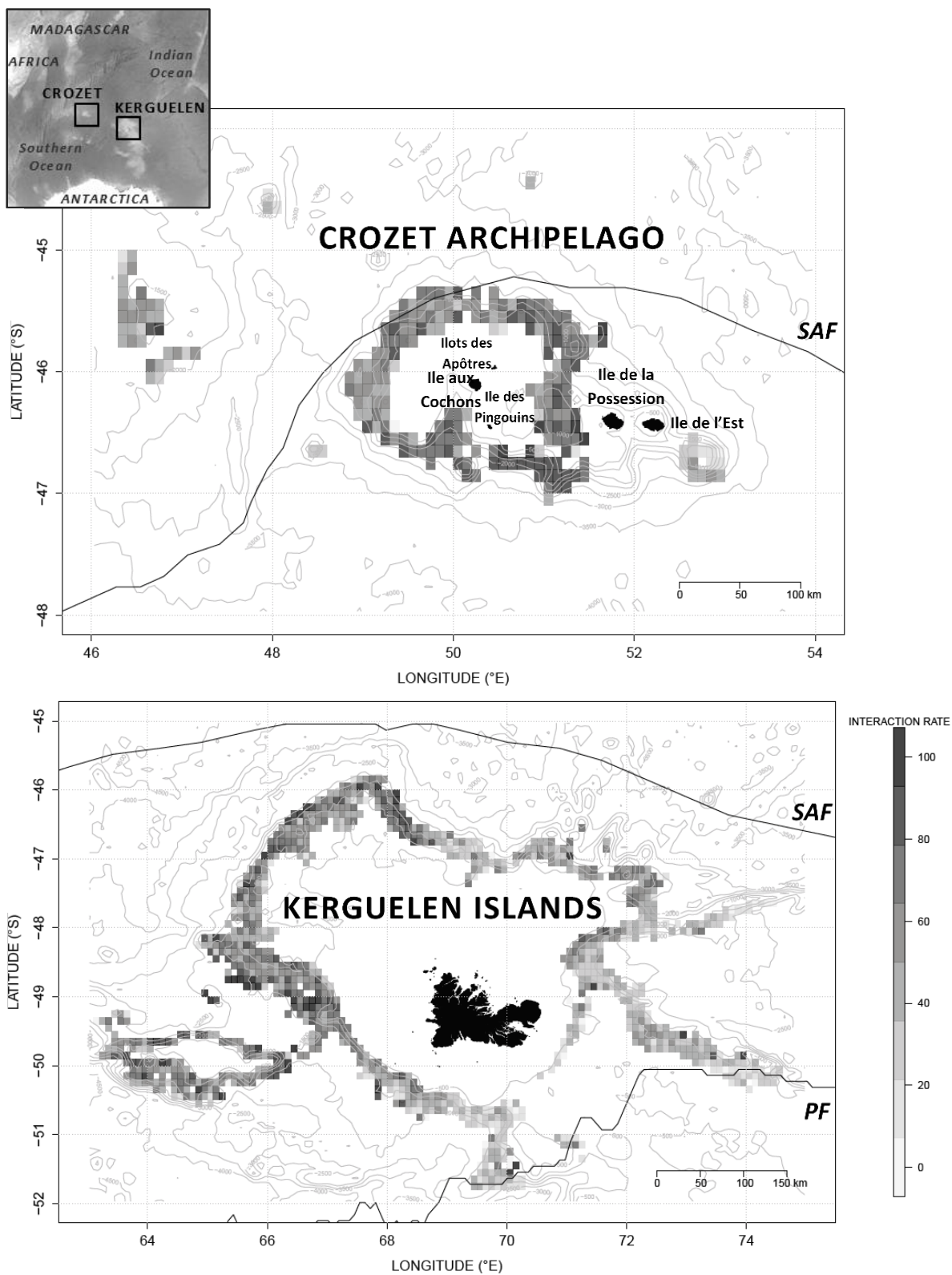


Figure 44. Distribution des fréquences d'interaction avec les cachalots (avec ou sans les orques) par cellule spatiale de $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ de côté dans laquelle au moins une palangre a été virée sur la période 2003 – 2017.

2. Conclusion et perspectives

Dans l'ensemble, une intensification de la compétition liée aux interactions de type déprédation pourrait être prévisible suite à l'augmentation des déplétions locales de la ressource en raison de la raréfaction des proies naturelles et du réchauffement climatique et, sans doute, associée à une augmentation du nombre d'individus déprédateurs (Evans, 2010; Gerten et al., 2013; Oro et al., 2013; Scheffran and Battaglini, 2011). Des coûts socio-économiques plus élevés pour les compagnies de pêche avec d'éventuelles conséquences majeures au niveau de l'écosystème marin seraient donc possibles entraînant des conséquences sur la consommation des proies et sur le système trophique global du sommet vers la base. C'est pourquoi la nécessité d'une gestion correctement durable des pêcheries tout en laissant un minimum de proies naturelles aux prédateurs marins est soulignée.

2.1. Surveillance acoustique passive

L'utilisation de la surveillance acoustique passive présente de multiples intérêts pouvant répondre à plusieurs objectifs du projet OrcaDepred ainsi qu'à ceux des autres pêcheries également confrontées aux interactions. Par exemple, elle pourrait fournir le temps d'arrivée des prédateurs marins à proximité de la palangre afin de mieux évaluer la proportion du matériel de pêche déprédaturé à l'échelle de la palangre.

Étant donné l'incertitude des taux de déprédation, notamment lorsque les palangres sont encore en pêche au fond, il serait également possible d'évaluer les taux de déprédation au cours des phases de pêche et de virage afin de comparer l'importance de la déprédation de fond versus celle du virage. Ceci est réalisable grâce à la surveillance acoustique passive puisque, contrairement aux capteurs GPS individuels, elle est moins onéreuse et permet d'éviter le biais lié à l'hétérogénéité individuelle du comportement des prédateurs marins. Ceci permettrait d'apporter des éléments de réponse quant à la conception d'un système de protection de poissons. Si la déprédation de fond est négligeable par rapport à celle ayant lieu pendant le virage, un système protégeant les poissons uniquement lors des opérations de virage pourrait suffire. Sinon, le système devrait prévoir la protection des poissons dès le début de la pêche.

En étudiant la détectabilité et la signature acoustique des navires, Richard (2019) a mis en évidence que ceux-ci pourraient être détectés au moment des opérations de filage avec l'émission de signaux intenses particuliers pouvant alors indiquer aux prédateurs marins le début de l'opération mais également lors des opérations de virage avec des signaux particulièrement forts liés à la décélération des navires. Il serait intéressant de comparer la

détectabilité entre différents navires et de faire le lien avec les fréquences d'interaction ainsi qu'avec le temps d'arrivée des prédateurs marins à proximité. Les potentielles différences de signature acoustique entre navires pourraient être dépendantes du type de technologie utilisé pour les hélices du navire, du vieillissement du navire ou encore des différences de comportement de navigation entre les capitaines (liées soit à l'individu et/ou à son expérience) à bord d'un navire donné. Ceci permettrait de mieux minimiser la détectabilité des navires par les prédateurs marins. Des travaux sont actuellement en cours sur la compréhension de la détectabilité acoustique de la palangre afin d'avoir des réponses sur la perception de celle-ci par les prédateurs et de trouver un éventuel moyen dissuasif permettant de la masquer (G. Richard, F. Samaran et F. Cassiano, comm. pers.).

Des efforts sont également en cours sur la mise en place de systèmes équipés de surveillance acoustique passive qui pourraient être déployés à l'eau et fournir des informations en temps réel sur la présence des prédateurs marins afin d'aider les capitaines dans leurs processus décisionnels et stratégies de pêche en évitant au mieux du possible les interactions (F. Samaran et F. Cassiano, comm. pers.).

2.2. Écologie et comportement des prédateurs marins

Des connaissances supplémentaires sur l'écologie des prédateurs marins ainsi qu'une amélioration de la compréhension de leur comportement pourraient être ultérieurement apportées grâce à un plus grand déploiement de capteurs GPS individuels sur les prédateurs ou encore à un plus grand échantillon de données acoustiques enregistrées. Ces efforts pourraient permettre d'apporter de nouveaux éléments en ce qui concerne la compréhension:

- (i) des mécanismes sous-jacents de la bascule entre les deux comportements (chasse naturelle versus déprédation) ;
- (ii) du choix des lieux de pêche naturels donc de la sélection de l'habitat naturel lorsque l'activité de pêche est absente afin de savoir si ces lieux correspondent ou non aux zones de pêche connues pour leur rendement élevé ;
- (iii) de la distribution et des domaines vitaux naturels en absence d'activité de pêche versus la distribution et les domaines vitaux "artificiels" liés au changement de comportement des prédateurs marins manifesté au travers de leur engagement dans le suivi actif des navires ;
- (iv) de la prédictibilité des interactions à une fine échelle spatio-temporelle.

Un effort intensif et rigoureux de la photo-identification à bord des navires est vivement encouragé puisque c'est une très bonne alternative peu coûteuse permettant de préciser le

comportement des prédateurs marins notamment en ce qui concerne l'étendue de la modification de leur comportement liée à l'activité de pêche et d'identifier les individus « opportunistes » et les autres « spécialisés/actifs ». La photo-identification a permis de montrer l'impact négatif des pêcheries illégales et l'impact positif des pêcheries légales sur les performances démographiques et populationnelles de la population d'orques de Crozet (Busson et al., 2019; Tixier et al., 2017). Elle a également fourni des estimations de l'abondance et des taux de survie des cachalots tout en démontrant la ségrégation spatiale entre la population des cachalots de Crozet et celle de Kerguelen ainsi que la fidélité de ces deux populations à leurs aires d'alimentation (Labadie et al., 2018). Elle pourrait également servir à la compréhension de la transmission sociale horizontale du comportement de déprédation entre les unités sociales ou entre les individus.

Des efforts afin de biopsier les orques et les cachalots sont également encouragés pour mesurer l'importance de la légine dans le régime alimentaire des prédateurs marins et de surveiller l'éventuelle pression supplémentaire sur le stock de la ressource liée à l'impact de la déprédation en plus de celle subie par les pêcheries. Cette pression ne devrait pas avoir lieu si les prédateurs consomment autant de légines en absence qu'en présence d'activité de pêche étant donné que la légine fait partie du régime alimentaire des orques et cachalots (Abe and Iwami, 1989; Richard et al., 2019; Tixier et al., 2019a).

La combinaison de l'identification des prédateurs, de leurs profils de plongée, de la sélection de leur habitat, de leur domaine vital, de leurs analyses isotopiques et également d'une surveillance aérienne de leur condition corporelle (présence ou non d'un éventuel stress nutritionnel lié à la raréfaction des proies naturelles et/ou au réchauffement climatique) pourrait favoriser la compréhension de l'ensemble des mécanismes sous-jacents de la déprédation. L'un des éléments de compréhension de ces mécanismes pourrait être par exemple la comparaison des profils de plongée et des performances énergétiques (en évaluant par exemple la vitesse de transit horizontale ou le succès des tentatives de capture) entre les individus « opportunistes » et ceux qui sont « spécialisés ».

2.3. Comportement des capitaines et évaluations bioéconomiques à l'échelle du socio-écosystème

2.3.1 Amélioration de l'identification des comportements de pêche et de la compréhension des processus décisionnels des capitaines

De futures études permettant une identification des comportements de pêche et une évaluation des processus décisionnels des capitaines pourraient être ultérieurement menées en

utilisant d'autres méthodes afin d'identifier le meilleur compromis durable possible. En effet, Marchal et al. (2006) ont utilisé d'autres indices reflétant les schémas spatiaux du comportement de pêche des capitaines à l'échelle de la campagne de pêche tels que les indices de diversité spatiale, d'étendue spatiale et de dispersion spatiale. L'utilisation de modèles linéaires (Punsly and Nakano, 1992; He et al., 1997; Rodríguez, 2003; Marchal et al., 2006) ou de modèles additifs généralisés (GAM - Dorn, 1997) pourrait améliorer l'évaluation des indicateurs d'optimalité (c'est-à-dire le succès de pêche, les fréquences d'interaction avec les prédateurs marins) en utilisant les différents comportements de pêche comme variables explicatives. Des méthodes de classification non hiérarchiques ont été également utilisées afin de classer les comportements de pêche en utilisant le partitionnement autour de médoïdes (PAM - Duarte et al., 2009). Les données fournies par le système de surveillance des navires par satellite peuvent être utiles pour une étude plus approfondie des déplacements des capitaines en calculant des vitesses et des angles de virage permettant de mieux définir les comportements spatio-temporels de pêche (Bez et al., 2011; Hintzen et al., 2012; Joo et al., 2015; Vermard et al., 2010; Walker and Bez, 2010). Les réseaux de neurones artificiels pourraient être aussi utilisés pour définir les comportements de pêche. En effet, ce type de méthodes est basé sur le fonctionnement du cerveau animal ou humain qui reçoit des informations de l'environnement et fournit une réponse suite à l'utilisation du processus d'apprentissage (Joo et al., 2011; Palmer et al., 2009; Stern, 1996). Cette approche a pu montrer de meilleures prévisions que les méthodes classiques (Laë et al., 1999). Le processus décisionnel de Markov axé sur la programmation dynamique stochastique (Dorn, 1998; Lane, 1989; Puterman, 1994) ou les techniques de simulation utilisant le filtre de Kalman permettent également d'évaluer les règles décisionnelles des capitaines étant donné que ces méthodes considèrent l'environnement incertain et représenté sous forme de « carte dynamique de l'abondance locale de la ressource » conservée en mémoire par les capitaines (Dorn, 2001; Harvey, 1990; Welch, 1997).

D'autres études sont nécessaires pour mieux comprendre les différences entre les comportements de pêche et leurs indicateurs d'optimalité spécifiques puisqu'elles pourraient résulter d'autres facteurs. Par exemple, les comportements de pêche pourraient être influencés par la durée de la campagne de pêche (Joo et al., 2015). Des facteurs externes tels que la périodicité diurne et lunaire, la présence d'autres navires à proximité ou la taille du secteur de pêche pouvant réduire la probabilité d'interaction pourraient également affecter le processus décisionnel des capitaines (Dorn, 1997; Guinet et al., 2015; He et al., 1997; Janc et al., 2018; Tixier et al., 2019b, 2015c). Des facteurs internes tels que l'appartenance du navire à

l'armement de pêche pourraient être étudiés afin de définir les comportements de pêche (Dorn, 2001; Gillis and Peterman, 1998; Rijnsdorp, 2000). En effet, certains armateurs ont plusieurs navires et les capitaines correspondants pourraient adopter une stratégie d'exploitation collective en se partageant des informations. À l'inverse, d'autres armateurs ne disposent que d'un seul navire et les capitaines concernés pourraient être plus susceptibles d'adopter une stratégie d'exploitation individuelle et concurrentielle plutôt qu'un comportement collaboratif en raison du manque d'informations (Allen and McGlade, 1986; Joo et al., 2015). D'autres études ont mis l'accent sur l'importance du lieu de la zone de pêche et de la saisonnalité car les pêcheries sont connues pour être caractérisées par une variabilité spatio-temporelle à fine échelle des comportements de pêche et/ou de l'« effet capitaine » (Bez et al., 2011; Colloca et al., 2003; He et al., 1997; Massutí and Reñones, 2005; Pelletier and Ferraris, 2000). En effet, dans le cadre des pêcheries à la légine australe opérant autour des îles françaises subantarctiques, la visualisation préliminaire de la répartition spatiale de l'effort de pêche ne semble pas montrer de différence significative entre les différents types de pêche à l'échelle de la campagne de pêche (Annexe 4: Figures 10 et 11). Cependant, des différences significatives de la répartition spatiale de la position médiane de l'ensemble des opérations de virage entre les différents types de comportement ont été soulignées à l'échelle de session de virage (Annexe 5: Figures 1, 2 et 3). Les différences de succès de pêche entre ces comportements de pêche pourraient être sans doute liées à la connaissance précise des zones de pêche à fort rendement.

2.3.2 Évaluations bioéconomiques à l'échelle du socio-écosystème

L'existence d'une déprédation de fond est responsable d'une sous-estimation des résultats si ce processus est uniquement surveillé visuellement à partir des navires pendant les opérations de virage. Ceci peut alors remettre en cause les méthodes de calcul du taux de déprédation jusqu'à présent utilisées puisqu'elles sont basées sur la différence de rendement moyen entre les palangres relevées en absence de prédateurs lors du virage et celles en présence de prédateurs (Gasco et al., 2015). Il est essentiel d'évaluer le niveau d'interaction entre les prédateurs et les palangres en pêche avant même qu'elles ne soient remontées à bord en utilisant par exemple le monitoring d'acoustique passive afin de réévaluer le taux de déprédation sur l'intégralité du processus de pêche surtout en prenant en compte le nombre d'individus présents autour des navires (Richard, 2019). La déprédation à Crozet pourrait sans doute être particulièrement sous-estimée étant donné de l'existence éventuelle d'une compétition interspécifique voire intraspécifique pour la même ressource lorsque les deux

espèces d'odontocètes déprédatent simultanément les mêmes palangres en particulier lorsque le nombre d'individus déprédateurs autour des navires augmente.

La technique de d'éloignement des déprédateurs sur de grandes distances peut impliquer une augmentation du temps de pêche et de la consommation de carburant, ce qui peut rendre cette stratégie de pêche globalement moins avantageuse pour les pêcheurs ou durable pour la pêcherie elle-même. Pour augmenter la rentabilité, ces coûts induits ne devraient pas excéder les bénéfices tirés de la réduction des interactions (Trijoulet, 2016; Trijoulet et al., 2018). Il pourrait être intéressant d'utiliser un second indice en tant que « bénéfices », par exemple un rendement spatial (rendement par kilomètre parcouru) utilisé en parallèle au rendement temporel (rendement journalier ou horaire) permettant ainsi une meilleure compréhension et discussion de l'optimalité dans l'espace et le temps.

Une modélisation de viabilité bioéconomique en vue d'une gestion intégrée à l'échelle du socio-écosystème permettant de tenir compte plusieurs contraintes socio-économiques et biologiques est nécessaire afin de prédire l'évolution possible du socio-écosystème selon plusieurs scénarios en tenant compte de la coévolution de systèmes vivants et des incertitudes, notamment celles liées au réchauffement climatique (Doyen et al., 2017; Gourguet et al., 2013; Pikitch et al., 2004). Il est primordial de s'intéresser aux calculs de la marge économique entre un succès de pêche maximum à court-terme mais peu durable sur le long-terme et un succès de pêche profitable et plus durable pour le socio-écosystème sur le long-terme tout en ayant des bénéfices nets positifs. Ceci permettrait de déterminer le seuil à partir duquel la durabilité du socio-écosystème et la viabilité économique des pêcheries sont maintenues avec une atténuation des interactions. Des évaluations supplémentaires sont également nécessaires pour garantir que les mesures opérationnelles d'adaptation soient en accord avec les réglementations en matière de pêche et des stratégies de gestion des ressources. Ces évaluations constituent actuellement l'un des principaux défis pour les différentes parties prenantes (Doyen et al., 2017, 2012; Gourguet et al., 2013; Nielsen et al., 2018).

Étant donné que les capitaines ont tendance à privilégier le succès de pêche plutôt que de minimiser les interactions avec les prédateurs marins à mesure qu'ils acquièrent de l'expérience; ce comportement pourrait ne pas être durable à long-terme, tant sur le plan écologique qu'économique. Je suggère alors de tenir en compte de l' « effet capitaine » (expérience d'apprentissage et perception individuelle) dans les futures modélisations socio-économiques et modèles d'évaluation des stocks de la ressource. Cependant, il faudrait affiner l'expérience du capitaine puisqu'avant de devenir capitaine, cette personne a vécu une

expérience de matelot, de lieutenant ou de second qui sont toutes différentes et variables entre capitaines.

L'importance de la prise en compte de « l'effet capitaine » lors de l'évaluation des processus décisionnels et de la modélisation des quotas de pêche issue des évaluations des stocks de la ressource (Bertrand et al., 2007; Gaertner et al., 1999) a été soulignée. Je suggère une meilleure compréhension des perceptions individuelles et des motivations des capitaines afin d'affiner la détermination des relations de causalité. Plus précisément, il faudrait préciser si les composantes spatio-temporelles et opérationnelles des différents comportements de pêche identifiés entraînent de tels succès de pêche et expliquent la fréquence des interactions observées ou si elles sont mises en œuvre en réponse à ces deux indicateurs d'optimalité observés. Ceci permettrait de mieux identifier les décisions spécifiques aboutissant à une pêche optimale dans un contexte de compétition avec les prédateurs marins. Une combinaison d'enquêtes qualitatives et de modèles d'utilité aléatoire ou à choix discrets (Random Utility Model – RUM) dans le cadre de modélisation de simulation bioéconomique pourrait être une approche afin d'atteindre cet objectif comme prochaine étape de recherche (Andersen et al., 2012).

2.4. Solutions technologiques

Des éléments de compréhension nécessaires à la définition des moyens technologiques suscitant une attention croissante, tels que l'utilisation de dispositifs de protection de la légine aussi bien pendant les phases de pêche que pendant les phases de virage, ont été fournis et pourraient être les mieux adaptés en vue de réduire de façon radicale la déprédation. Les tests de 20 premiers prototypes (en acier, de forme cylindrique dont l'un des deux côtés est ouvert et l'hameçon appâté se trouvant du côté fermé) ont été voués à l'échec en raison des problèmes de sécurité pour les matelots rencontrés lors du déploiement, des contraintes technologiques liées au mécanisme automatique de filage et de virage des palangres sans oublier la difficulté de stockage du matériel au niveau de la cabine des opérations de filage. De plus, aucune légine n'a été capturée car ce poisson ne sait pas effectuer de marche arrière ce qui le démotive de rentrer dans un tube sans issue possible (Richard, 2019).

Cependant, au vu des résultats apportés par ma thèse où finalement aucun comportement de pêche ne permet d'atteindre le compromis idéal (maximisation du succès de pêche et minimisation des fréquences d'interaction), la piste d'une solution technologique reste encore en cours de réflexion. D'ailleurs, après avoir eu l'occasion d'analyser 4 vidéos sous-marines (total de 19 minutes, à l'aide d'une go-pro) filmant des orques en train de déprédater sur la

palangre en cours de virage quelques mètres sous l'eau et à proximité du navire, j'ai remarqué que sur 64 tentatives de déprédation :

- (i) les orques nagent, avant d'effectuer la déprédation, principalement de la surface vers la profondeur en longeant la palangre (N = 49, 77 % des tentatives – Fig. 45a) ;
- (ii) elles retirent la légine « de côté » c'est-à-dire de façon perpendiculaire à la palangre (N = 45, 70 % des tentatives – Fig. 45b) ;
- (iii) elles saisissent la légine principalement au niveau de la queue étant donné qu'elles manifestent un comportement de délicatesse afin de ne pas se blesser et/ou se faire capturer accidentellement au niveau des hameçons (N = 30, 47 % des tentatives – Fig. 45c) ;
- (iv) elles n'ont pas du tout déprédé pour les 6 cas où la légine était complètement enroulée autour de la palangre (Fig. 45d).

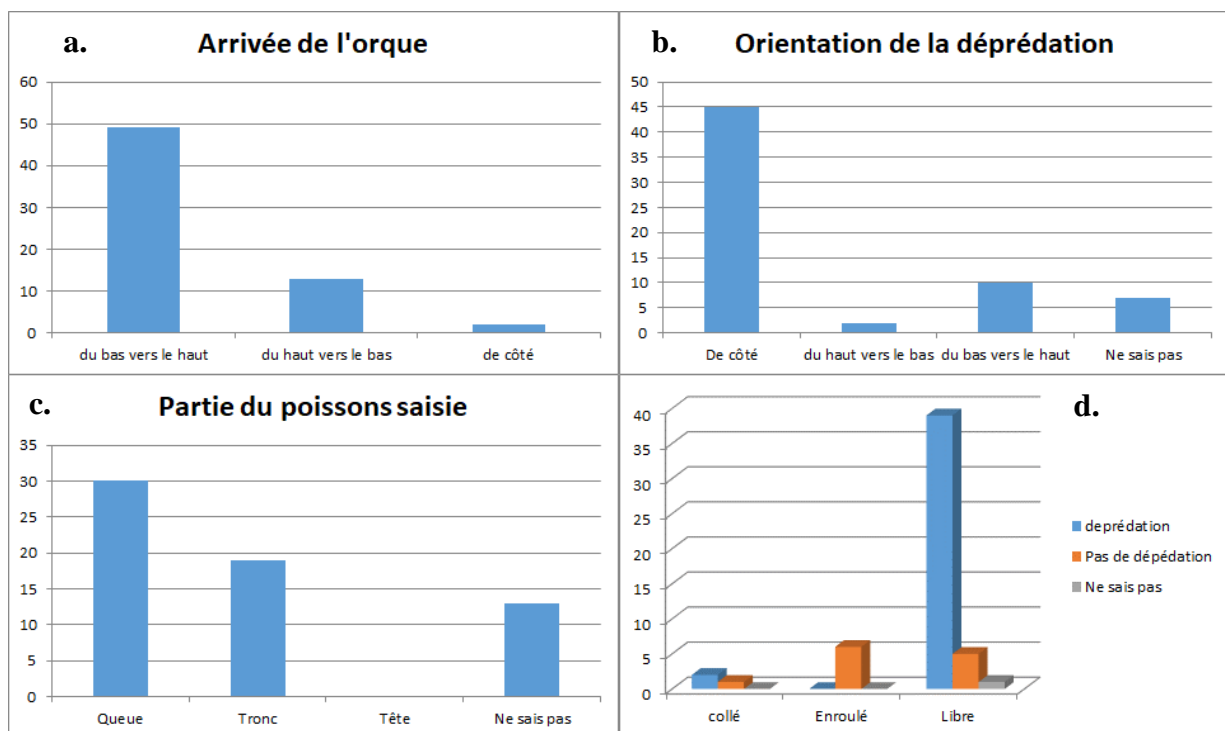


Figure 45. Occurrences de: a. l'orientation de l'arrivée de l'orque avant la tentative de déprédation, b. l'orientation de l'orque par rapport à la palangre au moment de déprédater la légine, c. la partie du corps de la légine saisie par l'orque et d. déprédation selon l'état de la légine par rapport à la palangre (libre, collée sans être enroulée ou complètement enroulée).

Ces différentes observations ont permis de conclure que les orques sont, malgré leur impact assez négatif sur le rendement de pêche, très délicates au moment de retirer la légine et ne la retirent pas lorsque la légine est complètement enroulée autour de la palangre. Ces observations ont alors mené à la fabrication de petits systèmes, de 7 cm de long et en forme de « ballon de rugby », pouvant être fixés au niveau de la palangre et à chaque avançon (petite corde se trouvant entre l’hameçon et la palangre). Lors de la remontée de la palangre, ces petits systèmes coulissent vers l’avançon afin de faire rapprocher un maximum la légine de la palangre, voire la faire s’enrouler autour. De plus, 3 tiges flexibles en caoutchouc sont fixées à chacun des systèmes permettant ainsi d’emprisonner la légine et rendant la déprédation par les orques plus difficile. Ces systèmes seront testés au cours de l’année de pêche 2019 – 2020. Cependant, ces systèmes ne permettront, sans doute, pas de protéger la légine de la déprédation au fond pendant que la palangre est en pêche, d’autant plus que les orques seraient plus susceptibles d’attendre le retour du navire sur la zone de pêche (Richard, 2019; Richard et al., 2019).

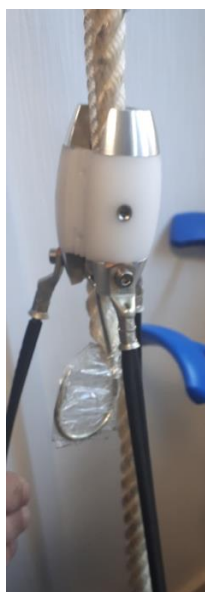


Figure 46. Photographie d’un prototype de système permettant de faire rapprocher la légine de la palangre et la protégeant de la déprédation qui sera testé au cours de l’année de pêche 2019 – 2020.

2.5. Conclusion

L'un des principaux points essentiels est la poursuite et l'extrapolation des mêmes efforts de compréhension du comportement des capitaines, des navires et des prédateurs marins pour d'autres pêcheries à la palangre démersale ciblant la légine australe (Arangio, 2012; Ashford et al., 1996; Hucke-Gaete et al., 2004; Kock et al., 2006; Mesnick et al., 2006; Moir Clark and Agnew, 2010; Moreno et al., 2008; Nolan et al., 2000; Purves et al., 2006; Söffker et al., 2015; Tilney and Purves, 1999) ainsi que d'autres pêcheries dans d'autres régions du Monde confrontées à des interactions similaires (Hill et al., 1999; Mathias et al., 2012; O'Connell et al., 2015; Peterson et al., 2013b; Sigler et al., 2008; Straley et al., 2014; Thode et al., 2007). La poursuite de la collaboration entre les différentes parties prenantes, c'est-à-dire les scientifiques, capitaines, responsables des compagnies de pêche, gestionnaires de la ressource, décideurs politiques, industriels au sein du projet OrcaDepred et au sein d'autres projets comme SeaSwap en Alaska (Guinet et al., 2015; Straley et al., 2015) reste primordiale. Cette collaboration permet de s'orienter vers la mise en place d'une approche intégrative favorisant la coexistence durable « prédateurs marins – pêcheries – ressource ». Elle a pour objectif la combinaison simultanée de la gestion durable de la ressource, le maintien de la viabilité économique des compagnies de pêche, la conservation des populations de prédateurs marins et la résilience du socio-écosystème afin que tous les acteurs impliqués soient gagnants (Redpath et al., 2015; Treves et al., 2006). Ma thèse montre que cette coexistence durable pourrait être atteinte en concentrant tous nos efforts futurs de recherche principalement sur l'approche en écologie comportementale humaine et en particulier sur la capacité à faire changer la perception et le comportement humain (Conover, 2002; Klenke et al., 2013). En effet, cette approche serait sans doute plus prometteuse dans l'optique d'atténuation des interactions avec les prédateurs marins sur les pêcheries palangrières. D'autant plus qu'il serait difficile d'envisager un changement de technique de pêche étant donné que la palangre reste à l'heure actuelle la technique la plus sélective, la plus durable donc et la plus rentable économiquement parlant pour les compagnies de pêche.

Littérature citée

- Abe, T., Iwami, T., 1989. Notes on fishes from the stomachs of whales taken in the Antarctic. II. On *Dissostichus* and *Ceratiias*, with an appendix (Japanese names of important Antarctic fishes). Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology 2, 78–82.
- Abrahams, M.V., Healey, M.C., 1990. Variation in the Competitive Abilities of Fishermen and its Influence on the Spatial Distribution of the British Columbia Salmon Troll Fleet. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47, 1116–1121. <https://doi.org/10.1139/f90-129>
- Agnew, D.J., Daw, T.M., Purves, M., Pilling, G., 2001. Fishing for toothfish using pots: results of trials undertaken around South Georgia, March-May 2000. CCAMLR Sci 8, 93–105.
- Aleman, F., Álvarez, F., 2003. Determination of effective fishing effort on hake *Merluccius merluccius* in a Mediterranean trawl fishery 10.
- Allen, P.M., McGlade, J.M., 1986. Dynamics of Discovery and Exploitation: The Case of the Scotian Shelf Groundfish Fisheries. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 1187–1200. <https://doi.org/10.1139/f86-148>
- Anand, S., Radhakrishna, S., 2017. Investigating trends in human-wildlife conflict: is conflict escalation real or imagined? Journal of Asia-Pacific Biodiversity 10, 154–161. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2017.02.003>
- Andersen, B.S., Ulrich, C., Eigaard, O.R., Christensen, A.-S., 2012. Short-term choice behaviour in a mixed fishery: investigating métier selection in the Danish gillnet fishery. ICES J Mar Sci 69, 131–143. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr181>
- Aoki, K., Amano, M., Sugiyama, N., Muramoto, H., Suzuki, M., Yoshioka, M., Mori, K., Tokuda, D., Miyazaki, N., 2007. Measurement of swimming speed in sperm whales. IEEE, pp. 467–471. <https://doi.org/10.1109/UT.2007.370754>
- Arangio, R., 2012. Minimising whale depredation on longline fishing Australian toothfish fisheries. Australian Government-Fisheries Research and Development Corporation 43.
- Arlinghaus, R., Cooke, S.J., 2009. Recreational Fisheries: Socioeconomic Importance, Conservation Issues and Management Challenges. <https://doi.org/10.1002/9781444303179.ch3>
- Ashford, J.R., Rubilar, P.S., Martin, A.R., 1996. Interactions between cetaceans and longline fishery operations around South Georgia. Marine mammal science 12, 452–457.
- Aswani, S., 1998. Patterns of marine harvest effort in southwestern New Georgia, Solomon Islands: resource management or optimal foraging? Ocean & Coastal Management 40, 207–235.
- Augé, A.A., Moore, A.B., Chilvers, B.L., 2012. Predicting interactions between recolonising marine mammals and fisheries: defining precautionary management. Fisheries Management and Ecology 19, 426–433. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2012.00861.x>
- Baird, R.W., Stacey, P.J., Duffus, D.A., Langelier, K.M., 2002. An evaluation of gray whale (*Eschrichtius robustus*) mortality incidental to fishing operations in British Columbia, Canada. Journal of Cetacean Research and Management 4, 289–296.
- Baker, C.S., Clapham, P.J., 2004. Modelling the past and future of whales and whaling. Trends in Ecology & Evolution 19, 365–371. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.005>
- Bartumeus, F., Giuggioli, L., Louzao, M., Bretagnolle, V., Oro, D., Levin, S.A., 2010. Fishery Discards Impact on Seabird Movement Patterns at Regional Scales. Current Biology 20, 215–222. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.11.073>

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bearzi, G., 2002. Interactions between cetacean and fisheries in the Mediterranean Sea. *Cetaceans of the Mediterranean and Black Seas: state of knowledge and conservation strategies. A report to the ACCOBAMS Secretariat, Monaco* 3–4.
- Begossi, A., 1992. The use of optimal foraging theory in the understanding of fishing strategies: A case from Sepetiba Bay (Rio de Janeiro State, Brazil). *Human Ecology* 20, 463–475.
- Béné, C., 1996. Effects of market constraints, the remuneration system, and resource dynamics on the spatial distribution of fishing effort 53, 10.
- Bertrand, S., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, A., Gerlotto, F., 2007. Scale-invariant movements of fishermen: The same foraging strategy as natural predators https://www.researchgate.net/publication/6342698_Scale-invariant_movements_of_fishermen_The_same_foraging_strategy_as_natural_predators (accessed 3.18.19).
- Best, P.B., 1979. Social organization in sperm whales, *Physeter macrocephalus*, in: *Behavior of Marine Animals*. Springer, pp. 227–289.
- Bez, N., Walker, E., Gaertner, D., Rivoirard, J., Gaspar, P., 2011. Fishing activity of tuna purse seiners estimated from vessel monitoring system (VMS) data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68, 1998–2010. <https://doi.org/10.1139/f2011-114>
- Bicknell, A.W.J., Oro, D., Camphuysen, K. (C J.), Votier, S.C., 2013. Potential consequences of discard reform for seabird communities. *Journal of Applied Ecology* 50, 649–658. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12072>
- Biro, P.A., Stamps, J.A., 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in ecology & evolution* 25, 653–659.
- Boyd, I.L., Bowen, W.D., Iverson, S.J. (Eds.), 2010. *Marine mammal ecology and conservation: a handbook of techniques*, Techniques in ecology and conservation series. Oxford University Press, Oxford.
- Boyd, I.L., 2002. Integrated environment-prey-predator interactions off South Georgia: implications for management of fisheries. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12, 119–126. <https://doi.org/10.1002/aqc.481>
- Brock, V.E., 1962. On the nature of the selective fishing action of longline gear. *Pacific Science* XVI, 3–14.
- Busson, M., Authier, M., Barbraud, C., Tixier, P., Reisinger, R.R., Janc, A., Guinet, C., 2019. Role of sociality in the response of killer whales to an additive mortality event. *Proc Natl Acad Sci USA* 201817174. <https://doi.org/10.1073/pnas.1817174116>
- Cai, J., Leung, P., Pan, M., Pooley, S., 2005. Economic linkage impacts of Hawaii's longline fishing regulations. *Fisheries Research* 74, 232–242. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.02.006>
- Capdeville, D., 1997. Interaction of marine mammals with the longline fishery around the Kerguelen Islands (Division 58.5. 1) during the 1995/96 cruise. *CCAMLR Science* 4, 171–174.
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M.M., Réale, D., 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117, 641–653.
- Carpenter, J., Seki, E., 2011. Do social preferences increase productivity? Field experimental evidence from fishermen in Toyama Bay. *Economic Inquiry* 49, 612–630.
- CCAMLR, 2015a. Fishery report 2015: *Dissostichus eleginoides* Crozet Island French EEZ (Subarea 58.6).

- CCAMLR, 2015b. Fishery Report 2013: *Dissostichus eleginoides* Kerguelen Islands French EEZ (Division 58.5.1).
- CCAMLR, 2015c. Spatial and temporal patterns of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on Australian longline vessels in the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fishery at Heard Island and McDonald Islands (CCAMLR Division 58.5.2).
- Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129–136. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- Cherel, Y., Weimerskirch, H., Duhamel, G., 1996. Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. *Biological Conservation* 75, 63–70.
- Clapham, P.J., Childerhouse, S., Gales, N.J., Rojas-Bracho, L., Tillman, M.F., Brownell, R.L., 2007. The whaling issue: conservation, confusion, and casuistry. *Marine Policy* 31, 314–319.
- Clapham, P.J., Baker, C.S., 2002. Whaling, modern. *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, San Diego, CA 1328–1332.
- Clarke, M.R., MacLeod, N., 1974. Cephalopod remains from a sperm whale caught off Vigo, Spain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54, 959–968.
- Collet, J., Richard, G., Janc, A., Guinet, C., Weimerskirch, H., 2018. Influence of depredating cetaceans on albatross attraction and attendance patterns at fishing boats. *Marine Ecology Progress Series* 605, 49–59. <https://doi.org/10.3354/meps12757>
- Collins, M.A., Brickle, P., Brown, J., Belchier, M., 2010. The Patagonian toothfish: biology, ecology and fishery. *Advances in marine biology* 58, 227–300.
- Colloca, F., Cardinale, M., Belluscio, A., Ardizzone, G., 2003. Pattern of distribution and diversity of demersal assemblages in the central Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56, 469–480. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00196-8](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00196-8)
- Conover, M.R., 2002. *Resolving human-wildlife conflicts: the science of wildlife damage management*. Lewis Publishers, Boca Raton, Fla.
- Cressey, D., 2015. World's whaling slaughter tallied. *Nature* 519, 140–141. <https://doi.org/10.1038/519140a>
- Cruz, M.J., Menezes, G., Machete, M., Silva, M.A., 2016. Predicting Interactions between Common Dolphins and the Pole-and-Line Tuna Fishery in the Azores. *PLOS ONE* 11, e0164107. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164107>
- Dalla Rosa, L., Secchi, E.R., 2007. Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with the tuna and swordfish longline fishery off southern and south-eastern Brazil: a comparison with shark interactions. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87, 135–140. <https://doi.org/10.1017/S0025315407054306>
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Cézilly, F., 2005. *Écologie comportementale: cours et questions de réflexion*. Dunod.
- DeMaster, D.P., Fowler, C.W., Perry, S.L., Richlen, M.F., 2001. Predation and competition: The impact of fisheries on marine-mammal populations over the next one hundred years. *Journal of Mammalogy* 82(3), 641–651.
- Deporte, N., Ulrich, C., Mahévas, S., Demanèche, S., Bastardie, F., 2012. Regional métier definition: a comparative investigation of statistical methods using a workflow applied to international otter trawl fisheries in the North Sea. *ICES J Mar Sci* 69, 331–342. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr197>
- Dial, K.P., Greene, E., Irschick, D.J., 2008. Allometry of behavior. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 394–401. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.005>

- Dickman, A.J., 2010. Complexities of conflict: the importance of considering social factors for effectively resolving human-wildlife conflict: Social factors affecting human-wildlife conflict resolution. *Animal Conservation* 13, 458–466. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00368.x>
- Donogue, M., Reeves, R.R., Stone, G.S., 2002. Report of the Workshop on Interactions Between Cetaceans and Longline Fisheries. <http://www.nmfs.noaa.gov/pr/pdfs/interactions/samoa2002.pdf> (accessed 7.18.16).
- Dorn, M., 2001. Fishing behavior of factory trawlers: a hierarchical model of information processing and decision-making. *ICES Journal of Marine Science* 58, 238–252. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.1006>
- Dorn, M.W., 1998. Fine-scale fishing strategies of factory trawlers in a midwater trawl fishery for Pacific hake (*Merluccius productus*) 55, 19.
- Dorn, M.W., 1997. Mesoscale fishing patterns of factory trawlers in the Pacific Hake (*Merluccius productus*) fishery 38, 13.
- Doyen, L., Béné, C., Bertignac, M., Blanchard, F., Cissé, A.A., Dichmont, C., Gourguet, S., Guyader, O., Hardy, P.-Y., Jennings, S., 2017. Ecoviability for ecosystem-based fisheries management. *Fish And Fisheries* 18, 1056–1072.
- Doyen, L., Thébaud, O., Béné, C., Martinet, V., Gourguet, S., Bertignac, M., Fifas, S., Blanchard, F., 2012. A stochastic viability approach to ecosystem-based fisheries management. *Ecological Economics* 75, 32–42. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2012.01.005>
- Duarte, R., Azevedo, M., Afonso-Dias, M., 2009. Segmentation and fishery characteristics of the mixed-species multi-gear Portuguese fleet. *ICES J Mar Sci* 66, 594–606. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp019>
- Duhamel, G., Gasco, N., Davaine, P., 2005. Poissons des îles Kerguelen et Crozet (guide régional de l’océan Austral), Patrimoines naturels.
- Duhamel, G., 2003. La légine, pêche conflictuelle. Pêche légale et braconnage organisé. Cas du secteur indien de l’océan Austral. https://www.researchgate.net/publication/292993830_La_legine_pecherie_conflictuelle_Peche_legale_et_braconnage_organise_Cas_du_secteur_indien_de_l%27ocean_Austral (accessed 7.28.16).
- Dyb, J.E., 2006a. Experiences of the Norwegian longline fleet with ‘pingers’ and ‘scramblers.’ Presented at the Symposium on Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales: Behavioural Insights, Behavioural Solutions.
- Dyb, J.E., 2006b. Fisheries depredation experience of the Norwegian longline fleet, in: Proceedings from the Symposium: Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales, Behavioural Insight, Behavioural Solutions.
- Eggert, H. akan, Lokina, R.B., 2007. Small-scale fishermen and risk preferences. *Marine Resource Economics* 22, 49–67.
- Evans, A., 2010. Resource scarcity, climate change and the risk of violent conflict 24.
- Fais, A., Aguilar Soto, N., Johnson, M., Pérez-González, C., Miller, P.J.O., Madsen, P.T., 2015. Sperm whale echolocation behaviour reveals a directed, prior-based search strategy informed by prey distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69, 663–674. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1877-1>
- Favati, A., Leimar, O., Løvlie, H., 2014. Personality Predicts Social Dominance in Male Domestic Fowl. *PLOS ONE* 9, e103535. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103535>
- Fertl, D., 2008. Fisheries, Interference With. *ResearchGate* 439–443. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00104-8>

- Fiscus, C.H., 1982. Predation by Marine Mammals on Squids of the Eastern North Pacific Ocean and the Bering Sea. *Marine Fisheries Review* 44, 1–10.
- Forney, K.A., Kobayashi, D.R., Johnston, D.W., Marchetti, J.A., Marsik, M.G., 2011. What's the catch? Patterns of cetacean bycatch and depredation in Hawaii-based pelagic longline fisheries. *Marine Ecology* 32.
- Frontier, S., 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr Mar Biol* 23, 253–312.
- Frontier, S., 1983. L'échantillonnage de la diversité spécifique. Stratégie d'échantillonnage en écologie, Frontier et Masson édit.
- Gaertner, D., Pagavino, M., Marcano, J., 1999. Influence of fishers' behaviour on the catchability of surface tuna schools in the Venezuelan purse-seiner fishery in the Caribbean Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 394–406. <https://doi.org/10.1139/f98-191>
- Gaines, S.D., White, C., Carr, M.H., Palumbi, S.R., 2010. Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 18286–18293. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906473107>
- Gales, N. (Ed.), 2003. *Marine mammals: fisheries, tourism and management issues*. CSIRO, Collingwood, Vic.
- Galili, T., 2015. dendextend: an R package for visualizing, adjusting and comparing trees of hierarchical grouping. *Bioinformatics* 31, 3718–3720.
- Gasco, N., Tixier, P., Duhamel, G., Guinet, C., 2015. Comparison of two methods to assess fish losses due to depredation by killer whales and sperm whales on demersal longlines. *CCAMLR Science* 22, 1–14.
- Gasco, N., 2013. Déprédation de la légine (*Dissostichus eleginoides*) par les orques (*Orcinus orca*), les cachalots (*Physeter macrocephalus*) et les otaries (*Arctocephalus spp.*) à Kerguelen et Crozet (Océan indien sud). Conséquences sur la gestion de la pêche et évaluation de solutions. Diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- Gerten, D., Lucht, W., Ostberg, S., Heinke, J., Kowarsch, M., Kreft, H., Kundzewicz, Z.W., Rastgooy, J., Warren, R., Schellnhuber, H.J., 2013. Asynchronous exposure to global warming: freshwater resources and terrestrial ecosystems. *Environ. Res. Lett.* 8, 034032. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/034032>
- Gillis, D.M., Peterman, R.M., 1998. Implications of interference among fishing vessels and the ideal free distribution to the interpretation of CPUE. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 37–46. <https://doi.org/10.1139/f97-206>
- Gilman, E., Clarke, S., Brothers, N., Alfaro-Shigueto, J., Mandelman, J., Mangel, J., Petersen, S., Piovano, S., Thomson, N., Dalzell, P., Donoso, M., Goren, M., Werner, T., 2008. Shark interactions in pelagic longline fisheries. *Marine Policy* 32, 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2007.05.001>
- Gilman, E., Brothers, N., McPherson, G., Dalzell, P., 2007. A review of cetacean interactions with longline gear. *Journal of Cetacean Research and Management* 8, 215.
- Goetz, S., Laporta, M., Martinez Portela, J., Santos, M.B., Pierce, G.J., 2011. Experimental fishing with an “umbrella-and-stones” system to reduce interactions of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and seabirds with bottom-set longlines for Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the Southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 68, 228–238. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq161>
- Goldsworthy, S.D., Bulman, C., He, X., Larcombe, J., Littnan, C., 2003. Trophic interactions between marine mammals and Australian fisheries : an ecosystem approach.
- Gon, O., Heemstra, P.C., 1990. *Fishes of the Southern Ocean*, J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown. ZA. 1990. 462 p.

- Gore, M.L., Kahler, J.S., 2012. Gendered Risk Perceptions Associated with Human-Wildlife Conflict: Implications for Participatory Conservation. *PLOS ONE* 7, e32901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032901>
- Gourguet, S., Macher, C., Doyen, L., Thébaud, O., Bertignac, M., Guyader, O., 2013. Managing mixed fisheries for bio-economic viability. *Fisheries Research* 140, 46–62. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.12.005>
- Guénette, S., Heymans, S.J., Christensen, V., Trites, A.W., 2006. Ecosystem models show combined effects of fishing, predation, competition, and ocean productivity on Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 2495–2517. <https://doi.org/10.1139/f06-136>
- Guerra, A.S., 2019. Wolves of the Sea: Managing human-wildlife conflict in an increasingly tense ocean. *Marine Policy* 99, 369–373.
- Guerra, M., Hickmott, L., van der Hoop, J., Rayment, W., Leunissen, E., Slooten, E., Moore, M., 2017. Diverse foraging strategies by a marine top predator: Sperm whales exploit pelagic and demersal habitats in the Kaikōura submarine canyon. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 128, 98–108. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.08.012>
- Guerrero, A., Arana, P., 2009. Fishing yields and size structures of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) caught with pots and long lines off far southern Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37, 361–370. <https://doi.org/10.3856/vol37-issue3-fulltext-7>
- Guillotreau, P., Salladarré, F., Dewals, P., Dagorn, L., 2011. Fishing tuna around Fish Aggregating Devices (FADs) vs free swimming schools: Skipper decision and other determining factors. *Fisheries Research* 109, 234–242. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.02.007>
- Guinet, C., Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., 2015. Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. *ICES Journal of Marine Science* 72, 1587–1597. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu221>
- Guinet, C., Cherel, Y., Ridoux, V., Jouventin, P., 1996. Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to consumer biomass 1962–85. *Antarctic Science* 8, 23–30. <https://doi.org/10.1017/S0954102096000053>
- Hamer, D.J., Childerhouse, S.J., Gales, N.J., 2012. Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: A review of available literature and of potential solutions. *Marine Mammal Science* 28, E345–E374. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2011.00544.x>
- Hamer, D.J., Ward, T.M., McGarvey, R., 2008. Measurement, management and mitigation of operational interactions between the South Australian Sardine Fishery and short-beaked common dolphins (*Delphinus delphis*). *Biological Conservation* 141, 2865–2878. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.08.024>
- Harris, R.N., Sievers, C., Northridge, S., 2014. Seal diet at salmon net fisheries. Report to Marine Scotland, Sea Mammal Research Unit, University of St Andrews, St Andrews.
- Harvey, A., 1990. Forecasting, Structural Time Series Models and the Kalman Filter.
- He, X., Bigelow, K.A., Boggs, C.H., 1997. Groupe analysis of longline sets and fishing strategies within the Hawaii-based fishery. *Fisheries Research* 31, 147–158. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(96\)00564-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(96)00564-4)
- Hilborn, R., 1985. Fleet Dynamics and Individual Variation: Why Some People Catch More Fish than Others. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 2–13. <https://doi.org/10.1139/f85-001>

- Hill, P.S., Laake, J.L., Mitchell, E.D., 1999. Results of a Pilot Program to Document Interactions Between Sperm Whales and Longline Vessels in Alaskan Waters. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Alaska Fisheries Science Center.
- Hintzen, N.T., Bastardie, F., Beare, D., Piet, G.J., Ulrich, C., Deporte, N., Egekvist, J., Degel, H., 2012. VMStools: Open-source software for the processing, analysis and visualisation of fisheries logbook and VMS data. *Fisheries Research* 115–116, 31–43. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.11.007>
- Holley, J.-F., Marchal, P., 2004. Fishing strategy development under changing conditions: examples from the French offshore fleet fishing in the North Atlantic. *ICES J Mar Sci* 61, 1410–1431. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.08.010>
- Hucke-Gaete, R., Moreno, C.A., Arata, J., Ctr, B.W., 2004. Operational interactions of sperm whales and killer whales with the Patagonian toothfish industrial fishery off southern Chile. *Ccamlr Science* 11, 127–140.
- Janc, A., Richard, G., Guinet, C., Arnould, J.P.Y., Villanueva, M.C., Duhamel, G., Gasco, N., Tixier, P., 2018. How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries? *Fisheries Research* 206, 14–26. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.04.019>
- Jaquet, N., Gendron, D., 2002. Distribution and relative abundance of sperm whales in relation to key environmental features, squid landings and the distribution of other cetacean species in the Gulf of California, Mexico. *Marine Biology* 141, 591–601. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0839-0>
- Jaquet, N., Dawson, S., Slooten, E., 2000. Seasonal distribution and diving behaviour of male sperm whales off Kaikoura: foraging implications. *Canadian Journal of Zoology* 78, 407–419. <https://doi.org/10.1139/z99-208>
- Johannes, R.E., Hviding, E., 2002. Le savoir traditionnel des pêcheurs du lagon de Marovo (Îles Salomon) concernant le comportement grégaire des poissons 8.
- Johnson, R.A., Wichern, D.W., 2002. Applied multivariate statistical analysis. Prentice hall Upper Saddle River, NJ.
- Jolliffe, D., Ziliak, J.P. (Eds.), 2008. Income Volatility and Food Assistance in the United States. W.E. Upjohn Institute. <https://doi.org/10.17848/9781435684126>
- Joo, R., Salcedo, O., Gutierrez, M., Fablet, R., Bertrand, S., 2015. Defining fishing spatial strategies from VMS data: Insights from the world's largest monospecific fishery. *Fisheries Research* 164, 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.12.004>
- Joo, R., Bertrand, S., Chaigneau, A., Ñiquen, M., 2011. Optimization of an artificial neural network for identifying fishing set positions from VMS data: An example from the Peruvian anchovy purse seine fishery. *Ecological Modelling* 222, 1048–1059. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.039>
- Karpouzli, E., Leaper, R., 2004. Opportunistic observations of interactions between sperm whales and deep-water trawlers based on sightings from fisheries observers in the northwest Atlantic. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14, 95–103. <https://doi.org/10.1002/aqc.595>
- Kaschner, K., Pauly, D., 2004. Competition between Marine Mammals and Fisheries: Food for Thought.
- Kassambara, A., Mundt, F., 2016. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1, 2016.
- Kawakami, T., 1980. A review of sperm whale food. *Sci. Rep. Whales Res. Inst* 32, 199–218.

- Klenke, R.A., Ring, I., Kranz, A., Jepsen, N., Rauschmayer, F., Henle, K. (Eds.), 2013. Human-wildlife conflicts in Europe: fisheries and fish-eating vertebrates as a model case, Environmental science and Engineering Environmental science. Springer, Berlin Heidelberg New York Dordrecht London.
- Kock, K.-H., Purves, M.G., Duhamel, G., 2006. Interactions between Cetacean and Fisheries in the Southern Ocean. *Polar Biology* 29, 379–388. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0067-4>
- Kuperman, W., Roux, P., 2007. Underwater acoustics. *Springer Handbook of Acoustics* 149–204.
- Labadie, G., Tixier, P., Barbraud, C., Fay, R., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2018. First demographic insights on historically harvested and poorly known male sperm whale populations off the Crozet and Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/mms.12469>
- Labadie, G., Tixier, P., Trudelle, L., Garcia, J.V., Gasco, N., Guinet, C., 2015. Sperm whales of the Crozet and Kerguelen islands - Photo-identification catalogue 2014. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.1414472.v2>
- Laë, R., Lek, S., Moreau, J., 1999. Predicting fish yield of African lakes using neural networks. *Ecological Modelling* 12.
- Lane, D.E., 1989. A Partially Observable Model of Decision Making by Fishermen. *Operations Research* 37, 240–254. <https://doi.org/10.1287/opre.37.2.240>
- Lauriano, G., Caramanna, L., Scarnò, M., Andaloro, F., 2009. An overview of dolphin depredation in Italian artisanal fisheries. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89, 921–929. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000393>
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Legendre, L., 1984. *Ecologie unmerique. Tome 1: Le traitement multiple des donnes ecologiques. Tome 2: La structure des donnees ecologiques. Collection d'ecologie* 12.
- Lewy, P., Vinther, M., 1994. Identification of Danish North Sea trawl fisheries. *ICES J Mar Sci* 51, 263–272. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1994.1027>
- Løkkeborg, S., Bjordal, \AAsmund, 1992. Species and size selectivity in longline fishing: a review. *Fisheries Research* 13, 311–322.
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist* 100, 603–609.
- Maccarrone, V., Buffa, G., Di Stefano, V., Filiciotto, F., Mazzola, S., Buscaino, G., 2014. Economic Assessment of Dolphin Depredation Damages and Pinger Use in Artisanal Fisheries in the Archipelago of Egadi Islands (Sicily). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 14, 173–181.
- Madden, F.M., 2008. The growing conflict between humans and wildlife: law and policy as contributing and mitigating factors. *Journal of International Wildlife Law & Policy* 11, 189–206.
- Madden, F., 2004. Creating Coexistence between Humans and Wildlife: Global Perspectives on Local Efforts to Address Human–Wildlife Conflict. *Human Dimensions of Wildlife* 9, 247–257. <https://doi.org/10.1080/10871200490505675>
- Madsen, P.T., Wahlberg, M., Møhl, B., 2002. Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in a high-latitude habitat: implications for echolocation and communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53, 31–41. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0548-1>
- Mandelman, J.W., Cooper, P.W., Werner, T.B., Lagueux, K.M., 2008. Shark bycatch and depredation in the U.S. Atlantic pelagic longline fishery. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18, 427–442. <https://doi.org/10.1007/s11160-008-9084-z>

- Manfredo, M.J., Dayer, A.A., 2004. Concepts for Exploring the Social Aspects of Human–Wildlife Conflict in a Global Context. *Human Dimensions of Wildlife* 9, 1–20. <https://doi.org/10.1080/10871200490505765>
- Marchal, P., Andersen, B., Bromley, D., Iriondo, A., Mahévas, S., Quirijns, F., Rackham, B., Santurtún, M., Tien, N., Ulrich, C., 2006. Improving the definition of fishing effort for important European fleets by accounting for the skipper effect. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 510–533. <https://doi.org/10.1139/f05-238>
- Marshall, K., White, R., Fischer, A., 2007. Conflicts between humans over wildlife management: on the diversity of stakeholder attitudes and implications for conflict management. *Biodivers Conserv* 16, 3129–3146. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9167-5>
- Martin, A., Pruvost, P., 2007. Pecheker, relational database for analysis and management of fisheries and related biological data from the French Southern Ocean fisheries monitoring scientific programs. *Muséum National d’Histoire Naturelle*.
- Massutí, E., Reñones, O., 2005. Demersal resource assemblages in the trawl fishing grounds off the Balearic Islands (western Mediterranean). *Scientia Marina* 69, 167–181. <https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69n1167>
- Mateo Tomás, P., Olea, P.P., Moleón, M., Vicente, J., Botella, F., Selva, N., Viñuela, J., Sánchez Zapata, J.A., 2015. From regional to global patterns in vertebrate scavenger communities subsidized by big game hunting. *Diversity and Distributions* 21, 913–924. <https://doi.org/10.1111/ddi.12330>
- Mathias, D., Thode, A.M., Straley, J., Calambokidis, J., Schorr, G.S., Folkert, K., 2012. Acoustic and diving behavior of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) during natural and depredation foraging in the Gulf of Alaska. *The Journal of the Acoustical Society of America* 132, 518–532.
- Mathias, D., Thode, A., Straley, J., Folkert, K., 2009. Relationship between sperm whale (*Physeter macrocephalus*) click structure and size derived from videocamera images of a depredating whale (sperm whale prey acquisition). *The Journal of the Acoustical Society of America* 125, 3444–3453.
- Matthiopoulos, J., Smout, S., Winship, A.J., Thompson, D., Boyd, I.L., Harwood, J., 2008. Getting beneath the surface of marine mammal–fisheries competition. *Mammal Review* 38, 167–188.
- McCay, B.J., 1981. Optimal foragers or political actors? Ecological analyses of a New Jersey fishery. *American Ethnologist* 8, 356–382.
- Mellinger, D.K., Stafford, K.M., Fox, C.G., 2004. Seasonal occurrence of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) sounds in the Gulf of Alaska 1999–2001. *Marine Mammal Science* 20, 48–62. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01140.x>
- Mesnck, S., Warner, N., Straley, J., O’Connell, V., Purves, M., Guinet, C., Dyb, J.-E., Lunsford, C., Roche, C., Gasco, N., 2006. Global sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation of demersal longlines, in: Abstract. Paper Presented at Symposium on Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales: Behavioural Insights, Behavioural Solutions, Pender Island, British Columbia, October. pp. 2–5.
- Messmer, T.A., 2000. The emergence of human–wildlife conflict management: turning challenges into opportunities. *International Biodeterioration & Biodegradation* 45, 97–102.
- Misund, O.A., 1997. Underwater acoustics in marine fisheries and fisheries research. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7, 1–34.
- Moir Clark, J., Agnew, D.J., 2010. Estimating the impact of depredation by killer whales and sperm whales on longline fishing for toothfish (*Dissostichus eleginoides*) around South Georgia. *CCAMLR Science* 17, 163–178.

- Mooney, T.A., Pacini, A.F., Nachtigall, P.E., 2009. False killer whale (*Pseudorca crassidens*) echolocation and acoustic disruption: implications for longline bycatch and depredation. *Canadian Journal of Zoology* 87, 726–733.
- Moreno, C.A., Castro, R., Mújica, L.J., Reyes, P., 2008. Significant conservation benefits obtained from the use of a new fishing gear in the Chilean Patagonian toothfish fishery. *Ccamlr Science* 15, 79–91.
- Morissette, L., Christensen, V., Pauly, D., 2012. Marine Mammal Impacts in Exploited Ecosystems: Would Large Scale Culling Benefit Fisheries? *PLoS ONE* 7, e43966. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043966>
- Mosimane, A.W., McCool, S., Brown, P., Ingrebretson, J., 2014. Using mental models in the analysis of human–wildlife conflict from the perspective of a social–ecological system in Namibia. *Oryx* 48, 64–70. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000555>
- Muñoz-Lechuga, R., Rosa, D., Coelho, R., 2016. Depredation in the Portuguese pelagic longline fleet in the Indian Ocean. *IOTC* 12.
- Newsome, S.D., Garbe, H.M., Wilson, E.C., Gehrt, S.D., 2015. Individual variation in anthropogenic resource use in an urban carnivore. *Oecologia* 178, 115–128. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3205-2>
- Nielsen, J.R., Thunberg, E., Holland, D.S., Schmidt, J.O., Fulton, E.A., Bastardie, F., Punt, A.E., Allen, I., Bartelings, H., Bertignac, M., Bethke, E., Bossier, S., Buckworth, R., Carpenter, G., Christensen, A., Christensen, V., Da-Rocha, J.M., Deng, R., Dichmont, C., Doering, R., Esteban, A., Fernandes, J.A., Frost, H., Garcia, D., Gasche, L., Gascuel, D., Gourguet, S., Groeneveld, R.A., Guillén, J., Guyader, O., Hamon, K.G., Hoff, A., Horbowy, J., Hutton, T., Lehuta, S., Little, L.R., Leonart, J., Macher, C., Mackinson, S., Mahevas, S., Marchal, P., Mato-Amboage, R., Mapstone, B., Maynou, F., Merzéréaud, M., Palacz, A., Pascoe, S., Paulrud, A., Plaganyi, E., Prellezo, R., van Putten, E.I., Quaas, M., Ravn-Jensen, L., Sanchez, S., Simons, S., Thébaud, O., Tomczak, M.T., Ulrich, C., van Dijk, D., Vermard, Y., Voss, R., Waldo, S., 2018. Integrated ecological-economic fisheries models-Evaluation, review and challenges for implementation. *Fish and Fisheries* 19, 1–29. <https://doi.org/10.1111/faf.12232>
- Nolan, C.P., Liddle, G.M., Elliot, J., 2000. Interactions Between Killer Whales (*Orcinus orca*) and Sperm Whales (*Physeter macrocephalus*) with a Longline Fishing Vessel. *Marine Mammal Science* 16, 658–664. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2000.tb00961.x>
- Northridge, S.P., 1991. An Updated World Review of Interactions Between Marine Mammals and Fisheries. *Food & Agriculture Org.*
- O’Connell, V., Straley, J., Liddle, J., Wild, L., Behnken, L., Falvey, D., Thode, A., 2015. Testing a passive deterrent on longlines to reduce sperm whale depredation in the Gulf of Alaska. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1667–1672. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv014>
- Odum, E.P., 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Boletín CF+S.*
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M.S., Martínez-Abraín, A., 2013. Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecol Lett* 16, 1501–1514. <https://doi.org/10.1111/ele.12187>
- Oro, D., Cam, E., Pradel, R., Martínez-Abraín, A., 2004. Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271, 387–396.
- Palmer, M., Quetglas, A., Guijarro, B., Moranta, J., Ordines, F., Massutí, E., 2009. Performance of artificial neural networks and discriminant analysis in predicting fishing tactics from multispecific fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66, 224–237. <https://doi.org/10.1139/F08-208>

- Parsons, G.R., 2003. The Travel Cost Model, in: Champ, P.A., Boyle, K.J., Brown, T.C. (Eds.), *A Primer on Nonmarket Valuation, The Economics of Non-Market Goods and Resources*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 269–329. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0826-6_9
- Passadore, C., Domingo, A., Secchi, E.R., 2015. Depredation by killer whale (*Orcinus orca*) and false killer whale (*Pseudorca crassidens*) on the catch of the Uruguayan pelagic longline fishery in Southwestern Atlantic Ocean. *ICES J. Mar. Sci.* fsu251. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu251>
- Pelletier, D., Ferraris, J., 2000. A multivariate approach for defining fishing tactics from commercial catch and effort data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57, 51–65. <https://doi.org/10.1139/cjfas-57-1-51>
- Péron, C., Welsford, D.C., Ziegler, P., Lamb, T.D., Gasco, N., Chazeau, C., Sinègre, R., Duhamel, G., 2016. Modelling spatial distribution of Patagonian toothfish through life-stages and sex and its implications for the fishery on the Kerguelen Plateau. *Progress in Oceanography* 141, 81–95. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.003>
- Peterson, M.J., Mueter, F., Criddle, K., Haynie, A.C., 2014. Killer Whale Depredation and Associated Costs to Alaskan Sablefish, Pacific Halibut and Greenland Turbot Longliners. *PLoS ONE* 9, e88906. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088906>
- Peterson, M.J., Carothers, C., 2013a. Whale interactions with Alaskan sablefish and Pacific halibut fisheries: Surveying fishermen perception, changing fishing practices and mitigation. *Marine Policy* 42, 315–324. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2013.04.001>
- Peterson, M.J., Mueter, F., Hanselman, D., Lunsford, C., Matkin, C., Fearnbach, H., 2013b. Killer whale (*Orcinus orca*) depredation effects on catch rates of six groundfish species: implications for commercial longline fisheries in Alaska. *ICES Journal of Marine Science* 70, 1220–1232. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst045>
- Peterson, M.N., Birckhead, J.L., Leong, K., Peterson, M.J., Peterson, T.R., 2010. Rearticulating the myth of human-wildlife conflict. *Conservation Letters* 3, 74–82. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2010.00099.x>
- Pielou, E.C., 1975. *Ecological diversity*.
- Pielou, E.C., 1969. *An introduction to mathematical ecology. An introduction to mathematical ecology*.
- Pikitch, E., Santora, C., Babcock, E.A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, others, Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., 2004. *Ecosystem-based fishery management*. American Association for the Advancement of Science.
- Pirotta, E., Matthiopoulos, J., MacKenzie, M., Scott-Hayward, L., Rendell, L., 2011. Modelling sperm whale habitat preference: a novel approach combining transect and follow data. *Marine Ecology Progress Series* 436, 257–272.
- Plagányi, É., Butterworth, D.S., 2002. Competition with fisheries. *Anim. Behav* 63, 301–310.
- Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., LINDSTRØM, U., Vaz, S., 2011. Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach: Spatial distribution of fish populations. *Fisheries Oceanography* 20, 1–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2010.00546.x>
- Powell, J.R., Wells, R.S., 2011. Recreational fishing depredation and associated behaviors involving common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. *Marine Mammal Science* 27, 111–129. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2010.00401.x>
- Punsly, R., Nakano, H., 1992. Analysis of variance and standardization of longline hook rates of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin (*Thunnus albacares*) tunas in the Eastern Pacific Ocean during 1975-1987. *Bulletin of Inter-American Tropical Tuna Comission, La Jolla, California, USA* 20, 167–177.

- Purves, M.G., Wissema, J., Wilkinson, S., Akkers, T., Agnew, D., 2006. Depredation around South Georgia and other Southern Ocean fisheries.
- Purves, M.G., Agnew, D.J., Balguerías, E., Moreno, C.A., Watkins, B., 2004. Killer whale (*Orcinus orca*) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) interactions with longline vessels in the Patagonian toothfish fishery at South Georgia, South Atlantic. *Ccamlr Science* 11.
- Puterman, M.L., 1994. *Markov Decision Processes*.
- R Core Team, 2015. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabearisoa, N., Bach, P., Tixier, P., Guinet, C., 2012. Pelagic longline fishing trials to shape a mitigation device of the depredation by toothed whales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 432–433, 55–63. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.07.004>
- Read, A.J., 2008. The looming crisis: interactions between marine mammals and fisheries. *Journal of Mammalogy* 89, 541–548.
- Read, A.J., 2005. Bycatch and depredation. *Marine mammal research: Conservation beyond crisis* 5–17.
- Real, E., Oro, D., Martínez-Abraín, A., Igual, J.M., Bertolero, A., Bosch, M., Tavecchia, G., 2017. Predictable anthropogenic food subsidies, density-dependence and socio-economic factors influence breeding investment in a generalist seabird. *J Avian Biol* 48, 1462–1470. <https://doi.org/10.1111/jav.01454>
- Redpath, S.M., Bhatia, S., Young, J., 2015. Tilting at wildlife: reconsidering human–wildlife conflict. *Oryx* 49, 222–225. <https://doi.org/10.1017/S0030605314000799>
- Reeves, R.R., Whitehead, H., 1998. Status of the sperm whale, *Physeter macrocephalus*, in Canada. *Oceanographic Literature Review* 1, 125.
- Reisinger, R.R., Keith, M., Andrews, R.D., de Bruyn, P.J.N., 2015. Movement and diving of killer whales (*Orcinus orca*) at a Southern Ocean archipelago. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 473, 90–102. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.08.008>
- Richard, G., 2019. Behavioural ecology of fishermen and odontocetes in a depredation context. https://www.researchgate.net/publication/331097042_Behavioural_ecology_of_fishermen_and_odontocetes_in_a_depredation_context (accessed 3.19.19).
- Richard, G., Bonnel, J., Tixier, P., Arnould, J.P.Y., Janc, A., Guinet, C., 2019. Evidence of deep-sea interactions between toothed whales and longlines. *Ambio*. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01182-1>
- Richard, G., Guinet, C., Bonnel, J., Gasco, N., Tixier, P., 2017. Do commercial fisheries display optimal foraging? The case of longline fishers in competition with odontocetes https://www.researchgate.net/publication/318664924_Do_commercial_fisheries_display_optimal_foraging_The_case_of_longline_fishers_in_competition_with_odontocetes (accessed 3.19.19).
- Rijnsdorp, A., 2000. Effects of fishing power and competitive interactions among vessels on the effort allocation on the trip level of the Dutch beam trawl fleet. *ICES Journal of Marine Science* 57, 927–937. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0580>
- Roche, C., Guinet, C., Gasco, N., Duhamel, G., 2007. Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones: an assessment of depredation levels. *CCAMLR Science* 14, 67–82.
- Rodewald, A.D., Kearns, L.J., Shustack, D.P., 2011. Anthropogenic resource subsidies decouple predator–prey relationships. *Ecological Applications* 21, 936–943. <https://doi.org/10.1890/10-0863.1>

- Rodríguez, M.G., 2003. Characterisation and standardisation of a red shrimp *Aristeus antennatus*, (Risso, 1816) fishery off the Alicante gulf (SE Spain). *Scientia Marina* 67, 63–74.
- Rogers, J.B., Pikitch, E.K., 1992. Numerical Definition of Groundfish Assemblages Caught Off the Coasts of Oregon and Washington Using Commercial Fishing Strategies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 2648–2656. <https://doi.org/10.1139/f92-293>
- Salas, S., Gaertner, D., 2004. The behavioural dynamics of fishers: management implications. *Fish and Fisheries* 5, 153–167. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00146.x>
- Saulitis, E., Matkin, C., Barrett-Lennard, L., Heise, K., Ellis, G., 2000. Foraging Strategies of Sympatric Killer Whale (*Orcinus orca*) Populations in Prince William Sound, Alaska. *Marine Mammal Science* 16, 94–109. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2000.tb00906.x>
- Schakner, Z.A., Lunsford, C., Straley, J., Eguchi, T., Mesnick, S.L., 2014. Using Models of Social Transmission to Examine the Spread of Longline Depredation Behavior among Sperm Whales in the Gulf of Alaska. *PLoS ONE* 9, e109079. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109079>
- Scheffran, J., Battaglini, A., 2011. Climate and conflicts: the security risks of global warming. *Reg Environ Change* 11, 27–39. <https://doi.org/10.1007/s10113-010-0175-8>
- Shrestha, R.K., Seidl, A.F., Moraes, A.S., 2002. Value of recreational fishing in the Brazilian Pantanal: a travel cost analysis using count data models. *Ecological Economics* 42, 289–299. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(02\)00106-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(02)00106-4)
- Sigler, M.F., Lunsford, C.R., Straley, J.M., Liddle, J.B., 2008. Sperm whale depredation of sablefish longline gear in the northeast Pacific Ocean. *Marine Mammal Science* 24, 16–27. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2007.00149.x>
- Sih, A., Bell, A., Johnson, J.C., 2004a. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Sillero-Zubiri, C., Switzer, D., 2001. Crop raiding primates: searching for alternative, humane ways to resolve conflict with farmers in Africa. *People and Wildlife Initiative* 1, 19.
- Simpson, S.D., Jennings, S., Johnson, M.P., Blanchard, J.L., Schön, P.-J., Sims, D.W., Genner, M.J., 2011. Continental Shelf-Wide Response of a Fish Assemblage to Rapid Warming of the Sea. *Current Biology* 21, 1565–1570. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.016>
- Söffker, M., Trathan, P., Clark, J., Collins, M.A., Belchier, M., Scott, R., 2015. The Impact of Predation by Marine Mammals on Patagonian Toothfish Longline Fisheries. *PLOS ONE* 10, e0118113. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118113>
- Stern, H.S., 1996. Neural Networks in Applied Statistics. *Technometrics* 38, 205–214. <https://doi.org/10.1080/00401706.1996.10484497>
- Straley, J., O'Connell, V., Liddle, J., Thode, A., Wild, L., Behnken, L., Falvey, D., Lunsford, C., 2015. Southeast Alaska Sperm Whale Avoidance Project (SEASWAP): a successful collaboration among scientists and industry to study depredation in Alaskan waters. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1598–1609. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv090>
- Straley, J., Schorr, G., Thode, A., Calambokidis, J., Lunsford, C., Chenoweth, E., O'Connell, V., Andrews, R., 2014. Depredating sperm whales in the Gulf of Alaska: local habitat use and long distance movements across putative population boundaries. *Endangered Species Research* 24, 125–135. <https://doi.org/10.3354/esr00595>

- Straley, J., O'Connell, V., Behnken, L., Thode, A., Liddle, J., Mesnick, S., 2006. Sperm whale and longline fisheries interactions in the Eastern Gulf of Alaska. Proceedings from the symposium: Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales: Behavioural Insights, Behavioural Solutions. Pender Island, British Columbia 2–5.
- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P., Pitman, R.L., 2008. *Physeter macrocephalus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T41755A10554884. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T41755A10554884.en>.
- Teloni, V., Mark, J.P., Patrick, M.J.O., Peter, M.T., 2008. Shallow food for deep divers: Dynamic foraging behavior of male sperm whales in a high latitude habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 354, 119–131. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.10.010>
- Thode, A., Wild, L., Straley, J., Barnes, D., Bayless, A., O'Connell, V., Oleson, E., Sarkar, J., Falvey, D., Behnken, L., Martin, S., 2016. Using line acceleration to measure false killer whale (*Pseudorca crassidens*) click and whistle source levels during pelagic longline depredation. *The Journal of the Acoustical Society of America* 140, 3941–3951. <https://doi.org/10.1121/1.4966625>
- Thode, A., Mathias, D., Straley, J., O'Connell, V., Behnken, L., Falvey, D., Wild, L., Calambokidis, J., Schorr, G., Andrews, R., Liddle, J., Lestenkof, P., 2015. Cues, creaks, and decoys: using passive acoustic monitoring as a tool for studying sperm whale depredation. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1621–1636. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv024>
- Thode, A., Straley, J., Tiemann, C.O., Folkert, K., O'Connell, V., 2007. Observations of potential acoustic cues that attract sperm whales to longline fishing in the Gulf of Alaska. *The Journal of the Acoustical Society of America* 122, 1265. <https://doi.org/10.1121/1.2749450>
- Tilney, R., Purves, M.G., 1999. The status of integrated fisheries monitoring in South Africa <http://www.fao.org/docrep/x3900e/x3900e08.htm> (accessed 7.18.16).
- Tixier, P., Burch, P., Massiot-Granier, F., Ziegler, P., Welsford, D., Lea, M.-A., Hindell, M.A., Guinet, C., Wotherspoon, S., Gasco, N., Péron, C., Duhamel, G., Arangio, R., Tascheri, R., Somhlaba, S., Arnould, J.P.Y., 2020. Assessing the impact of toothed whale depredation on socio-ecosystems and fishery management in wide-ranging subantarctic fisheries. *Rev Fish Biol Fisheries* 30, 203–217. <https://doi.org/10.1007/s11160-020-09597-w>
- Tixier, P., Giménez, J., Reisinger, R., Méndez-Fernandez, P., Arnould, J., Cherel, Y., Guinet, C., 2019a. Importance of toothfish in the diet of generalist subantarctic killer whales: implications for fisheries interactions. *Marine Ecology Progress Series* 613, 197–210. <https://doi.org/10.3354/meps12894>
- Tixier, P., Burch, P., Richard, G., Olsson, K., Welsford, D., Lea, M.-A., Hindell, M.A., Guinet, C., Janc, A., Gasco, N., Duhamel, G., Villanueva, M.C., Suberg, L., Arangio, R., Söffker, M., Arnould, J.P.Y., 2019b. Commercial fishing patterns influence odontocete whale-longline interactions in the Southern Ocean. *Scientific Reports* 9, 1904. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36389-x>
- Tixier, P., Paul, Welsford, D., Lea, M.-A., Hindell, M.A., Guinet, C., Janc, A., Richard, G., Gasco, N., Duhamel, G., Arangio, R., 2019c. Fisheries interaction data suggest variations in the distribution of sperm whales on the Kerguelen Plateau, in: *Proceedings of the Second Kerguelen Plateau Symposium on Marine Ecosystems and Fisheries*. Australian Antarctic Division, pp. 259–270.

- Tixier, P., Barbraud, C., Pardo, D., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2017. Demographic consequences of fisheries interaction within a killer whale (*Orcinus orca*) population. *Marine Biology* 164. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3195-9>
- Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2016. Depredation of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) by two sympatrically occurring killer whale (*Orcinus orca*) ecotypes: Insights on the behavior of the rarely observed type D killer whales. *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/mms.12307>
- Tixier, P., Authier, M., Gasco, N., Guinet, C., 2015a. Influence of artificial food provisioning from fisheries on killer whale reproductive output: Artificial food provisioning and killer whale reproduction. *Animal Conservation* 18, 207–218. <https://doi.org/10.1111/acv.12161>
- Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2015b. Habituation to an acoustic harassment device (AHD) by killer whales depredating demersal longlines. *ICES Journal of Marine Science* 72, 1673–1681. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu166>
- Tixier, P., Vacquie Garcia, J., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2015c. Mitigating killer whale depredation on demersal longline fisheries by changing fishing practices. *ICES Journal of Marine Science* 72, 1610–1620. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu137>
- Tixier, P., Gasco, N., Guinet, C., 2014a. Killer whales of the Crozet Islands: photoidentification catalogue 2014. Villiers en Bois: Centre d'Etudes Biologiques de Chizé-CNRS. doi 10, m9.
- Tixier, Paul, Gasco, N., Poupart, T., Guinet, C., 2014b. Type-D killer whales of the Crozet Islands.
- Tixier, P., 2012. Déprédation par les orques (*Orcinus orca*) et les cachalots (*Physeter macrocephalus*) sur les palangriers à la légine australe dans la ZEE de l'archipel de Crozet.
- Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., Viviant, M., Authier, M., Guinet, C., 2010. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet islands Exclusive Economic Zone: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. *CCAMLR Science* 17, 179–195.
- Tønnessen, J.N., Johnsen, A.O., 1982. The history of modern whaling. Univ of California Press.
- Towers, J.R., Tixier, P., Ross, K.A., Bennett, J., Arnould, J.P., Pitman, R.L., Durban, J.W., Northridge, H. editor: S., 2018. Movements and dive behaviour of a toothfish-depredating killer and sperm whale. *ICES Journal of Marine Science* 76, 298–311.
- Treves, A., Wallace, R.B., Naughton-Treves, L., Morales, A., 2006. Co-Managing Human–Wildlife Conflicts: A Review. *Human Dimensions of Wildlife* 11, 383–396. <https://doi.org/10.1080/10871200600984265>
- Trijoulet, V., Dobby, H., Holmes, S.J., Cook, R.M., Handling editor: Raúl Prellezo, 2018. Bioeconomic modelling of grey seal predation impacts on the West of Scotland demersal fisheries. *ICES Journal of Marine Science*. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx235>
- Trijoulet, V., 2016. Bioeconomic modelling of seal impacts on West of Scotland fisheries. Thesis University of Strathclyde.
- Trites, A.W., Livingston, P.A., Vasconcellos, M.C., Mackinson, S., Springer, A.M., Pauly, D., 1999. Ecosystem considerations and the limitations of ecosystem models in fisheries management: insights from the Bering Sea. *Ecosystem Approaches for Fisheries Management*. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-99-01, Fairbanks 609–635.

- Tzanatos, E., Somarakis, S., Tserpes, G., Koutsikopoulos, C., 2006. Identifying and classifying small-scale fisheries métiers in the Mediterranean: A case study in the Patraikos Gulf, Greece. *Fisheries Research* 81, 158–168.
- Vázquez-Rowe, I., Tyedmers, P., 2013. Identifying the importance of the “skipper effect” within sources of measured inefficiency in fisheries through data envelopment analysis (DEA). *Marine Policy* 38, 387–396.
- Vermard, Y., Rivot, E., Mahévas, S., Marchal, P., Gascuel, D., 2010. Identifying fishing trip behaviour and estimating fishing effort from VMS data using Bayesian Hidden Markov Models. *Ecological Modelling* 221, 1757–1769. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.04.005>
- Visser, I.N., 2000. Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with longline fisheries in New Zealand waters. *Aquatic mammals* 26, 241–252.
- Walker, E., Bez, N., 2010. A pioneer validation of a state-space model of vessel trajectories (VMS) with observers’ data. *Ecological Modelling* 221, 2008–2017. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.05.007>
- Ward, E.J., Holmes, E.E., Balcomb, K.C., 2009. Quantifying the effects of prey abundance on killer whale reproduction. *Journal of Applied Ecology* 46, 632–640. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01647.x>
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association* 58, 236. <https://doi.org/10.2307/2282967>
- Weber, P.W., Howle, L.E., Murray, M.M., Reidenberg, J.S., Fish, F.E., 2014. Hydrodynamic performance of the flippers of large-bodied cetaceans in relation to locomotor ecology. *Mar Mam Sci* 30, 413–432. <https://doi.org/10.1111/mms.12040>
- Weimerskirch, H., Capdeville, D., Duhamel, G., 2000. Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biology* 23, 236–249.
- Welch, G., 1997. An Introduction to the Kalman Filter 16.
- Werner, T.B., Northridge, S., Press, K.M., Young, N., 2015. Mitigating bycatch and depredation of marine mammals in longline fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 72, 1576–1586. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv092>
- Westneat, D.F., Schofield, M., Wright, J., 2013. Parental behavior exhibits among-individual variance, plasticity, and heterogeneous residual variance. *Behavioral Ecology* 24, 598–604. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars207>
- Whitehead, H., 2003. Sperm Whales: Social Evolution in the Ocean. University of Chicago Press.
- Williams, R., Krkošek, M., Ashe, E., Branch, T.A., Clark, S., Hammond, P.S., Hoyt, E., Noren, D.P., Rosen, D., Winship, A., 2011. Competing Conservation Objectives for Predators and Prey: Estimating Killer Whale Prey Requirements for Chinook Salmon. *PLOS ONE* 6, e26738. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026738>
- Wilson, A.D.M., Whattam, E.M., Bennett, R., Visanuvimol, L., Lauzon, C., Bertram, S.M., 2010. Behavioral correlations across activity, mating, exploration, aggression, and antipredator contexts in the European house cricket, *Acheta domesticus*. *Behav Ecol Sociobiol* 64, 703–715. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0888-1>
- Wolf, M., Weissing, F.J., 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 27, 452–461. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.001>
- Woodroffe, R., Thirgood, S., Rabinowitz, A., 2005. People and wildlife, conflict or co-existence? Cambridge University Press.

- Yano, K., Dahlheim, M.E., 1995. Behavior of Killer Whales *Orcinus orca* during Longline Fishery Interactions in the Southeastern Bering Sea and Adjacent Waters. *Fisheries Science* 61, 584–589.
- Yates, O., Brickle, P., 2007. On the relative abundance and distribution of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and killer whales (*Orcinus orca*) in the Falkland Islands. *Journal of Cetacean Research and Management*.
- Young, J.C., Marzano, M., White, R.M., McCracken, D.I., Redpath, S.M., Carss, D.N., Quine, C.P., Watt, A.D., 2010. The emergence of biodiversity conflicts from biodiversity impacts: characteristics and management strategies. *Biodiversity and Conservation* 19, 3973–3990. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9941-7>
- Yukhov, V.N., 1982. Antarkticheskii klykach. Nauka, Moscow 113 pp. (in Russian).
- Yukhov, V.N., 1972. The range of fish of the genus *Dissostichus* (fam. *Nototheniidae*) in Antarctic waters of the Indian Ocean. *Journal of Ichthyology* 12, 346–347.
- Zuur, A.F., Hilbe, J.M., Ieno, E.N., 2013. A beginner's Guide to GLM and GLMM with R : A frequentist and Bayesian perspective for ecologists. Highland Statistics, Newburgh.
- Zuur, A.F., 2012. A beginner's guide to generalized additive models with R, 2nd print. ed. Highland Statistics Ltd, Newburgh, United Kingdom.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: Data exploration. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer Science & Business Media.

Annexe 1 : Janc et al. (2018)

Fisheries Research 206 (2018) 14–26



Contents lists available at ScienceDirect

Fisheries Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/fishres



How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries?



Anaïs Janc^{a,*}, Gaëtan Richard^{a,b,c}, Christophe Guinet^a, John P.Y. Arnould^c,
Maria Ching Villanueva^d, Guy Duhamel^e, Nicolas Gasco^e, Paul Tixier^c

^a Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7273—CNRS and Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France

^b Lab-STICC UMR 6285, ENSTA Bretagne, 2 rue François Verny, 29806 Brest Cedex 9, France

^c School of Life and Environmental Sciences (Burwood Campus), Deakin University, 221 Burwood Highway, Burwood, VIC 3125, Australia

^d Laboratoire de Biologie Halieutique (STH-LBH), IFREMER, ZI de la Pointe du Diable, BP 70, 29280 Plouzané, France

^e Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Adaptations du Vivant, UMR 7208 BOREA, CP 26, 43 rue Cuvier, 75005 Paris, France

ARTICLE INFO

Handled by Beir Herrmann

Keywords:

Depredation

Demersal longline

Sperm whale

Patagonian toothfish

Fishing practices

ABSTRACT

Marine mammal depredation on fisheries (animals removing fish caught on fishing gear) is a worldwide issue involving socio-economic and ecological consequences. Longline fisheries are the most impacted by odontocete (toothed whales) depredation. While technological means have provided limited efficacy in reducing depredation, this study examined the fishing practices influencing both the proportion of depredated longline sets and the amount of fish removed by whales. We used an 8-year dataset from the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) longline fisheries operating in Crozet and Kerguelen Economic Exclusive Zones (EEZs) (South Indian Ocean) and GLMMs to investigate sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation. Sperm whale depredation occurred on 61% of 5260 sets in Crozet and 41% of 16,902 sets in Kerguelen, and resulted in minimum estimated toothfish losses of 702 tons and 2649 tons, respectively, in the two areas. The probability of depredation decreased in winter months, increased with depth fished and decreased when vessels travelled over distances of > 60 km from fishing grounds with encountering depredation. These findings suggest the natural spatio-temporal distribution of sperm whales and their ability to follow vessels over limited ranges influence the number of captured fish removals. The amount of depredated toothfish decreased with the speed at which longline sets were hauled and increased with the soaking time of sets suggesting that whales may depredate sets during both hauling and soaking operations. Together, these observations indicate that rates of depredation may be influenced by the conditions of fishing operations and could therefore be employed to implement strategies of avoidance in all fisheries facing similar depredation impacts.

1. Introduction

Human-wildlife conflicts, which often result from competition between animals and humans over the same resources, are as old as humankind (Anand and Radhakrishna, 2017; Treves et al., 2006; Woodroffe et al., 2005). In the marine environment, the global expansion of fisheries over the last fifty years has led to the over-exploitation of many fish stocks and major changes in fishing techniques. It also has resulted to changes in food-search behavior of some predators such as marine mammals that has resulted in the emergence of direct marine predators–fisheries interactions, including depredation on fishing gears (Augé et al., 2012; Fertil, 2008; Kaschner and Pauly,

2004; Plagányi and Butterworth, 2002; Read, 2008). Depredation on fisheries is defined as the partial or total removal of captured fish from fishing equipment by marine predators (Donogue et al., 2002; Fertil, 2008; Read, 2005) and has received growing attention over the past five decades (Northridge, 1991). Marine mammals were reported as the taxa with the broadest range of depredating species. These species have been documented to depredate on a wide variety of fishing gears such as purse seines, trawls, gill nets, pots and baited longlines (Bearzi, 2002; Donogue et al., 2002; Fertil, 2008; Gales, 2003; Gilman et al., 2007; Hamer et al., 2012; Read, 2005; Werner et al., 2015).

Marine mammal depredation on fisheries often results in major socio-economic and ecological issues (Gilman et al., 2007). Economic

* Corresponding author.

E-mail addresses: anaïs.janc@cebc.cnrs.fr (A. Janc), gaetan.richard@cebc.cnrs.fr (G. Richard), christophe.guinet@cebc.cnrs.fr (C. Guinet), john.arnould@deakin.edu.au (J.P.Y. Arnould), ching.villanueva@ifremer.fr (M.C. Villanueva), guy.duhamel@mnhn.fr (G. Duhamel), nicolas.gasco@mnhn.fr (N. Gasco), p.tixier@deakin.edu.au (P. Tixier).

<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.04.019>

Received 23 October 2017; Received in revised form 23 April 2018; Accepted 24 April 2018
0165-7836/ Crown Copyright © 2018 Published by Elsevier B.V. All rights reserved.

issues for fisheries include both direct costs (i.e., catch losses) and indirect costs (i.e., additional fishing time, fuel consumption and payroll needed to complete fishing quotas, the implementation of strategies of marine mammals avoidance) (Maccarrone et al., 2014; Peterson et al., 2014). Ecological and conservation issues may include the over-exploitation of the targeted fish resources (i.e., the amount of depredated fish are often not accounted for in fish stock assessments and quota allocation processes) and effects on the survival of marine mammal populations (e.g., increased risks of by-catch on fishing gear; lethal responses from illegal, unreported and unregulated fishers who may perceive these animals as competitors; habituation to an artificial foraging behavior; modification of energy balance; etc.) (Baird et al., 2002; Gasco et al., 2015; Gilman et al., 2007). For instance, artificial food provisioning from fisheries may increase prey availability for depredating predators, and was shown to positively influence the survival and reproduction of individuals in various populations (Oro et al., 2004; Tixier et al., 2015a, 2017; Ward et al., 2009). Together, these ecological consequences of marine mammal depredation were recently suggested as important to consider when managing fisheries, fish stocks and marine mammal populations through ecosystem-based approaches (Boyd, 2002; Guénette et al., 2006; Morissette et al., 2012; Trites et al., 1999; Williams et al., 2011).

Longline gear is a fishing device which is made up of a horizontal line, to which are attached droppers ending in baited hooks and takes fish by hooking (Brock, 1962). Longlining progressively emerged as the most selective fishing technique for large fish species during the 1980s and 1990s (Løkkeborg and Bjørndal, 1992). Unlike other techniques, this fully exposes the hooked fish in the water column, making this catch easily accessible for depredating marine mammals (Fertl, 2008). Both pelagic and demersal longlining are subject to depredation worldwide (Forney et al., 2011; Mesnick et al., 2006; Muñoz-Lechuga et al., 2016; Passadore et al., 2015; Rabearisoa et al., 2012; Roche et al., 2007; Straley et al., 2006; Visser, 2000). While the issue on depredation remains sporadic in some fisheries, it has spread and substantially increased in others, jeopardizing their sustainability (Powell and Wells, 2011; Schakner et al., 2014) and raising a critical need for solutions to minimize or suppress it (Hamer et al., 2012).

Extensive efforts have been made by fishers and ship-owners to develop technological solutions to either deter marine mammals from fishing gear or to protect the fish caught on hooks. However, most trials of such devices have showed limited efficacy (Dyb, 2006a; Hamer et al., 2012; Mooney et al., 2009; O'Connell et al., 2015; Tixier et al., 2015b). The development of fishing strategies for avoiding interactions has provided more promising insights into ways to reduce depredation levels. For instance, increased knowledge of local marine mammal populations ecology has allowed some fisheries to target the timing or areas of low marine mammal presence and, thus, lower the probability of depredation (Guinet et al., 2015; Straley et al., 2015; Tixier, 2012; Tixier et al., 2016). Other studies have focused on the behavior of fishing vessels and operational factors that can be controlled. For instance, Tixier et al. (2015b) showed that the depth at which longlines are set, longline length, the hauling speed and the distance travelled by vessels between fishing grounds can significantly influence the proportion of fishing gear depredated by killer whales (*Orcinus orca*) and the impact of this depredation on the Catch Per Unit Effort (CPUE) of the target species.

The influence of such operational factors on sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation, however, has remained poorly investigated despite several reports on significant depredation in the majority of longline fisheries operated in high latitudes (Mesnick et al., 2006; Taylor et al., 2008). In both hemispheres, demersal longline fisheries are primarily depredated by adult male sperm whales whose natural foraging grounds often overlap with fishing areas (Ashford et al., 1996; Best, 1979; Mesnick et al., 2006; Whitehead, 2003). Sperm whale depredation has been reported in the North Pacific on fisheries targeting Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) and sablefish

(*Anoplopoma fimbria*) (Hill et al., 1999; Peterson and Carothers, 2013; Schakner et al., 2014; Sigler et al., 2008; Straley et al., 2006), in the North Atlantic on fisheries targeting Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) (Dyb, 2006b) and in the Southern Ocean on fisheries targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) (Duhamel, 2003). For the latter, sperm whale depredation occurs off Chile (Hucke-Gaete et al., 2004; Moreno et al., 2008), the Falklands/Malvinas (Goetz et al., 2011; Nolan et al., 2000), South Georgia (Ashford et al., 1996; Moir Clark and Agnew, 2010; Purves et al., 2004; Söfker et al., 2015), Prince Edward Island (Kock et al., 2006; Tilney and Purves, 1999), Heard and McDonald Islands (Arangio, 2012) and Crozet and Kerguelen Islands (Ashford et al., 1996; Capdeville, 1997; Gasco et al., 2015; Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010).

The Patagonian toothfish longline fishery operating off the Crozet and Kerguelen Islands has been reported as one of the most impacted by sperm whale depredation, with an estimated reduction of 8–12% in the toothfish CPUE between 2003 and 2013 (Gasco et al., 2015; Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010). These estimates were recently incorporated in the Crozet and Kerguelen fish stock assessments and used to increase accuracy of quota allocation processes. This fishery, with a fleet comprised of seven commercial vessels, is highly regulated, closely monitored by onboard fishery observers at all times, and benefits from a long-term fishing dataset covering 100% of fishing operations. This fully controlled environment has proved to be particularly suitable for studies on operational factors influencing depredation by killer whales, the other major depredating species of demersal longline fisheries in high latitudes (Gasco et al., 2014; Guinet et al., 2015; Tixier et al., 2010, 2016).

Therefore, the long-term datasets from the Crozet and Kerguelen Patagonian toothfish fisheries were here used as a unique opportunity to investigate the spatio-temporal and operational factors of fishing practices influencing the level of sperm whale depredation on demersal longlining. The aims of this study were to test for the effects of these factors on (i) the proportion of fishing gear depredated by sperm whales, and (ii) the CPUE during sperm whale depredation events.

2. Material and methods

2.1. Study areas and data collection

During the study period (1 January, 2008–25 July, 2015), seven commercial fishing vessels were authorized to operate in the Crozet (between 44° and 48°S–46° and 54°W) and Kerguelen (between 45° and 52°S–63° and 75°W) Exclusive Economic Zones (EEZs). These vessels all used auto-weighted longlines that were set between two anchors at each end of the mainline, on which 375–47,250 hooks were positioned with an individual hook every 1.2 m. These hooks were automatically baited and dropped to the bottom at depths ranging from 500 to 2300 m (i.e., legal depth range to avoid the capture of juvenile toothfish (Collins et al., 2010)). Fishing regulations also imposed fishers to set their lines at night to avoid seabird bycatch (Cherel et al., 1996; Weimerskirch et al., 2000). Hauling, which was allowed at any time of the day, took between 00:30–9:58 to be completed depending on the number of hooks on the longline and the hauling speed. The fishing fleet was allowed to operate all year round in the Crozet, but is closed for a 45-day period from the 1st February to mid-March in the Kerguelen EEZ to comply with seabird conservation measures (CCAMLR, 2015a, 2015b).

All data used in the study were collected by fishery observers and were provided by the Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN – PECHEKER database (Martin and Pruvost, 2007)). The unit of this dataset was the longline set. Each set was affiliated with one captain, one vessel and one fishing trip. A fishing trip (lasting 2–3 months) was defined as the time between the departure of a vessel with a given captain from Reunion Island and its return to the port. The date, time, number of hooks set and hauled, spatial coordinates and depth of downlines at the beginning and the end of both setting and hauling

processes were recorded for each longline set. The total number and the biomass of fish caught and landed for Patagonian toothfish was assessed as well as for three bycatch species groups (bigeye grenadier, *Macrourus carinatus*; blue antimora, *Antimora rostrata* and skate species grouped into a single group, *Bathyrhaja eatonii*, *Bathyrhaja irrasa*, *Bathyrhaja murrayi* for Kerguelen and *Amblyrhaja taaf* for Crozet). From these data, the CPUE was calculated as the biomass of entire caught fish in grams divided by the number of hauled hooks (g.hook^{-1}) for each hauled longline, for Patagonian toothfish and for each of the three bycatch species groups

$$\text{CPUE}_i (\text{g.hook}^{-1}) = \Sigma \text{Biomass of entire caught fish}_i / \Sigma \text{hauled hooks}_i$$

CPUE_{*i*} is the obtained CPUE on longline *i*

Concurrently, fishery observers visually monitored odontocetes (i.e., sperm whales and killer whales) depredating on longlines during hauling. Depredation was classified according to three states for each of the two depredating species: (i) “Depredation” – depredation of whales on the fishing gear was confirmed by whales repeating long dives (> 15 min) within a 500 m radius from the vessel and surrounded by seabirds when surfacing, slicks of fish oil visible at the surface of the water and/or chunks of fish observed in the mouth of whales; (ii) “No depredation” – no whales sighted from the vessel or if sighted, whales were in transit with no indicators of depredation (see above) observed; (iii) “not observed” – observations were not possible due to weather, sea state and/or visibility conditions (e.g., night). For sets for which depredation was recorded during hauling, fishery observers provided minimum and maximum estimates of the number of whales present around the vessel. For the purposes of this study, and to limit bias due to overestimated numbers, only the minimum estimate was used to test the number of depredating sperm whales as an explanatory variable in the models presented below.

2.2. Models on the proportion of fishing gear depredated by sperm whales

Generalized Linear Mixed Models (GLMM) (Zuur et al., 2009, 2013) were used to explore the relationship between the proportion of hauled sets depredated by sperm whales out of all hauled sets (noted “Pr(set)”) and three spatio-temporal predictors. Temporal predictors included a year (“Year” – continuous) and a month (“Month” – discrete) effects to respectively test for annual trends and intra-annual variations of the proportion of sets depredated by sperm whales. The depth at which sets were hauled was considered here as the vertical spatial predictor (“Depth” – continuous and expressed in meters). As observers recorded one depth value for each of the two ends of a set, we used the mean of these two values in the model. The continuous explanatory predictors were centered at their mean and scaled by their standard deviation (i.e., standardized). Data were restricted to longline sets with confirmed presence (“Depredation”) or absence (“No depredation”) of depredating sperm whales during hauling and fitted with a binomial distribution and a logit link function, which was defined as follows:

$$\text{logit}(\pi_{ij}) = \eta_{ij} \leftrightarrow \pi_{ij} = \exp(\eta_{ij}) / (1 + \exp(\eta_{ij}))$$

in which π_{ij} represented the expected value of Pr(set) for each longline *j* in trip *i* (i.e., the mean of $\text{Pr}(\text{set})_{ij}$ and $\text{Pr}(\text{set})_{ij}$ took values of 0 or 1 for each longline *j* in trip *i*).

The fishing trip (“Trip”) was used as a random intercept to impose a correlation structure on the presence of depredating sperm whales because of multiple observations recorded for each trip (Zuur et al., 2013). The model was extended with a temporal auto-correlation structure to account for the fact that the interaction of sperm whales with a given longline set could depend upon their interaction with the previously hauled longline (Tixier, 2012). The full model (Model 1) was separately fitted on data from Crozet and Kerguelen using the function *glmmPQL* in packages *MASS* (Venables and Ripley, 2002) and *nlme* (Pinheiro et al., 2016) in R (R Core Team, 2015) as follows:

$$\text{Model 1: } \eta_{ij} = \text{Intercept} + \beta_1 \text{Year} + \beta_2 \text{Month}_{ij} + \beta_3 \text{Depth}_{ij} + a_i + \varepsilon_{ij}$$

in which a_i and ε_{ij} were the residuals: $a_i \sim N(0, \sigma_{\text{trip}}^2)$ and $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$, and $\beta_{1,2,3}$ were the coefficients of the explanatory variables.

Cleveland dot plots were used as an alternative to bar charts to inspect the outliers of variables. Collinearity between continuous variables was assessed using pair plots and variance inflation factor (VIF) values calculated as the ratio of variance in a model with multiple terms, divided by the variance of a model with one term alone (Zuur et al., 2009, 2010; Zuur, 2012). Model selection was performed by using backward stepwise selection, dropping the least significant interaction term from the model and refitting the model until terms were significant at 5% level (Zuur et al., 2013).

Using the same modeling approach, a second GLMM was developed to investigate the effect of the distance travelled by fishing vessels from one hauled set depredated by sperm whales to the set hauled next in time. Previous studies have shown depredating odontocetes follow fishing vessels between fishing operations, sometimes over great distances (Tixier et al., 2015c). Preliminary analyses of photo-identification data collected in Crozet and Kerguelen suggested that sperm whales also follow vessels from one haul to the next, likely because vessels remain within the acoustical detection range of the whales (Thode et al., 2015). Fishing vessels travel at speeds ranging from 8 to 12 knots, which exceed the average swimming speed of sperm whales during travelling (1.5–3 knots; Aoki et al., 2007; Whitehead, 2003). Hence, increased distances between sets may result in vessels being able to outrun the depredating sperm whales which may eventually lose the acoustical detection of vessels. To test this assumption, Pr(set) was here fitted with data restricted to pairs of sets that were hauled successively in time (by the same fishing vessel during the same fishing trip) after the first set was hauled in presence of depredating sperm whales. Longlines hauled with in presence of killer whales, whether depredating alone or simultaneously with sperm whales, were not included in the analysis to limit the bias due to the effect of killer whale depredation on the distance travelled by fishing vessels. Assuming that there is a straight trajectory of the vessel between the two sets, the distance between pairs of sets (“Distance” – continuous and expressed in kilometers) was calculated from the GPS coordinates of the mid-point between the two ends of the first set and the mid-point of the second set. The number of sperm whales recorded depredating on the previous set (“Nb.ind.set₁” – continuous) was also entered in the model and tested both as a single term and in interaction with Distance. We assumed that the greater Nb.ind.set₁, the more likely that at least one individual would be depredating again on the next set. As 99% of the values by Nb.set₁ were comprised between 1 and 8 individuals, the dataset was restricted to 8 sperm whales recorded on the previous set to avoid bias due to extreme values while maintaining statistical power. The full model (Model 2) was also separately fitted on data from Crozet and Kerguelen with a binomial distribution and a logit link function as follows:

$$\text{Model 2: } \eta_{ij} = \text{Intercept} + \beta_1 \text{Distance}_{ij} + \beta_2 \text{Nb.ind.set}_{1ij} + \beta_3 \text{Distance}_{ij} \times \text{Nb.ind.set}_{1ij} + a_i + \varepsilon_{ij}$$

in which a_i and ε_{ij} were residuals: $a_i \sim N(0, \sigma_{\text{trip}}^2)$ and $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$, and $\beta_{1,2,3}$ were the coefficients of the explanatory terms.

2.3. Modelling the CPUE of longline sets

As an exploratory analysis, and prior to modelling the CPUE, the fishing data on Patagonian toothfish and on bycatch were initially used to statistically identify which fish species were primarily removed by sperm whales from longline sets when depredating. Several t-test comparisons were performed on mean CPUEs of 4 groups of species caught on longlines (Patagonian toothfish and 3 bycatch groups: blue antimora, bigeye grenadier and skate species) between sets hauled without (absence of any odontocete species) and sets hauled in the presence of depredating sperm whales over the 2008–2015 period.

Longlines hauled with in presence of killer whales were not included in the analysis to limit the bias due to the effect of killer whale depredation on the CPUE.

GIMMs were then developed to examine the relationship between the CPUE of the depredated fish species and 4 operational predictors depending on the number of sperm whales simultaneously depredating during hauling of a given set. This number (“*Nb.Ind*”) ranged from 0 for sets hauled in absence to 16 for Crozet and 15 individuals for Kerguelen. However, as 93% of the values taken by this variable were comprised between 0 and 5 for Crozet and 94% were comprised between 0 and 4 for Kerguelen; the data used in models on the CPUE were restricted to a maximum number of 5 individuals for Crozet and 4 for Kerguelen to avoid bias due to extreme values while maintaining statistical power. *Nb.Ind* was tested both as a single term because it was hypothesized that increasing *Nb.Ind* negatively influenced on the CPUE of the depredated fish species. *Nb.Ind* was also tested in interaction with the following operational predictors. First, we tested for the effect of the length of longline sets (“*Length*” – continuous and expressed in

kilometers). Here, it was hypothesized that shorter sets, for which hauling time is reduced, may decrease the amount of depredated fish by sperm whales, usually approaching the longline after the hauling has started (Tixier et al., 2015c). Second, we tested for the effect of the hauling speed of sets (“*HaulingSpeed*” – continuous and expressed in number of hauled hooks per minute ($\text{hooks}\cdot\text{min}^{-1}$)), which was calculated as the total number of hooks hauled on a given set divided by the total hauling time of that set. If sperm whales depredate on the catch only during hauling, we assumed that while reducing the time available for whales to access the catch, a simultaneous increase in hauling speed may also make the removal of captured fish from the sets more difficult for them (Tixier et al., 2015c). Third, we tested for the effect of the soaking time of sets (“*SoakingTime*” – continuous and expressed in hours), which was the time elapsed between the end of setting and the start of hauling. This variable was used to specifically investigate the possibility that sperm whales may also depredate on sets before hauling while the line is still at the bottom of the sea. If it is the case, shorter soaking time can also reduce the time available for whales

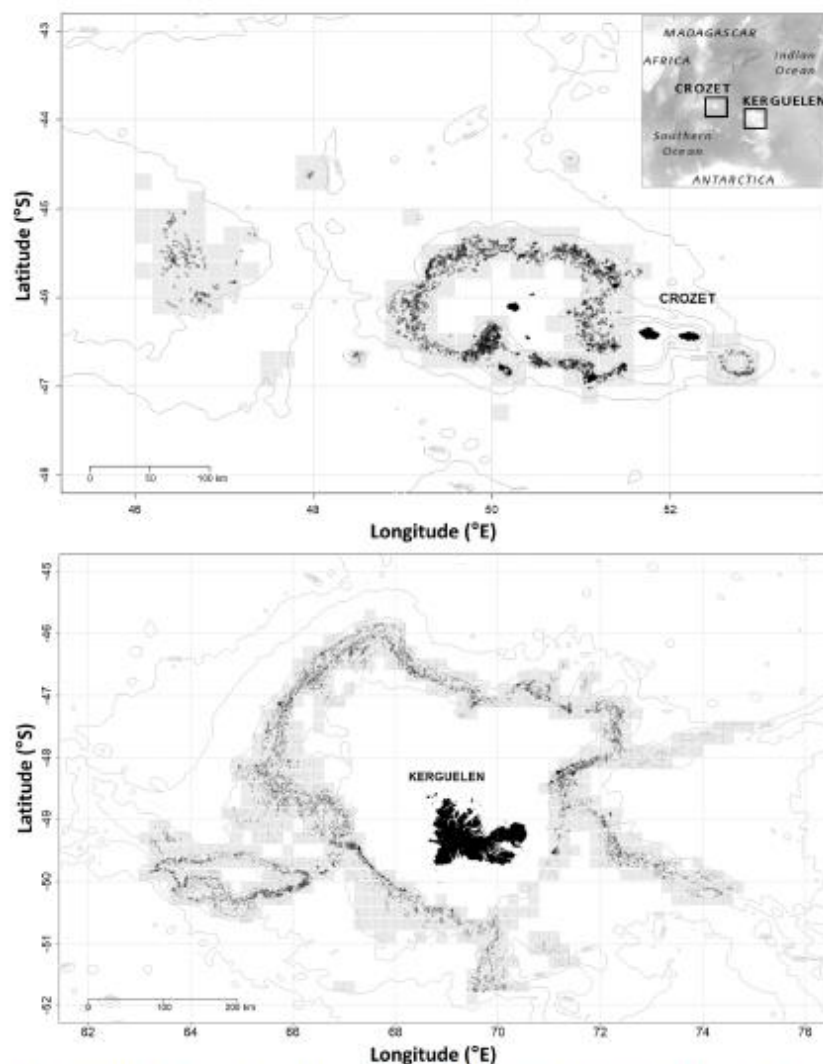


Fig. 1. Distribution of longline sets hauled in presence of depredating sperm whales (black dots) and fishing grounds ($0.2^\circ \times 0.2^\circ$ squares in which at least one set was hauled over the 2008–2015 period – grey squares) in Crozet (top) and in Kerguelen (bottom). Thin grey lines are the 500, 1000, 2000 and 4000 m isobaths.

to access the catch and, therefore, reduce the amount of depredated fish. Lastly, the effect of the depth at which sets were hauled (“Depth” – continuous and expressed in meters) was also entered in the models to account for bathymetric variations of fish abundance. The continuous predictors were centered at their mean and scaled by their standard deviation. The fishing trip (*Trip*) was then used as a random intercept. Using the function *glmer* in package *lme4* (Bates et al., 2015) in R (R Core Team, 2015), models were fitted with a Gamma distribution and the logarithmic link function, which was defined as follows:

$$\log(\mu_j) = \eta_{ij} \leftrightarrow \mu_j = \exp(\eta_{ij})$$

in which μ_j represented the expected value of CPUE of longline *j* in trip *i* (i.e., the mean of CPUE_{*ij*}).

The full model (*Model 3*) was separately fitted on data from Crozet and from Kerguelen as follows:

$$\begin{aligned} \text{Model 3: } \eta_{ij} = & \text{Intercept} + \beta_1 \text{Nb.ind}_{ij} + \beta_2 \text{Length}_{ij} + \beta_3 \text{Depth}_{ij} \\ & + \beta_4 \text{Soaking Time}_{ij} + \beta_5 \text{Hauling Speed}_{ij} + \beta_6 \text{Length}_{ij} \times \text{Nb.ind}_{ij} \\ & + \beta_7 \text{Depth} \times \text{Nb.ind}_{ij} + \beta_8 \text{Soaking Time}_{ij} \times \text{Nb.ind}_{ij} \\ & + \beta_9 \text{Hauling Speed}_{ij} \times \text{Nb.ind}_{ij} + a_i + e_{ij} \end{aligned}$$

in which a_i and e_{ij} were residuals: $a_i \sim N(0, \sigma_{\text{trip}}^2)$ and $e_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$, and $\beta_{1,2,3,4,5,6,7,8,9}$ were the coefficients of the explanatory terms.

Cleveland dot plots were also used to inspect the outliers of variables and collinearity between continuous variables was assessed using pair plots and VIF values (Zuur et al., 2009, 2010; Zuur, 2012). Model selection was performed using backward stepwise selection by dropping the least significant term interaction from the model and refitting the model until terms were significant at 5% level (Zuur et al., 2013).

3. Results

3.1. Data summary

During the study, a total of 25,715 longlines were set and hauled in both study areas: 6343 (25%) in Crozet and 19,372 (75%) in Kerguelen. A total of 42,688 tons of Patagonian toothfish were landed during the study with 5622 tons (13%) in Crozet and 37,066 (87%) in Kerguelen. The absence or presence of depredating odontocetes was confirmed for 83% and 87% of all longline sets hauled in Crozet and Kerguelen, respectively. Sperm whales depredated on 60.5% and 40.7% of these sets in Crozet and Kerguelen, respectively (Fig. 1).

In Crozet, 34.7% ± 2.1% SE of the sets were hauled in the presence of sperm whales as the only depredating species and 25.8% ± 1.4% SE (n = 8 years) with sperm whales and killer whales depredating simultaneously. In Kerguelen, sets were primarily depredated by sperm whales alone at 40.6% ± 1.1% SE while 0.1% ± 0.05% SE (n = 8 years) in presence of both sperm whales and killer whales. When depredation occurred, the average number of depredating sperm whales per set was significantly different between Crozet and Kerguelen (Student *t*-test: $t = -16.87$, $df = 10038$, $P < 0.001$) and was estimated at 3.5 ± 2.9 SD individuals per set in Crozet (n = 3188 sets) and 2.6 ± 1.9 SD individuals per set in Kerguelen (n = 6852 sets). The average number of depredating sperm whales per set varied between months in both areas. In Crozet, it was the highest in December (5.31 ± 4.02 SD) and the lowest in September (1.89 ± 1.15 SD, Fig. 2a). In Kerguelen, it was the highest in April (3.17 ± 2.40 SD) and the lowest in July (2.00 ± 1.01 SD, Fig. 2a).

3.2. Models on the proportion of fishing gear depredated by sperm whales

Results from *Model 1* indicated in *Table 1* showed that no significant annual trend in the proportions of sets depredated by sperm whales from 2008 to 2015 was observed in either area. However, significant inter-month variations were detected. Predicted probabilities of sperm whale depredation from the model were the highest between November

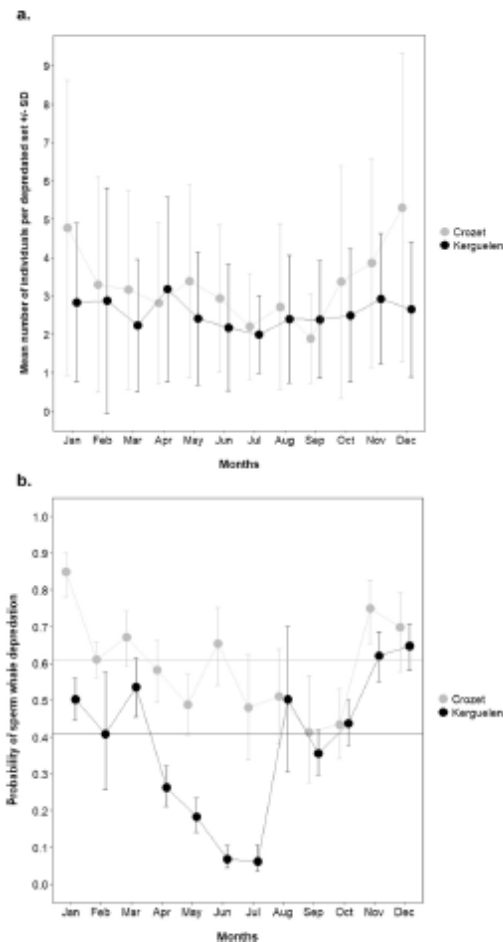


Fig. 2. Intra-annual variations of a. the number of sperm whale individuals depredating the same set (mean ± SD calculated from observed values) and b. the probability and confidence interval at 95% (error bars) of sperm whale depredation to occur during hauling of sets as predicted by *Model 1* outputs of the month as a discrete predictor in Crozet (grey) and in Kerguelen (black). The mean proportions of sets depredated by sperm whales per year over the study period (horizontal lines) are also depicted.

(0.75 [95% CI: 0.65–0.83]) and January (0.85 [95% CI: 0.78–0.90]) in Crozet and between November (0.62 [95% CI: 0.55–0.69]) and December (0.65 [95% CI: 0.59–0.71]) in Kerguelen (Fig. 2b). These probabilities were the lowest between July (0.48 [95% CI: 0.34–0.63]) and October (0.44 [95% CI: 0.35–0.54]) in Crozet and between April (0.27 [95% CI: 0.22–0.33]) and July (0.06 [95% CI: 0.03–0.11]) in Kerguelen (Fig. 2b).

The depth at which longlines were set had no effect on the proportion of depredated sets in Crozet (*Table 1*). However, the depth effect was significant and positive in Kerguelen ($t = 7.94$, $df = 16559$, $P = 0.00$). For a typical trip in Kerguelen, the probability of sperm whale depredation increased from 0.30 [95% CI: 0.09–0.50] for sets hauled 506 m deep to 0.48 [95% CI: 0.27–0.70] for sets hauled 2140 m deep.

Results from *Model 2* indicated in *Table 2* showed that the number of depredating sperm whales recorded during the hauling of the first longline had a significant and positive effect on the proportion of subsequent sets hauled with depredation, both in Crozet ($\alpha = 4.04$, $P < 0.001$) and in Kerguelen ($\alpha = 12.18$, $P < 0.001$). In the same case, the distance travelled by vessels between the two sets had a

Table 1

Numerical outputs from *Model 1* testing the effects of the year (*Year*) and the depth (*Depth*) at which longline sets were hauled as continuous standardized predictors, as well as the effect of the month (*Month*) as discrete predictor on the proportion of sets depredated by sperm whales out of all sets hauled in Crozet and in Kerguelen. The baseline is represented by the month having the lowest probability of interaction and is the level with which the estimated probabilities of sets to be depredated of the other months are compared. The fishing trip (*Trip*) was added as a random term in *Model 1* along with an autocorrelation structure ARI within each *Trip*.

	CROZET (N = 5217 sets)					KERGUELEN (N = 16738 sets)				
	Value	SE	df	t	P	Value	SE	df	t	P
Intercept	-0.35	0.32	5094	-1.11	0.27	-2.74	0.31	16559	-8.86	0.00
Year	-	-	-	-	NS	-	-	-	-	NS
January	2.09	0.39	5094	5.30	0.00	2.76	0.33	16559	8.37	0.00
February	0.81	0.33	5094	2.45	0.01	2.28	0.46	16559	4.91	0.00
March	1.07	0.36	5094	2.99	0.003	2.89	0.35	16559	8.38	0.00
April	0.69	0.36	5094	1.91	0.06	1.74	0.33	16559	5.24	0.00
May	0.33	0.36	5094	0.92	0.36	1.24	0.32	16559	3.86	< 0.001
June	1.00	0.40	5094	2.51	0.01	0.10	0.32	16559	0.30	0.76
July	0.28	0.44	5094	0.65	0.51	Baseline	Baseline	Baseline	Baseline	Baseline
August	0.39	0.41	5094	0.95	0.34	2.79	0.47	16559	5.91	0.00
September	Baseline	Baseline	Baseline	Baseline	Baseline	2.11	0.34	16559	6.28	0.00
October	0.10	0.37	5094	0.28	0.78	2.48	0.33	16559	7.41	0.00
November	1.44	0.39	5094	3.71	< 0.001	3.23	0.34	16559	9.41	0.00
December	1.19	0.41	5094	2.88	0.004	3.36	0.34	16559	9.90	0.00
Depth	-	-	-	-	NS	0.18	0.02	16559	7.94	0.00
Random intercept: 0.51					Random intercept: 0.77					
Residual variance: 0.98					Residual variance: 0.96					
Auto-correlation parameter estimate: 0.36					Auto-correlation parameter estimate: 0.51					

Table 2

Numerical outputs from *Model 2* testing the effects of the distance travelled by fishing vessels between two successively hauled sets (*Distance*) and the number of sperm whales recorded depredating during the hauling of the first of these two sets (*Nb.ind.set₁*) as continuous standardized predictors on the proportion of next sets depredated by sperm whales. The fishing trip (*Trip*) was entered in *Model 2* as a random term.

	CROZET (N = 1180 sets)				KERGUELEN (N = 4223 sets)			
	Estimate	SE	z	P	Estimate	SE	z	P
Intercept	1.65	0.11	14.70	< 0.001	1.91	0.10	19.74	< 0.001
Nb.ind.set ₁	0.42	0.10	4.04	< 0.001	0.90	0.07	12.18	< 0.001
Distance	-0.76	0.08	-9.62	< 0.001	-0.66	0.04	-14.74	< 0.001
Distance.Nb.ind.set ₁	-0.19	0.08	-2.40	0.02	-0.24	0.04	-5.26	< 0.001
Random intercept: 0.28				Random intercept: 0.77				

significant and negative effect on the proportion of the next sets depredated by sperm whales, both in Crozet ($z = -9.62$, $P < 0.001$) and in Kerguelen ($z = -14.74$, $P < 0.001$). The interaction term between the variables *Distance* and *Nb.ind.set₁* was significant and negative both in Crozet ($z = -2.40$, $P = 0.02$) and in Kerguelen ($z = -5.26$, $P < 0.001$). From the model outputs, the effect of the number of depredating sperm whales during hauling of the first set on the proportion of next sets depredated became negligible if vessels travelled more than 55.8 km in Crozet and 48.6 km in Kerguelen (Fig. 3). Based on an average number of sperm whales depredating on the first set, the estimated probabilities of the next sets to be depredated in Crozet was decreased by 10.7% when vessels travelled 20 km from the previous set, and by 39.8% when vessels travelled 50 km. This rate was greater in Kerguelen. The probability of the next sets to be depredated was decreased by 15.9% when vessels travelled 20 km from the previous set and by 65.2% when vessels travelled 50 km (Fig. 3).

3.3. Modelling the CPUE of longline sets

A significant decrease of CPUE of Patagonian toothfish between non-depredated and depredated longline sets by sperm whales was detected both at Crozet (Student *t*-test: $t = -3.07$, $df = 402$, $P = 0.002$) and at Kerguelen (Student *t*-test: $t = -4.58$, $df = 1194$, $P < 0.001$) while no effect could be detected on monitored bycatch species (Fig. 4).

Results from *Model 3*, which was therefore run on Patagonian

toothfish CPUE, indicated in Table 3 showed that the number of depredating sperm whales per set had a significant and negative effect on toothfish CPUE for both study areas ($t = -8.56$, $P < 0.001$ for Crozet and $t = -14.09$, $P < 0.001$ for Kerguelen). From the model output, the CPUE loss was estimated at 24.72 g.hook⁻¹ in Crozet and 17.65 g.hook⁻¹ in Kerguelen per sperm whale individual (see Supplementary Data for details on calculations). For both areas, the interaction term between the number of sperm whales interacting *Nb.ind* and the variable *Length* or the variable *Depth* had no significant effect on toothfish CPUE.

The soaking time had no effect on toothfish CPUE in absence of cetaceans in Crozet ($t = 0.91$, $P = 0.36$) whereas it had a significantly positive effect in Kerguelen ($t = 9.83$, $P < 0.001$). The interaction term between the number of sperm whales and the variable *SoakingTime* had no significant effect on toothfish CPUE in Kerguelen. However, this interaction term was significant and had a negative effect on toothfish CPUE in Crozet ($t = -1.97$, $P = 0.05$). For instance, soaking times of 10 and 60 h, respectively, resulted in toothfish CPUEs of 169.68 and 168.27 g.hook⁻¹ (e.g., CPUE reduction of 0.8%) when two sperm whales simultaneously depredated on a given set. CPUEs further decreased to values of 134.94 and 105.45 g.hook⁻¹ (e.g., CPUE reduction of 21.9%) when five sperm whales simultaneously depredated on a given set (Fig. 5).

The hauling speed had a significant negative effect on toothfish CPUE in the absence of cetaceans both at Crozet ($t = -3.74$, $P < 0.001$) and at Kerguelen ($t = -16.16$, $P < 0.001$). In interaction

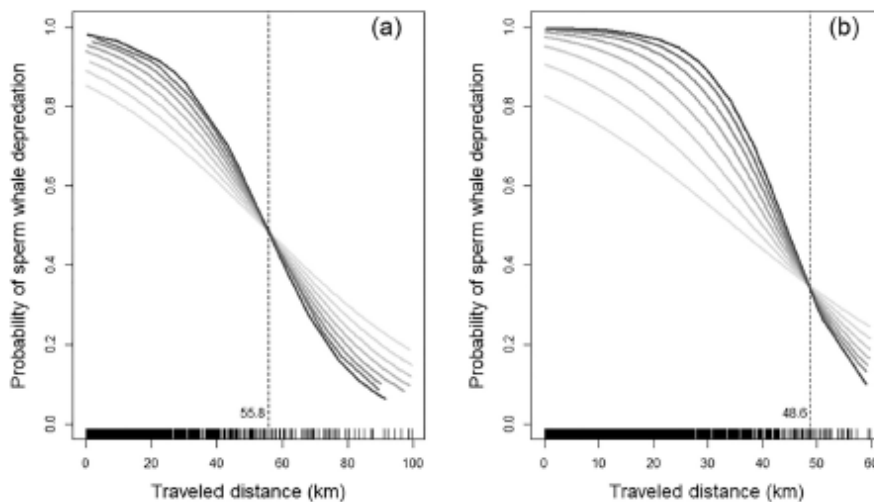


Fig. 3. Predicted probabilities from Model 2 outputs of sperm whale depredation to occur during hauling of the second of two successively hauled sets against the interaction effect between the distance travelled by vessels between these two sets and the number of sperm whales depredating on the first set in Crozet (a) and in Kerguelen (b). Each curve corresponds to a given number of sperm whales simultaneously depredating the first set, ranging from 0 (light grey) to 8 (dark grey).

with the number of sperm whales, the hauling speed had no significant effect on the toothfish CPUE in Crozet, but the effect was significant and positive in Kerguelen ($t = 3.54$, $P < 0.001$). For instance, the presence of 1 and 4 depredating whales on a given set resulted in toothfish CPUEs of 288.50 and 229.69 g.hook^{-1} (e.g., CPUE reduction of 20.4%), respectively, when using a hauling speed of 20 hooks.min^{-1} . A further decrease was observed at 199.48 and 185.07 g.hook^{-1} (e.g., CPUE reduction of 7.2%) when a hauling speed of 50 hooks.min^{-1} was used (Fig. 6). The model also estimated that the effect of the number of sperm whales on the amount of depredated toothfish became negligible for speeds greater than 60 hooks.min^{-1} (Fig. 6).

4. Discussion

This study provided evidence that sperm whales specifically remove Patagonian toothfish from longlines when depredating on fisheries of the Crozet and Kerguelen EEZs. This depredation varied in space and time and was influenced by a number of operational variables. The proportion of depredated sets depended upon the season and the depth at which longlines were set and was influenced by the distance travelled by vessels when switching from one fishing ground to another while trying to avoid depredation. This study also demonstrated that the amount of Patagonian toothfish depredated by sperm whales varied with (1) the number of individuals co-occurring around the vessels, (2) the speed at which longline sets were hauled, and (3) the soaking time of sets. These findings provide interesting insights to the understanding of factors that may influence and mitigate sperm whale depredation on the studied fisheries, as well as for other longline fisheries facing similar sperm whale interactions.

4.1. Sperm whale depredation levels

The proportions of longline sets hauled in presence of depredating sperm whales in Crozet (61%) and Kerguelen (41%) are among the highest ever recorded in the Southern Ocean region and in other demersal longline fisheries experiencing depredation. For example, sperm whales have been reported depredating on 18–25% of Patagonian toothfish longline sets in South Georgia (Moir Clark and Agnew, 2010; Purves et al., 2004; Söfker et al., 2015) and 35% of the sets in the Falklands (Goetz et al., 2011; Yates and Brickle, 2007). In Alaska, 10–35% of all longline sets were depredated by sperm whales on the sablefish fisheries (Hill et al., 1999; O'Connell et al., 2015; Peterson and Carothers, 2013; Straley et al., 2006, 2015; Thode et al., 2015).

The proportions of sets depredated by sperm whale reported here, which were calculated over the 2008–2015 period, are consistent with estimates from other studies including years preceding the study period considered in this work (Gasco et al., 2015; Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010). In addition, no annual trend in the proportion of depredated sets was detected in this study. Together, these results suggest that the proportion of fishing gear depredated by sperm whales in Crozet and Kerguelen remains relatively constant over a period of nearly 13 years.

While sperm whales may naturally forage on other prey items such as large cephalopods that are not caught on longlines (Clarke and MacLeod, 1974; Kawakami, 1980), Patagonian toothfish has been observed as being part of their natural diet (Abe and Iwami, 1989; Duhamel et al., 2005; Gon and Heemstra, 1990; Yukhov, 1972, 1982). During depredation events, sperm whales primarily removed Patagonian toothfish from longlines despite the presence of other species caught as by-catch. Greater numbers of toothfish on longline sets and its larger size compared to bycatch species may respectively increase the probability of sperm whales to encounter toothfish and facilitate its detection during depredation events, which may therefore contribute to this selectivity. However, the latter is more likely to be explained by the optimal energetic intake sperm whales may gain when feeding on this fish species, which energetic richness is higher than that of other fish species caught on longlines (Capdeville, 1997; Collins et al., 2010; Duhamel, 2003; Ferti, 2008; Péron et al., 2016). As selective depredation towards Patagonian toothfish was also reported for killer whales in Crozet (Tixier et al., 2016), interspecific competition for the same resource can also likely occur when two odontocete species simultaneously depredate on the same longline sets.

Decreases in Patagonian toothfish CPUE caused by sperm whale depredation were detected both in Crozet and Kerguelen (i.e., 24.72 g.hook^{-1} and 17.65 g.hook^{-1} per sperm whale individual, respectively). If multiplied by the number of hooks hauled and the number of individuals for each of the longline sets hauled in presence of sperm whales as the only depredating species, such declines in toothfish CPUE resulted in estimated total losses of 702 tons in Crozet and 2649 tons in Kerguelen for the period of 2008–2015. However, the extent of this CPUE decrease is likely to be underestimated. First, as the distribution of sperm whales is often correlated with highly productive fishing grounds (Gasco et al., 2015; Goetz et al., 2011; Hucke-Gaete et al., 2004; Purves et al., 2004; Tixier, 2012), simple comparisons between the CPUE of all sets hauled in the absence and in the presence of depredating sperm whales are likely to be biased upward. Second,

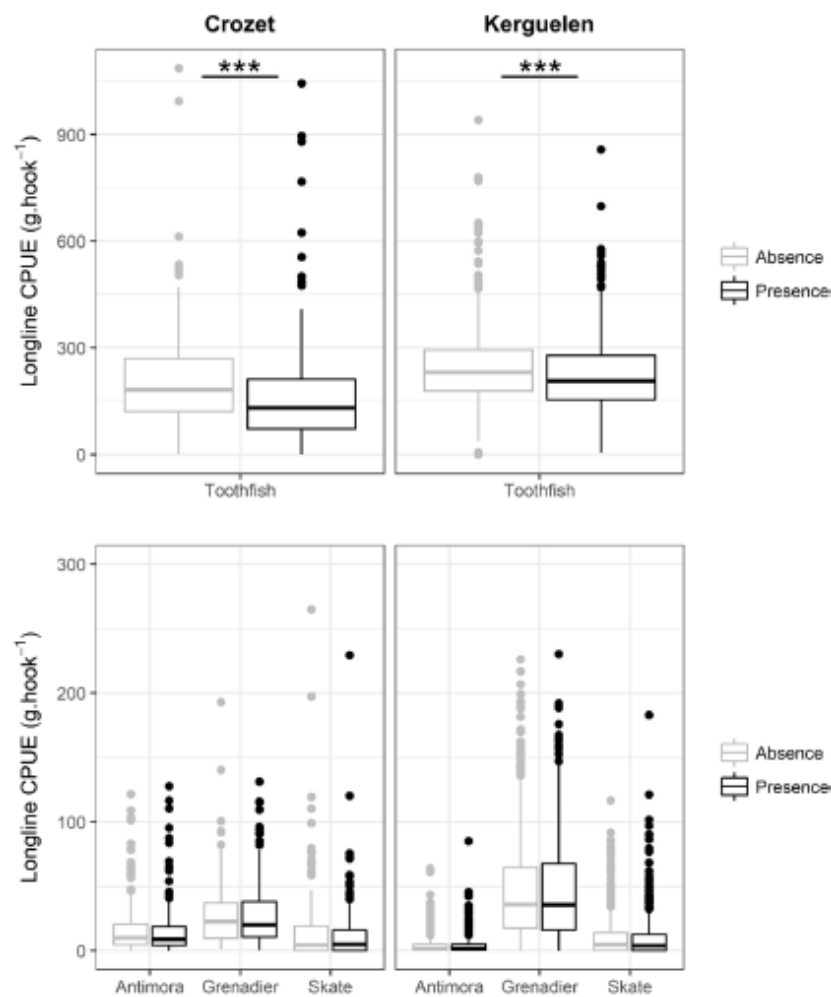


Fig. 4. Boxplots of observed CPUE values per longline set for Patagonian toothfish (top) and for the bycatch species groups (Antimora, Grenadier and Skate, bottom) when sets were hauled without depredation (absence of any odontocete species confirmed – light grey) and with confirmed depredation by sperm whales as the only depredating species (black) in Crozet (left) and in Kerguelen (right). Points are the outliers of the boxplots. *** indicate a significant difference ($P < 0.001$) in CPUE values between sets hauled in absence and in presence of sperm whales (Student t -test comparisons).

Table 3

Numerical outputs from Model 3 testing the effects of the number of sperm whales simultaneously depredating the same set ($Nb.ind$), the length of longline sets ($Length$), the soaking time ($SoakingTime$), the speed ($HaulingSpeed$) and the depth ($Depth$) at which sets were hauled as continuous standardized predictors on the Patagonian toothfish CPUE. The fishing trip ($Trip$) was entered in Model 3 as a random term.

	CROZET (N = 2695 sets)				KERGUELEN (N = 15080 sets)				
	Estimate	SE	t	P	Estimate	SE	t	P	
Intercept	5.20	0.05	97.39	< 0.001	5.49	0.02	305.25	< 0.001	
Nb.ind	-0.15	0.02	-8.56	< 0.001	-0.07	0.005	-14.09	< 0.001	
Length	-0.14	0.02	-6.30	< 0.001	-0.08	0.005	-16.63	< 0.001	
Depth	-0.06	0.02	-2.78	0.005	-	-	-	NS	
SoakingTime	0.02	0.02	0.91	0.36	0.05	0.005	9.83	< 0.001	
HaulingSpeed	-0.09	0.02	-3.74	< 0.001	-0.10	0.006	-16.16	< 0.001	
Length:Nb.ind	-	-	-	NS	-	-	-	NS	
Depth:Nb.ind	-	-	-	NS	-	-	-	NS	
SoakingTime:Nb.ind	-0.03	0.02	-1.97	0.05	-	-	-	NS	
HaulingSpeed:Nb.ind	-	-	-	NS	0.02	0.004	3.54	< 0.001	
Random intercept: 0.15					Random intercept: 0.02				
Residual variance: 0.56					Residual variance: 0.25				

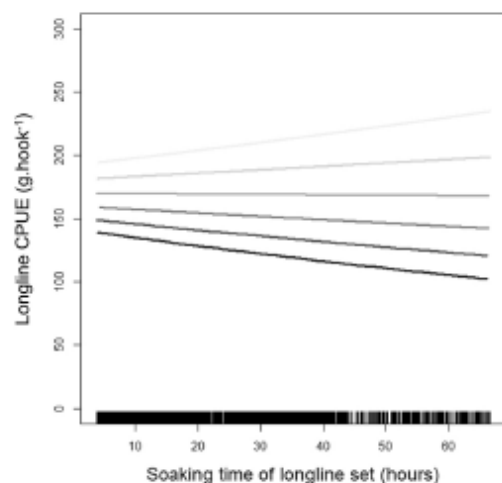


Fig. 5. Predicted estimates from *Model 3* outputs of the interaction effect between the soaking time of longline sets and the number of sperm whales depredated the same set on the Patagonian toothfish CPUE in Crozet. Each curve corresponds to a given number of sperm whales depredated the same set, ranging from 0 (light grey) to 5 (dark grey).

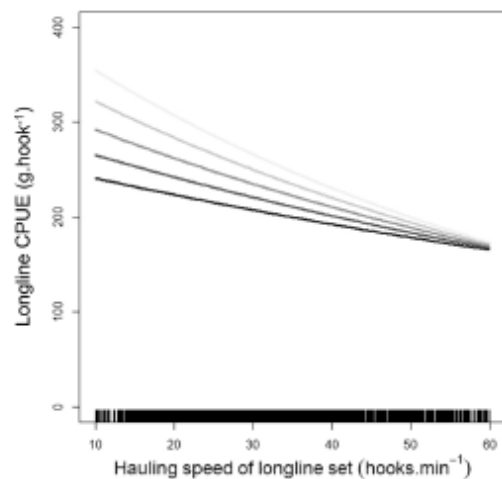


Fig. 6. Predicted estimates from *Model 3* outputs of the interaction effect between the hauling speed of longline sets and the number of sperm whales depredated the same set on the Patagonian toothfish CPUE in Kerguelen. Each curve corresponds to a given number of sperm whales depredated the same set, ranging from 0 (light grey) to 4 (dark grey).

visual monitoring may lead to some depredation events being missed and unrecorded. The diving behaviour and capabilities of sperm whales (Jaquet, 1996; Watkins et al., 1985) which allow them to interact with longline sets at greater depths, may result in individuals remaining at great distances from the vessels and for longer period of time under-water.

4.2. Spatio-temporal variations in the proportion of sets depredated

For both Crozet and Kerguelen, the models developed on the proportion of depredated sets indicated that sperm whales were significantly less likely to depredate on fishing gear in winter months. This

result was also reported in previous studies (Labadie et al., 2018; Tixier, 2012), and was attributed to the male sperm whale migration patterns of moving between feeding grounds in cold waters and reproduction grounds in tropical and sub-tropical waters (Jaquet et al., 2000; Madsen et al., 2002; Mellinger et al., 2004; Teloni et al., 2008).

The amplitude in the likelihood of sperm whale-fishery interaction between winter and summer months was lower in Crozet than in Kerguelen. However, variations in the mean number of sperm whales simultaneously depredated the same set were greater in Crozet than in Kerguelen, with increased numbers in summer months in Crozet. These differences may be explained by the size of the fishing area being smaller and the density of depredated sperm whales being greater in Crozet than in Kerguelen. The size of the Crozet fishing area is 20,512 km², a third of the Kerguelen fishing area (63,200 km²). From Labadie et al. (2018), the annual number of depredated sperm whales was estimated to be 82 in Crozet and 106 in Kerguelen, which, if divided by the size of the fishing areas, resulted in 0.0040 sperm whale per km⁻² in Crozet, and 0.0017 sperm whale per km⁻² in Kerguelen. As a result, the likelihood of vessels to be detected and depredated may remain higher in Crozet than in Kerguelen.

Restricting the fishing activity to winter months is likely to minimize the rate of interaction of sperm whales with vessels, and therefore the amount of depredated toothfish. A possible evidence of such application is the extremely low proportion of sets depredated by sperm whales in the Australian Patagonian toothfish longline fishery operating around Heard and MacDonal Island (HIMI), at the Southern border of the Kerguelen EEZ. Unlike the Kerguelen longlining, which operates all year round, HIMI demersal longlining has been restricted to the April–November period. In the latter, the rate of depredation by sperm whales has remained lower than 5% ever since (CCAMLR, 2015c). However, this low depredation rate may also be explained by sperm whale densities being naturally low at the latitudes of HIMI fishing grounds and/or by the fact that trawling has been the primary fishing technique used in this area until longlining emerged in recent years.

Different sizes in fishing areas may also explain the fact that the depth at which longlines were set influenced the proportion of sets depredated in Kerguelen but not in Crozet. Paired with higher densities of depredated individuals and steeper bathymetric slopes, vessels are more likely to be detected and reached more quickly by sperm whales in the small fishing areas of Crozet than in Kerguelen. As such, the spatial variations in the proportion of sets depredated may better reflect the natural distribution of sperm whales in Kerguelen. Increased probability of depredation on sets hauled at greater depths may indicate that sperm whales are naturally distributed at the outer edge of the Kerguelen oceanic shelf, which corresponds to the type of feeding ground preferentially used by other males in other high latitude areas (Whitehead, 2003).

4.3. Operational means to mitigate sperm whale depredation

When leaving a given fishing ground where sperm whale depredation occurred, vessels were significantly less likely to have their next longline sets depredated if they travelled over large distances, on average greater than 60 km (*i.e.*, 32 nautical miles) because sperm whales may lose acoustical detection of vessels (G. Richard, pers. comm.). While further analysis would be required at the individual level using photo-identification, this result indicates that sperm whales do not follow fishing vessels over large distances and could be used as a mitigation measure to reduce depredation. From previous studies, implementing a “move-on” technique may be an effective strategy to avoid odontocete depredation (Peterson and Carothers, 2013; Tixier et al., 2015c). However, as indicated by a lower distance effect on sperm whale depredation in Crozet than in Kerguelen, this strategy may be highly dependent upon the size of the fishing areas and the densities of sperm whales as we explained in the previous section.

In Crozet, the hauling speed had no effect on sperm whale

depredation but increased soaking time of longline sets at the bottom combined with increased number of depredating sperm whales present around the vessel resulted in lower toothfish CPUE. Together, these results suggest that sperm whales may also depredate toothfish caught on longline sets before hauling. While this assumption remains poorly investigated, preliminary acceleration/acoustic data indicated that sperm whales were already present in the vicinity of the fishing gear prior to hauling and may interact with longlines at the bottom (A. Janc and G. Richard, pers. comm.). Sperm whales are deep diving animals and their diving range does overlap with the depths at which longlines are set (Fiscus, 1982; Jaquet et al., 2000; Jaquet and Gendron, 2002). As depredation can also occur when sets are soaked, depredation events can be missed, and therefore underestimated, if this process is only monitored visually from vessels during hauling operations.

In Kerguelen, the soaking time of sets had no effect on sperm whale depredation but the increased hauling speed was found to decrease sperm whale depredation. The extent of this correlation increased with increasing number of sperm whales simultaneously depredating on longline sets during hauling. Leaving toothfish caught on hooks in the water column for a shorter amount of time may prevent the whales from removing large proportions of toothfish. As a large body size reduces its maneuverability (Dial et al., 2008), a faster moving line may also make depredation more difficult for sperm whales. This assumption is supported by a lower hauling speed threshold above which CPUE remained unchanged for sperm whales (60 hooks.min⁻¹ – this study) than for killer whales (80 hooks.min⁻¹ – Tixier et al., 2015c).

Hauling speed and soaking time had different effects on sperm whale depredation depending on whether vessels operated in Crozet or Kerguelen. The influence of the soaking time detected in Crozet only suggests that sperm whales are more likely to depredate during soaking in this area than in Kerguelen. This difference can be interpreted by higher densities of sperm whales paired with high depredation by killer whales in Crozet (Gasco et al., 2015; Guinet et al., 2015; Tixier, 2012; Tixier et al., 2010, 2016), which are likely to increase both inter- and intra-specific competition for toothfish caught on longlines. Depredation on sets on the seafloor, which may be more energetically costly than depredation at shallow depths during hauling, may be a response of sperm whales to competition when the number of depredating odontocetes increases around vessels.

4.4. Conclusions

Together, the findings of this study could be used to develop operational fishing strategies that minimize odontocete depredation on longline fisheries of the Southern Ocean region. Targeting fishing periods of low depredating sperm whales presence, paired with other factors such as an increase in distance travelled between fishing grounds, an optimal depth at which longlines are set, a shorter soaking time at the bottom and a faster speed at which hooks are hauled may work as easy-to-implement mitigation measures to avoid or mitigate response to depredation. However, as these strategies may induce additional constraints for fishers (Maccarrone et al., 2014; Peterson et al., 2014), full bio-socio-economic assessments of the costs and benefits of changing fishing practices would be needed. For instance, the “move-on” technique may involve increased non-fishing time and motor-fuel consumption that can render this fishing strategy less advantageous to fishers or sustainable to the fishery itself. To increase profitability, these additional costs should not exceed the benefits gained by minimizing depredation (Trijoulet, 2016; Trijoulet et al., 2018). Further assessments are also needed to ensure that these operational adaptive measures are in agreement with fisheries regulations and resource management strategies, which is currently one of the key challenges for various stakeholders (Doyen et al., 2017, 2012; Gourguet et al., 2013; Nielsen et al., 2018). This study has also emphasized the various gaps of knowledge on odontocete depredation. For instance, sperm whales interaction with the fishing gear, and more importantly, the possible

occurrence of depredation when lines are still fishing before hauling. These may have direct implications on various aspects of the issue, including toothfish stock management, whale population conservation, and the ecosystem stability. Such information can also provide knowledge on other possible technical means and opportunities that can reduce depredation, such as the use of toothfish protecting devices which are currently receiving a growing attention and may be further developed in the future.

Author contributions

Study conception and design: AJ, CG, PT.
Acquisition of data: AJ, CG, PT.
Analysis and interpretation of data: AJ, GR, PT.
Drafting of manuscript: AJ, GR, CG, JA, MCV, GD, NG, PT.
Critical revision: AJ, GR, PT.

Funding

The first author was financially supported by a departmental funding allocated directly by the Ministère de l'Éducation Nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (M.E.N.E.S.R) via the campaign doctoral contracts handicap 2015 (Contract n° 2015-5286).

Conflicts of interest

None.

Acknowledgements

This work could not have been possible without the intensive and rigorous contribution of all the fishery observers and fieldworkers from the French fishing vessels collecting the data. We thank the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) and the Réserve Naturelle Nationale des TAAF for supporting the work of the fishery observers. We are also very grateful to the Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris for undertaking the scientific monitoring and fieldwork. Special thanks to P. Pruvost, A. Martin and C. Chazeau for providing some of the data from the “PECHEKER” database supported by the Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation (Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture). The long-term monitoring of killer whales and sperm whales was supported by program 1 09, headed by H. Weimerskirch of the French Polar Institute. This work is a part of the OrcaDepred project led by C. Guinet and financed by the Agence Nationale de la Recherche (ANR), the French Ministry of Environment, the Fondation d'Entreprises des Mers Australes and the Syndicat des Amateurs Réunionnais des Palangriers Congélateurs (SARPC). Special thanks are due to B. Le Gallic and S. Gourguet for their insights on the manuscript. We are thankful to the reviewers for their relevant comments to improve the paper.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.04.019>.

References

- Abe, T., Iwami, T., 1989. Notes on fishes from the stomachs of whales taken in the Antarctic. II. On *Dissostichus* and *Ceratias*, with an appendix (Japanese names of important Antarctic fishes). Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 2, 78–82. http://ci.nii.ac.jp/eks/contents/nii_201710220233_20.pdf?id=ART0000356115.
- Anand, S., Radhakrishna, S., 2017. Investigating trends in human-wildlife conflict: is conflict escalation real or imagined? J. Asia-Pac. Biodivers. 10, 154–161. <http://dx.doi.org/10.1016/j.japb.2017.02.003>.
- Aoki, K., Amano, M., Sugiyama, N., Muramoto, H., Sumiki, M., Yoshioka, M., Mori, K., Tokuda, D., Miyazaki, N., 2007. Measurement of swimming speed in sperm whales. IEEE 467–471. <http://dx.doi.org/10.1109/UT.2007.370754>.

- Arango, R., 2012. Minimizing whale depredation on longline fishing Australian toothfish fisheries. Report Nuffield Australia Project. 43 pp. http://www.nuffieldinternational.org/rep/pdf/13539659478bys_Arango_final_report.pdf.
- Ashford, J.R., Rubilar, P.S., Martin, A.R., 1996. Interactions between cetaceans and longline fishery operations around South Georgia. *Mar. Mamm. Sci.* 12 (3), 452–457. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.1996.tb00598.x/abstract>.
- Augé, A.A., Moore, A.R., Chilvers, B.L., 2012. Predicting interactions between colonizing marine mammals and fisheries: defining precautionary management. *Fish. Manage. Ecol.* 19, 426–433. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2400.2012.00861.x>.
- Baird, R.W., Stacey, P.J., Duffus, D.A., Langeller, K.M., 2002. An evaluation of gray whale (*Eschrichtius robustus*) mortality incidental to fishing operations in British Columbia, Canada. *J. Cetacean Res. Manage.* 4 (3), 289–296. <http://dx.doi.org/10.1007/s10222-002-0002-9>.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67 (1), 1–48. <http://dx.doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Bearzi, G., 2002. Interactions between cetacean and fisheries in the Mediterranean Sea. In: Notarbartolo di Sciara, G. (Ed.), *Cetaceans of the Mediterranean and Black Seas: State of Knowledge and Conservation Strategies. A Report to the ACCOBAMS Secretariat*, Monaco, February 2002, Section 9, 20 pp. <http://www.dolphinbiology.org/download/literature/Bearzi2002.pdf>.
- Best, P.B., 1979. Social organization in sperm whales, *Physeter macrocephalus*. *Behavior of Marine Animals*. Springer, pp. 227–289.
- Boyd, L.L., 2002. Integrated environment-prey-predator interactions off South Georgia: implications for management of fisheries. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 12 (1), 119–126. <http://dx.doi.org/10.1002/aqc.481>.
- Brock, V.E., 1962. On the nature of the selective fishing action of longline gear. *Pac. Sci.* 16 (1), 3–14. <http://xholar.space.manoa.hawaii.edu/bitstream/10125/5972/1/vol16n1-3-14.pdf>.
- CCAMLR, 2015a. Fishery report 2015: *Dasorichthys eleginoides* Crozet Island French EEZ (Subarea 58.6). http://www.ccamlr.org/en/system/files/06%20TOP586%202015_0.p_d.
- CCAMLR, 2015b. Fishery report 2013: *Dasorichthys eleginoides* Kerguelen Islands French EEZ (Division 58.5.1). <http://www.ccamlr.org/fr/system/files/05%20TOP5851.pdf>.
- CCAMLR, 2015c. Spatial and temporal patterns of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on Australian longline vessels in the Patagonian toothfish (*Dasorichthys eleginoides*) fishery at Heard Island and McDonald Islands (CCAMLR Division 58.5.2). http://www.ccamlr.org/en/system/files/science_journal_papers/12capdeville.pdf.
- Capdeville, D., 1997. Interaction of marine mammals with the longline fishery around the Kerguelen Islands (Division 58.5.1) during the 1995/96 cruise. *CCAMLR Sci.* 4, 171–174. http://www.ccamlr.org/en/system/files/science_journal_papers/12capdeville.pdf.
- Cherel, Y., Welmerskirch, H., Duhamel, G., 1996. Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. *Biol. Conserv.* 75, 63–70. http://s3.amazonaws.com/academichina.com/academic/45406025/interactions_between_longline_vessels_and_20160506-26748-d0gc79.pdf?AWSAccessKeyId=AKIAJWOWYYGZ2Y53UL3AB&Expires=15086871508&Signature=enIE1MkM5pC6onTxbKhAM4f1h%3D&response-content-disposition=inline%3B%20filename%3Dinteractions_between_longline_vessels_an.pdf.
- Clarke, M.R., MacLeod, N., 1974. Cephalopod remains from a sperm whale caught off Vigo, Spain. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 54, 959–968.
- Collins, M.A., Brickle, P., Brown, J., Belcher, M., 2010. The Patagonian toothfish: biology, ecology and fishery. *Adv. Mar. Biol.* 58, 227–300.
- Dial, K.P., Greene, E., Irschick, D.J., 2008. Allometry of behavior. *Trends Ecol. Evol.* 23 (7), 394–401. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.005>.
- Donogue, M., Reeves, R.R., Stone, G.S., 2002. Report of the workshop on interactions between cetaceans and longline fisheries. <http://www.nmfs.noaa.gov/pr/pdfs/interactions/samoa2002.pdf>.
- Doyen, L., Thébaud, O., Béné, C., Martin, V., Gouguet, S., Bertignac, M., Fias, S., Blanchard, F., 2012. A stochastic viability approach to ecosystem-based fisheries management. *Ecol. Econ.* 75, 32–42. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolecon.2012.01.005>.
- Doyen, L., Béné, C., Bertignac, M., Blanchard, F., Gisé, A.A., Dichmont, G., Gouguet, S., Guyader, O., Hardy, P.-Y., Jennings, S., 2017. Ecoviability for ecosystem-based fisheries management. *Fish. Fish.* 18 (6), 1056–1072. http://faer.fr/pub/Conf2015/Doyen_FAERE2015_ecoviability.pdf.
- Duhamel, G., 2003. La légine, pêche conflictuelle. Pêche légale et braconnage organisé. *Gas du secteur indien de l'océan Austral*. http://www.researchgate.net/publication/292993830_La_légine_pêche_conflictuelle_Pêche_légale_et_braconnage_organisé_Gas_du_secteur_indien_de_l'océan_Austral.
- Duhamel, G., Gasco, N., Davoine, P., 2005. Poissons des Îles Kerguelen et Crozet (guide régional de l'océan Austral), Patrimoines naturels.
- Dyb, J.E., 2006a. Experiences of the Norwegian longline fleet with pingers and scammers. Symposium on Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales: Behavioural Insights, Behavioural Solutions. <http://www.vnaqua.org/depredation/Documents/Jan-ErikExtendedAbstractpingerandscammers.kh.pdf>.
- Dyb, J.E., 2006b. Fisheries depredation experience of the Norwegian longline fleet. Symposium on Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales: Behavioural Insights, Behavioural Solutions. <http://www.vnaqua.org/depredation/Documents/Jan-ErikExtendedAbstractNorwegianlonglinefleet.kh.pdf>.
- Fertl, D., 2008. Fisheries, interference with. *ResearchGate* 439–443. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00104-8>.
- Fiscus, C.H., 1982. Predation by marine mammals on squids of the Eastern North Pacific Ocean and the Bering Sea. *Mar. Fish. Rev.* 44 (2), 1–10. <http://oceanrep.geomar.de/34031/1/761.pdf>.
- Forney, K.A., Kobayashi, D.R., Johnston, D.W., Marchetti, J.A., Marsik, M.G., 2011. What's the catch? Patterns of cetacean bycatch and depredation in Hawaii-based pelagic longline fisheries. *Mar. Ecol.* 32, 380–391.
- Gales, N., 2003. *Marine Mammals: Fisheries, Tourism and Management Issues*. CSIRO, Collingwood, VIC.
- Gasco, N., Tixier, P., Guinet, C., Duhamel, G., 2014. Déprédation de la légine (*Dasorichthys eleginoides*) par les orques (*Orcinus orca*), les cachalots (*Physeter macrocephalus*) et les otaries (*Arctophoca* spp.) à Kerguelen et Crozet (Océan indien sud). Conséquences sur la gestion de la pêche et évaluation de solutions. Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études. 92 pp.
- Gasco, N., Tixier, P., Duhamel, G., Guinet, C., 2015. Comparison of two methods to assess fish losses due to depredation by killer whales and sperm whales on demersal longlines. *CCAMLR Sci.* 22, 1–14. https://www.researchgate.net/profile/Guy-Duhamel/publication/283436631_Comparison_of_two_methods_to_assess_fish_losses_due_to_depredation_by_killer_whales_and_sperm_whales_on_demersal_longline/finks/56e669b908ae98445c2211ea.pdf.
- Gilman, E., Brothers, N., McPherson, G., Dalzell, P., 2007. A review of cetacean interactions with longline gear. *J. Cetacean Res. Manage.* 8 (2), 215–223. https://www.researchgate.net/profile/Eric-Gilman2/publication/233961862_Review_of_cetacean_interactions_with_longline_gear/finks/0912f50d67d6e476b7000000.pdf.
- Goetz, S., Laporta, M., Martín Portela, J., Santos, M.R., Pierce, G.J., 2011. Experimental fishing with an umbrella-and-stones system to induce interactions of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and seabirds with bottom-set longlines for Patagonian toothfish (*Dasorichthys eleginoides*) in the Southwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 68 (1), 228–238. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsq161>.
- Gon, O., Hemstra, P.C., 1990. *Fishes of the Southern Ocean*. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown 462 pp.
- Gouguet, S., Macher, C., Doyen, L., Thébaud, O., Bertignac, M., Guyader, O., 2013. Managing mixed fisheries for bio-economic viability. *Fish. Res.* 140, 46–62. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2012.12.005>.
- Guénette, S., Heymans, S.J., Christensen, V., Trites, A.W., 2006. Ecosystem models show combined effects of fishing, predation, competition, and ocean productivity on Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63 (11), 2495–2517. <http://dx.doi.org/10.1139/cjfs-06-136>.
- Guinet, C., Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., 2015. Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. *ICES J. Mar. Sci.* 72 (5), 1587–1597. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsu221>.
- Hamer, D.L., Childerhouse, S.J., Gales, N.J., 2012. Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: a review of available literature and of potential solutions. *Mar. Mamm. Sci.* 28 (4), E345–E374. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.2011.00544.x>.
- Hill, P.S., Laake, J.L., Mitchell, E.D., 1999. Results of a Pilot Program to Document Interactions Between Sperm Whales and Longline Vessels in Alaskan Waters. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Alaska Fisheries Science Center.
- Hucke-Gaete, R., Moreno, C.A., Arata, J., Or, R.W., 2004. Operational interactions of sperm whales and killer whales with the Patagonian toothfish industrial fishery off southern Chile. *CCAMLR Sci.* 11, 127–140. http://203.13.22.3/ru/system/files/science_journal_papers/08huckegaete-et-al.pdf.
- Jaquet, N., Gendron, D., 2002. Distribution and relative abundance of sperm whales in relation to key environmental features, squid landings and the distribution of other cetacean species in the Gulf of California, Mexico. *Mar. Biol.* 141, 591–601. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-002-0839-0>.
- Jaquet, N., 1996. How spatial and temporal scales influence understanding of sperm whale distribution: a review. *Mamm. Rev.* 26 (1), 51–65.
- Jaquet, N., Dawson, S., Slooten, E., 2000. Seasonal distribution and diving behaviour of male sperm whales off Kalkoura: foraging implications. *Can. J. Zool.* 78, 407–419. <http://dx.doi.org/10.1139/z99-208>.
- Kaschner, K., Pauly, D., 2004. Competition between marine mammals and fisheries food for thought. In: Salem, D.J., Rowan, A.N. (Eds.), *The State of Animals III*. Humane society, Washington, DC p. 95–117.
- Kawakami, T., 1980. A review of sperm whale food. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 32, 199–218. <http://www.krwhale.org/pdf/SC032199-218.pdf>.
- Kock, K.-H., Purves, M.G., Duhamel, G., 2006. Interactions between cetaceans and fisheries in the Southern Ocean. *Polar Biol.* 29, 379–388. <http://dx.doi.org/10.1007/s00300-005-0067-4>.
- Løkkeberg, S., Bjørndal, Åsmund, 1992. Species and size selectivity in longline fishing: a review. *Fish. Res.* 13 (3), 311–322. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0165783692900847>.
- Labadie, G., Tixier, P., Barbraud, C., Fay, R., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2018. First demographic insights on historically harvested and poorly known male sperm whale populations off the Crozet and Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Mar. Mamm. Sci.* <http://dx.doi.org/10.1111/mms.12469>.
- Maccarone, V., Buffa, G., Di Stefano, V., Filicetto, F., Mazzola, S., Basciano, G., 2014. Economic assessment of dolphin depredation damages and pinger use in artisanal fisheries in the Archipelago of Egadi Islands (Sicily). *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.* 14 (1), 173–181. http://www.tjfas.org/pdf/issue_14_01/0119.pdf.
- Madsen, P., Wahlberg, M., Møhl, R., 2002. Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in a high-latitude habitat: implications for echolocation and communication. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 53 (1), 31–41. <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-002-0548-1>.
- Martin, A., Pruvost, P., 2007. *Pêcheur, Relationnel Database for Analysis and Management of Fisheries and Related Biological Data from the French Southern Ocean Fisheries Monitoring Scientific Programs*. Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Møllinger, D.K., Stafford, K.M., Fox, C.G., 2004. Seasonal occurrence of sperm whale

- (*Physeter macrocephalus*) sounds in the Gulf of Alaska 1999–2001. *Mar. Mamm. Sci.* 20 (1), 48–62. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01140.x>.
- Mesnick, S., Warner, N., Straley, J., O'Connell, V., Purves, M., Guinet, C., Dyb, J.-E., Lusford, C., Roche, C., Gasco, N., 2006. Global sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation of demersal longlines. *Symposium on Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales: Behavioural Insights, Behavioural Solutions*. <http://www.vanaqua.org/depredation/Documents/MesnicketalFinalExtendedAbstract.kh.pdf>.
- Moir Clark, J., Agnew, D.J., 2010. Estimating the impact of depredation by killer whales and sperm whales on longline fishing for toothfish (*Dissostichus eleginoides*) around South Georgia. *CCAMLR Sci.* 17, 163–178. https://www.camlr.org/system/files/science/journal_papers/09moir-clark-and-agnew.pdf.
- Mooney, T.A., Paeini, A.F., Nachtigall, P.E., 2009. False killer whale (*Pseudorca crassidens*) echolocation and acoustic disruption: implications for longline bycatch and depredation. *Can. J. Zool.* 87 (8), 726–733. <https://doi.org/10.1139/CJZ-2009-011>.
- Moreno, C.A., Castro, R., Mijica, L.J., Reyes, P., 2008. Significant conservation benefits obtained from the use of a new fishing gear in the Chilean Patagonian toothfish fishery. *CCAMLR Sci.* 15 (1), 79–91. <http://archive.camlr.org/camlr/science/Vol-15-2008/04moreno-et-al.pdf>.
- Morissette, L., Christensen, V., Pauly, D., 2012. Marine mammal impacts in exploited ecosystems: would large scale culling benefit fisheries? *PLoS One* 7 (9). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0049366>.
- Muñoz-Luchaga, R., Rosa, D., Coelho, R., 2016. Depredation in the Portuguese pelagic longline fleet in the Indian Ocean. *IOTC* 12 (35).
- Nielsen, J.R., Thunberg, E., Holland, D.S., Schmidt, J.O., Fulton, E.A., Baustad, F., Punt, A.E., Allen, I., Barthelemy, H., Bertignac, M., Berhik, E., Bossier, S., Buckworth, R., Carpenter, G., Christensen, A., Christensen, V., Da-Rocha, J.M., Deng, R., Dichmont, C., Doering, R., Esteban, A., Fernandes, J.A., Frost, H., Garcia, D., Gasche, L., Gasco, N., Gougaud, S., Ginesevold, R.A., Guillin, J., Guyader, O., Hamon, K.G., Hoff, A., Horbowy, J., Hutson, T., Ishiyama, S., Little, L.R., Leonard, J., Macher, C., Mackinson, S., Mahevas, S., Marchal, P., Mato-Amboage, R., Mapstone, B., Maynou, F., Merleau, M., Palacz, A., Pascoe, S., Paulrud, A., Plaganyi, E., Prelesco, R., van Putten, E.L., Quass, M., Ravn-Jonsen, L., Sanchez, S., Simons, S., Thébaud, O., Tomczak, M.T., Ulrich, C., van Dijk, D., Vermeir, Y., Voss, R., Waldq, S., 2018. Integrated ecological-economic fisheries models—evaluation, review and challenges for implementation. *Fish. Fish.* 19 (1), 1–29. <http://dx.doi.org/10.1111/ff.12332>.
- Nolan, C.P., Liddle, G.M., Elliot, J., 2000. Interactions between killer whales (*Orcinus orca*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*) with a longline fishing vessel. *Mar. Mamm. Sci.* 16 (3), 658–664. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.2000.tb00961.x>.
- Northridge, S.P., 1991. An Updated World Review of Interactions Between Marine Mammals and Fisheries. *Food & Agriculture Org.*
- O'Connell, V., Straley, J., Liddle, J., Wild, L., Behnken, L., Falvey, D., Thode, A., 2015. Testing a passive deterrent on longlines to reduce sperm whale depredation in the Gulf of Alaska. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 72 (5), 1667–1672. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsv014>.
- Oro, D., Gam, E., Pradé, R., Martínez-Abrán, A., 2004. Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271 (1537), 387–396. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1691609/pdf/15101698.pdf>.
- Passadore, C., Domingo, A., Secchi, E.R., 2015. Depredation by killer whale (*Orcinus orca*) and false killer whale (*Pseudorca crassidens*) on the catch of the Uruguayan pelagic longline fishery in Southwestern Atlantic Ocean. *ICES J. Mar. Sci. J.* <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsu251>.
- Péron, C., Weltsford, D.C., Ziegler, P., Lamb, T.D., Gasco, N., Chazam, C., Sinégre, R., Duhamel, G., 2016. Modelling spatial distribution of Patagonian toothfish through life-stages and sex and its implications for the fishery on the Kerguelen Plateau. *Oceanogr.* 141, 81–95. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocman.2015.12.003>.
- Peterson, M.J., Garrothers, C., 2013. Whale interactions with Alaskan sablefish and Pacific halibut fisheries: surveying fishermen perception, changing fishing practices and mitigation. *Mar. Policy* 42, 315–324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpol.2013.04.001>.
- Peterson, M.J., Mueter, F., Criddle, K., Haynie, A.C., 2014. Killer whale depredation and associated costs to Alaskan Sablefish, Pacific Halibut and Greenland Turbot longliners. *PLoS One* 9 (2). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0088906>.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2016. *nlme: User and nonlinear mixed effects models*, R package version 3.1–125.
- Plagányi, É., Bumerworth, D.S., 2002. Competition with fisheries. *Anim. Behav.* 63, 301–310. <http://etd.uscd.edu/sio133/PDF/Competition%20w%20Fisheries%202009%20Envy%20MMA.pdf>.
- Powell, J.R., Wells, R.S., 2011. Recreational fishing depredation and associated behaviors involving common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. *Mar. Mamm. Sci.* 27 (1), 111–129. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.2010.00401.x>.
- Purves, M.G., Agnew, D.J., Balguerias, E., Moreno, C.A., Watkins, B., 2004. Killer whale (*Orcinus orca*) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) interactions with longline vessels in the Patagonian toothfish fishery at South Georgia, South Atlantic. *CCAMLR Sci.* 11, 111–126. http://203.13.22.3/m/system/files/science/journal_papers/07purves-et-al.pdf.
- R Core Team, 2015. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rabearison, N., Bach, P., Tixier, P., Guinet, C., 2012. Pelagic longline fishing trials to shape a mitigation device of the depredation by toothed whales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 432–433, 55–63. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2012.07.004>.
- Read, A.J., 2005. In: Reynolds III John E., Perrin, William F., Reeves, Randall R., Montgomery, Suzanne, Ragen, Timothy J. (Eds.), *Marine Mammal Research: Conservation beyond crisis*, pp. 5–18 Chapter 2.
- Read, A.J., 2008. The looming crisis: interactions between marine mammals and fisheries. *J. Mamm.* 89 (3), 541–548. <http://dx.doi.org/10.1644/07-MAMM-S-315R1.1>.
- Roche, C., Guinet, C., Gasco, N., Duhamel, G., 2007. Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones: an assessment of depredation levels. *CCAMLR Sci.* 14, 67–82. <http://archive.camlr.org/camlr/science/Vol-14-2007/04roche-et-al.pdf>.
- Soffier, M., Trathan, P., Clark, J., Collins, M.A., Behnken, M., Scott, R., 2015. The impact of predation by marine mammals on Patagonian toothfish longline fisheries. *PLoS One* 10 (3). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0118113>.
- Schalner, Z.A., Lusford, C., Straley, J., Eguchi, T., Mesnick, S.L., 2014. Using models of social transmission to examine the spread of longline depredation behavior among sperm whales in the Gulf of Alaska. *PLoS One* 9 (10). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0109079>.
- Sigler, M.F., Lusford, C.R., Straley, J.M., Liddle, J.B., 2008. Sperm whale depredation of sablefish longline gear in the northeast Pacific Ocean. *Mar. Mamm. Sci.* 24 (1), 16–27. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.2007.00149.x>.
- Straley, J., O'Connell, V., Behnken, L., Thode, A., Liddle, J., Mesnick, S., 2006. Sperm whale and longline fisheries interactions in the Eastern Gulf of Alaska. *Symposium on Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales: Behavioural Insights, Behavioural Solutions*. <http://www.vanaqua.org/depredation/Abstracts/Jan%20Straley.pdf>.
- Straley, J., O'Connell, V., Liddle, J., Thode, A., Behnken, L., Falvey, D., Lusford, C., 2015. Southeast Alaska Sperm Whale Avoidance Project (SEASWAP): a successful collaboration among scientists and industry to study depredation in Alaskan waters. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 72 (5), 1598–1609. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsv090>.
- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J., Notarbartolo di Scian, G., Wade, P., Pitman, R.L., 2008. *Physeter macrocephalus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T41755A10554884.en>.
- Téroni, V., Mark, J.P., Patrick, M.J.O., Peter, M.T., 2008. Shallow food for deep divers: dynamic foraging behavior of male sperm whales in a high latitude habitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 354, 119–131. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2007.10.010>.
- Thode, A., Mathis, D., Straley, J., O'Connell, V., Behnken, L., Falvey, D., Wild, L., Calambokidis, J., Schorr, G., Andrews, R., Liddle, J., Lestonko, P., 2015. Cues, canals, and decoys: using passive acoustic monitoring as a tool for studying sperm whale depredation. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 72 (5), 1621–1636. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsv024>.
- Tilley, R., Purves, M.G., 1999. The status of integrated fisheries monitoring in South Africa. <http://www.fao.org/docrep/x3900e/x3900e08.htm>.
- Tixier, P., 2012. *Déprédation par les orques (Orcinus orca) et les cachalots (Physeter macrocephalus) sur les palangriers à la légine australie dans la ZEE de l'archipel de Crozet. Thèse de Doctorat Université d'Aix Marseille III* 367 pp. <http://www.cbec.cnr.fr/theses/PUBLI/Tixier.pdf>.
- Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., Viviant, M., Authier, M., Guinet, C., 2010. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet Islands Exclusive Economic Zone: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. *CCAMLR Sci.* 17, 179–195. http://www.camlr.org/en/system/files/science/journal_papers/10tixier-et-al.pdf.
- Tixier, P., Authier, M., Gasco, N., Guinet, C., 2015a. Influence of artificial food provisioning from fisheries on killer whale reproductive output: artificial food provisioning and killer whale reproduction. *Anim. Conserv.* 18 (2), 207–218. <http://dx.doi.org/10.1111/acv.12161>.
- Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2015b. Habituation to an acoustic harassment device (AHD) by killer whales depredating demersal longlines. *ICES J. Mar. Sci.* 72 (5), 1673–1681. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsu166>.
- Tixier, P., Vaquero Garcia, J., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2015c. Mitigating killer whale depredation on demersal longline fisheries by changing fishing practices. *ICES J. Mar. Sci.* 72 (5), 1610–1620. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsu137>.
- Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2016. Depredation of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) by two sympatrically occurring killer whale (*Orcinus orca*) ecotypes: insights on the behavior of the rarely observed type D killer whales. *Mar. Mamm. Sci.* 32 (3), 983–1003. <http://dx.doi.org/10.1111/mms.12307>.
- Tixier, P., Baudraud, C., Paulo, D., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2017. Demographic consequences of fisheries interaction within a killer whale (*Orcinus orca*) population. *Mar. Biol.* 164 (8). <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-017-3195-9>.
- Treves, A., Wallace, R.R., Naughton-Treves, L., Morales, A., 2006. Co-managing human-wildlife conflicts: a review. *Hum. Dimens. Wildl.* 11, 383–396. <http://dx.doi.org/10.1080/10871200600984265>.
- Trjhoulet, V., 2016. *Bioeconomic modelling of seal impacts on West of Scotland fisheries*. Thesis University of Strathclyde. https://www.researchgate.net/publication/320735149_Bioeconomic_modelling_of_seal_impacts_on_West_of_Scotland_fisheries.
- Trjhoulet, V., Dobby, H., Holmes, S.J., Cook, R.M., 2018. Bioeconomic modelling of grey seal predation impacts on the West of Scotland demersal fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsz235>.
- Trines, A.W., Livingston, P.A., Visconcellos, M.C., Mackinson, S., Springer, A.M., Pauly, D., 1999. Ecosystem considerations and the limitations of ecosystem models in fisheries management: insights from the Bering Sea, Ecosyst. Approaches Fish. Manag. Univ. Alak. Sea Grant AK-SG-99-01 Fairbanks 609–635.
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*, fourth, ed. Springer, New York.
- Visser, I.N., 2000. Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with longline fisheries in New Zealand waters. *Aquat. Mamm.* 26 (3), 241–252. http://www.aquaticmammalsjournal.org/share/AquaticMammalsIssueArchives/2000/AquaticMammals26-03-26-03_Visser.pdf.
- Ward, E.J., Holmes, E.E., Balcomb, K.C., 2009. Quantifying the effects of prey abundance

- on killer whale reproduction. *J. Appl. Ecol.* 46 (3), 632–640. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01647.x>.
- Watkins, W.A., Moore, K.E., Tyack, P., 1985. Sperm whale acoustic behaviors in the Southeast Caribbean. *Cetology* 19, 1–15.
- Weimerskirch, H., Capdeville, D., Duhamel, G., 2000. Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biol.* 23, 236–249. https://www.researchgate.net/profile/Guy_Duhamel/publication/226970724_Factors_affecting_the_number_and_mortality_of_seabirds_attending_trawlers_and_long-liners_in_the_Kerguelen_area/links/0fc4f5084ee8941663000000.pdf.
- Werner, T.B., Northridge, S., Press, K.M., Young, N., 2015. Mitigating bycatch and depredation of marine mammals in longline fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* 72 (5), 1576–1586. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsv092>.
- Whitehead, H., 2003. Sperm Whales: Social Evolution in the Ocean. University of Chicago Press.
- Williams, R., Krkošek, M., Ashe, E., Branch, T.A., Clark, S., Hammond, P.S., Hoyt, E., Noren, D.P., Rosen, D., Winship, A., 2011. Competing conservation objectives for predators and prey: estimating killer whale prey requirements for Chinook salmon. *PLoS One* 6 (11). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0026738>.
- Woodroffe, R., Thirgood, S., Rabinowitz, A., 2005. People and Wildlife, Conflict or Co-existence? Cambridge University Press.
- Yates, O., Brickle, P., 2007. On the relative abundance and distribution of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and killer whales (*Orcinus orca*) in the Falkland Islands. *J. Cetacean Res. Manage.* 9 (1), 65–71. https://www.researchgate.net/profile/Oliver_Yates/publication/270158731_On_the_relative_abundance_and_distribution_of_sperm_whales_Physeter_macrocephalus_and_killer_whales_Orcinus_orca_in_the_Falkland_Islands/longline_fishery/links/54a155320cf267bdb902b531.pdf.
- Yukhov, V.N., 1972. The range of fish of the genus *Dissostichus* (fam. *Nototeniidae*) in Antarctic waters of the Indian Ocean. *J. Ichthyol.* 12 (2), 346–347.
- Yukhov, V.N., 1982. *Antarcticheski klykachi*. Nauka Mosc. 113 pp. (in Russian).
- Zuur, A.F., 2012. A Beginner's Guide to Generalized Additive Models with R, 2nd print. ed. Highland Statistics Ltd, Newburgh, UK.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer Science & Business Media.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: data exploration. *Methods Ecol. Evol.* 1, 3–14. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>.
- Zuur, A.F., Hilbe, J.M., Ieno, E.N., 2013. A Beginner's Guide to GLM and GLMM with R: A Frequentist and Bayesian Perspective for Ecologists. Highland Statistics, Newburgh, UK.

Annexe 2 : Données supplémentaires de Janc et al. (2018)

Supplementary Data for:

How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries?

Anais Janc ^{1*}, Gaëtan Richard ^{1, 2, 3}, Christophe Guinet ¹, John P.Y. Arnould ³, Maria Ching Villanueva ⁴, Guy Duhamel ⁵, Nicolas Gasco ⁵ and Paul Tixier ³

¹ Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7273 – CNRS and Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France

² Lab-STICC UMR 6285, ENSTA Bretagne, 2 rue François Verny, 29806 Brest Cedex 9, France

³ School of Life and Environmental Sciences (Burwood Campus), Deakin University, 221 Burwood Highway, Burwood, VIC 3125, Australia

⁴ Laboratoire de Biologie Halieutique (STH-LBH), IFREMER, ZI de la Pointe du Diable, BP 70, 29280 Plouzané, France

⁵ Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Adaptations du Vivant, UMR 7208 BOREA, CP 26, 43 rue Cuvier, 75005 Paris, France

*Corresponding author: anais.janc@cebc.cnrs.fr

Gaëtan Richard: gaetan.richard@cebc.cnrs.fr

Christophe Guinet: christophe.guinet@cebc.cnrs.fr

John P.Y. Arnould: john.arnould@deakin.edu.au

Maria Ching Villanueva: ching.villanueva@ifremer.fr

Guy Duhamel: guy.duhamel@mnhn.fr

Nicolas Gasco: nicolas.gasco@mnhn.fr

Paul Tixier: p.tixier@deakin.edu.au

Method in details on the way estimations of CPUE loss per sperm whale individual were calculated from mathematical equation of *Model 3* and model estimates provided in Table 3.

$$\log(\overline{CPUE}) = \text{Intercept} + \beta_1 \text{Nb.ind} + \beta_2 \text{Length} + \beta_3 \text{Depth} + \beta_4 \text{SoakingTime} + \beta_5 \text{HaulingSpeed} + \beta_6 \text{Length} \times \text{Nb.ind} + \beta_7 \text{Depth} \times \text{Nb.ind} + \beta_8 \text{SoakingTime} \times \text{Nb.ind} + \beta_9 \text{HaulingSpeed} \times \text{Nb.ind}$$

in all the continuous explanatory predictors except *Nb.ind* were set to zero because they were standardized (*i.e.*, they were centered at their mean and scaled by their standard deviation) in the model and here, assumed to be on their averages. As a result, the mean CPUE (\overline{CPUE}) was calculated as follows:

$$\leftrightarrow \log(\overline{CPUE}) = \text{Intercept} + \beta_1 \text{Nb.ind}$$

$$\leftrightarrow \overline{CPUE} = \exp(\text{Intercept} + \beta_1 \text{Nb.ind}).$$

When there was no sperm whale depredation:

$$\overline{CPUE}_{\text{abs.}} = \exp(\text{Intercept} + \beta_1 \text{Nb.ind}),$$

in which *Nb.ind* was centered at its mean (2.23 and 2.03 for Crozet and Kerguelen, respectively) and scaled by its standard deviation (1.26 and 1.03 for Crozet and Kerguelen, respectively) and was therefore equal to -1.77 (*i.e.*, (0-2.23)/1.26) and -1.97 (*i.e.*, (0-2.03)/1.03) for Crozet and Kerguelen, respectively.

When there was sperm whale depredation and based on an average number of sperm whales depredating on the same set, *Nb.ind* was therefore zero because it was standardized:

$$\overline{CPUE}_{\text{depred.}} = \exp(\text{Intercept}).$$

The CPUE loss per sperm whale individual was calculated as follows:

$$\overline{CPUE}_{\text{loss per ind.}} = (\overline{CPUE}_{\text{abs.}} - \overline{CPUE}_{\text{depred.}}) / 2.23 \text{ at Crozet}$$

$$\overline{CPUE}_{\text{loss per ind.}} = (\overline{CPUE}_{\text{abs.}} - \overline{CPUE}_{\text{depred.}}) / 2.03 \text{ at Kerguelen.}$$

Annexe 3 : Janc et al. (en révision)

- Fishing behaviours and the skipper effect in decision-making processes when facing depredation by marine predators.

- Optimizing fishing when facing depredation by marine predators: variation in behaviours and the role of the skipper effect in decision-making processes.

Behaviour fishermen and depredation.

Anaïs JANC ^{1*}, Christophe GUINET ¹, David PINAUD ¹, Gaëtan RICHARD ², Pascal MONESTIEZ ^{1,3}, and Paul TIXIER ⁴

¹ Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 – CNRS and La Rochelle Université, 79360 Villiers-en-Bois, France

² Lab-STICC UMR 6285, ENSTA Bretagne, 2 rue François Verny, 29806 Brest Cedex 9, France

³ Biostatistiques et Processus spatiaux (BioSP), INRA, 84914 Avignon, France

⁴ School of Life and Environmental Sciences (Burwood Campus), Deakin University, 221 Burwood Highway, Burwood, VIC 3125, Australia

*Corresponding author: anais.janc@gmail.com

Christophe Guinet: christophe.guinet@cebc.cnrs.fr

David Pinaud: david.pinaud@cebc.cnrs.fr

Gaëtan Richard: gaetan.richard@ensta-bretagne.fr

Pascal Monestiez: pascal.monestiez@inra.fr

Paul Tixier: p.tixier@deakin.edu.au

Conflicts of interest. None.

Abstract. Fishermen aim to optimize the cost and benefit ratios of their behaviours when exploiting resources. Over the past 60 years, their decisions have been driven by an increasingly complex set of variables including the growing interactions with marine predators feeding on catches on fishing gear, a behaviour termed depredation. How skippers, as decision makers, minimize these interactions while maximizing fishing success, is still poorly understood. This question was investigated in commercial Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) longline fisheries operating in subantarctic waters where skippers are confronted to extensive depredation by sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and killer whales (*Orcinus orca*). Using a 15-year fishing dataset and multivariate analyses, fishing behaviours were characterized from spatio-temporal and operational descriptors, and associated with the frequency of whale interactions as a cost and the fishing success as a benefit. Three general behaviours were identified (exploitation, exploration and mixed behaviour) but none combined high fishing success with low frequency of interactions. In fact, skippers, as they gained more experience, were found to favour fishing in productive areas with high frequencies of interactions over implementing avoidance behaviours. This type of decision, while potentially optimal on the short-term, is unlikely sustainable as intensifying the local impact fish stocks and depredating whales. However, large variation in behaviours across equally experienced skippers was detected suggesting heterogeneity in individual perceptions. Together, these findings, by comprehensively describing fishing behaviours and highlighting the importance of the skipper effect, are determinant in developing sustainable management of social-ecological systems stressed by conflicts with whales.

Keywords. Experience, Individual perceptions, Multivariate analysis, Optimal Foraging Theory, Sustainability of fish stocks, Whale-fisheries conflict.

1. INTRODUCTION

Fishermen are decision-makers that have a top predator-like foraging behaviour when searching and exploiting patchily distributed fish resources (Bertrand et al., 2007; Bez et al., 2011; Planque et al., 2011). Fishing behaviours may be driven by both external factors (*e.g.*, resource availability, environmental conditions, economic circumstances, fishing regulations, presence of other predators, etc.), and internal factors (*e.g.*, fishermen skills and characteristics of vessels) (He et al., 1997; Holley and Marchal, 2004; Joo et al., 2015; Marchal et al., 2006; Simpson et al., 2011). To model these behaviours, socio-economists and

human ecologists have used the « optimal foraging theory » (OFT) to respectively analyze human consumer and animal foraging behaviours as decision-making processes selecting alternatives optimizing ratios between costs and benefits (Aswani, 1998; Begossi, 1992; Charnov, 1976; Danchin et al., 2005; MacArthur and Pianka, 1966; McCay, 1981). Following the OFT and similarly to animal species, decisions made by fishermen on fishing vessels, generally the skipper, aim to maximize the economic benefits by selecting highly productive patches and to minimize operational costs by limiting travels between patches (Dorn, 2001, 1997; Richard et al., 2017).

Additionally, the propensity of skippers to optimize this costs/benefits ratio through decisions was found to be greatly influenced by a skipper effect suggesting the importance of both learning experience and individual perception (Richard, 2019; Richard et al., 2017; Vázquez-Rowe and Tyedmers, 2013). As shown in previous studies, skippers increase their knowledge of the profitability of resources with experience by cumulating and using various information such as previous fishing success and distribution, fishing success of other skippers, expected fishing costs and management regulations (Andersen et al., 2012; Johannes and Hviding, 2002; Marchal et al., 2006; Salas and Gaertner, 2004; Vázquez-Rowe and Tyedmers, 2013). However, individual perceptions and preferences, which have been for instance highlighted through variation in patience and risk-taking across individuals, may also greatly influence decisions (Carpenter and Seki, 2011; Danchin et al., 2005; Eggert and Lokina, 2007).

However, the world fisheries collapse of the past five decades paired with increased fishing regulations and environmental conservation have resulted in a broader, and more complex range of factors influencing decisions made by skippers to achieve OFT requirements (Arlinghaus and Cooke, 2009; Cai et al., 2005; Gaines et al., 2010). Among such factors, the growing competition and subsequent interactions with marine predator species have become a major driver of fishing behaviours in many fisheries, both artisanal and commercial (Lauriano et al., 2009; Maccarrone et al., 2014; Peterson et al., 2013; Tixier et al., 2019). Depredation, which occurs when predators feed on fish caught on fishing gear, is the type of interaction most affecting skippers' decisions because of the substantial socio-economic and ecological costs it generates (DeMaster et al., 2001; Donogue et al., 2002; Gilman et al., 2007; Read, 2008). The issue, which has considerably developed in longline fisheries worldwide and primarily involves sharks and marine mammals as depredating species, often results in greatly reduced catch rates for fishermen, in larger uncertainties in stock assessments and in depredating species being accidentally by-caught on gear (Baird et

al., 2002; Gilman et al., 2008, 2007; Maccarrone et al., 2014; Mandelman et al., 2008; Peterson et al., 2014). In prevision or in response to these costs, skippers generally implement fishing behaviours aimed to maximize the fishing success and minimize depredation-type interactions by spatial and temporal avoidance of depredating species and/or by operational changes in the way they use the fishing equipment (Arangio, 2012; Hamer et al., 2012, 2008; Janc et al., 2018; Peterson and Carothers, 2013; Richard, 2019; Tixier et al., 2015c; Werner et al., 2015). However, the extent to which these avoidance and operational practices may affect the optimality of skippers' fishing behaviours, whether when searching or exploiting the resource, remains poorly known (Richard, 2019; Richard et al., 2017).

Research efforts to mitigate depredation have primarily focused on direct correlations between specific fishing behaviours and the frequency of depredation-type interactions but holistic approaches assessing the costs and benefits of implementing such behaviours are still lacking. For example, selecting areas and/or time of the year with low risks of depredation, or travelling large distances to move away from a fishing ground subject to depredation, are used as avoidance behaviours in various fisheries (Janc et al., 2018; Straley et al., 2015, 2014; Tixier et al., 2019, 2016, 2015c; Tixier, 2012). These behaviours may help skippers to minimize depredation-type interactions and therefore to maintain sufficiently high fishing success (Dorn, 2001). However, they generate additional socio-economic costs primarily associated with increased distance travelled, fuel consumption, non-fishing time and time spent at sea (Guinet et al., 2015; Peterson et al., 2014). Assessing the ratio between these indirect costs and the benefits gained from avoiding depredation-type interactions is therefore essential in developing sustainable mitigation solutions for fisheries but has been often hampered by a limited data availability on the catch, fishing operations and/or interactions with marine predators.

The Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) demersal longline fisheries operating in the Economic Exclusive Zones (EEZs) of Crozet (44°- 47°S ; 48°-54°W) and Kerguelen (45°-54°S; 62°-76°W) islands meet such data requirements as they are among the most regulated and monitored fisheries experiencing depredation since their beginning in the mid-1990s. These two fisheries occur in waters under jurisdiction of the Commission for Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR) and have fishery observers monitoring all operations and present at all-time on-board the seven fishing vessels annually authorized to operate in these EEZs. This fleet, which quota was set to 6,150 t in 2017, faces substantial depredation by two odontocete (toothed whales) species, killer whales (*Orcinus orca*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*), which together, remove several hundred t

of toothfish from longlines every year (Gasco et al., 2015b; Guinet et al., 2015; Janc et al., 2018; Roche et al., 2007; Tixier, 2012). Depredation-type interactions have been closely monitored by observers since 2003 and from these data, multiple spatio-temporal and operational (the use of the fishing equipment) factors have been shown to potentially reduce either the probability of vessels to experience depredation, or the amount of depredated fish during interactions (Janc et al., 2018; Richard, 2019; Richard et al., 2017; Tixier et al., 2019, 2015c). However, the way skippers have incorporated these factors, which may generate additional costs such as increased displacements and non-fishing time, into their respective sets of fishing behaviours has not been examined yet. More importantly, the extent to which these fishing behaviours aiming at minimizing depredation and maximizing fishing success may affect the global optimality of the costs/benefits ratio of fishing, and the role of the skipper as an individuals with different perceptions and levels of experience in choosing one fishing behaviour over another, are still poorly known.

Therefore, using the comprehensive and unique long-term fishing datasets of the Crozet and Kerguelen toothfish fisheries, this study investigated the optimality of different fishing behaviours implemented in a context of depredation-type interactions with marine predators, and the role of the skipper effect in achieving this optimality. More specifically, using a broad range of spatio-temporal and operational descriptors, this study aimed to: (i) identify and describe the different fishing behaviours implemented by the skippers; (ii) assess the effects of fishing behaviour categories implemented on both the fishing success and the frequency of depredation-type interactions with marine predators; and (iii) explore the links between skippers' effect, including learning experience and individual perception, and the fishing behaviours implemented.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study fisheries and data collection

Data used for the study were collected by fishery observers from 8 different 60-70 m long commercial toothfish longliners legally operating in both the Crozet and Kerguelen EEZs (Figure 1) from September 7 2003 to July 15 2017 and were retrieved from the PECHEKER database (Muséum d'Histoire Naturelle de Paris - Martin and Pruvost, 2007). These vessels operated year round in both EEZs except from the 1st February to mid-March in the Kerguelen EEZ for seabird conservation reasons (CCAMLR, 2015b). During fishing seasons, which spanned from September to August, vessels conducted 3 to 4 fishing trips, defined as the time

they left and returned to port (Reunion Island). Each fishing trip last 2 to 3 months during which one skipper is in charge of the fishing.

The base unit of the dataset is the longline set, which consisted of series of 375 to 47,250 individual hooks automatically baited and attached every 1.2 m from each other on the main line with, at each end, one downline fitted to one anchor at the bottom and one buoy at the surface. Setting operations (deployment of longline sets) were all conducted at night as a seabird conservation measure, at depths ranging from 500 to 3,000 m, and hauling operations (retrieval of longline sets) were performed mainly during daylight after leaving baited hooks at the bottom from 8 hours to 5 days (soaking duration). For each longline set, the date, time, number of hooks, GPS coordinates and depth of downlines at each end of both setting and hauling operations, as well as the biomass of toothfish landed, were recorded. During hauling operations, fishery observers also monitored depredation-type interactions (hereafter defined as “interactions”) of sperm whales and/or killer whales with the longline set by visual surface cues as follows: (i) “Interaction” : whales were observed making repeated dives within an approximate 500 m radius from the vessel; (ii) “No interaction” : no whales sighted from the vessel or if sighted, whales were in transit with no observed indicators of interaction with the fishing gear; (iii) “Uncertain” : observation effort was not provided or not possible due to poor weather, sea or visibility conditions. Catch shares and management policies are established independently for each of the two study EEZs. Therefore, fishing trips were subdivided according to the EEZ. Fishing trips with an uncertain odontocete interaction frequency greater than 20 % were also withdraw to avoid bias due to the high-unconfirmed odontocete interaction frequencies (N = 132 fishing trips). As the frequency of killer whale interactions at Kerguelen is negligible (< 0.5 % of longline sets, Gasco, 2013; Tixier et al., 2019), sperm whales were considered as the only depredating species in this EEZ for the present study. Means were presented with their standard deviation (SD).

2.2. Selection of fishing trip descriptors

Each fishing trip was characterized by a set of 16 temporal, spatial and operational continuous descriptors selected as potentially affecting the fishing success and/or the frequency of interactions based on previous studies (Janc et al., 2018; Richard, 2019; Tixier et al., 2019, 2016, 2015c) (Table 1).

Three descriptors were selected to investigate the way skippers allocated the time spent in fishing EEZs. These descriptors were calculated as relative proportions of the time spent either setting longline sets (*Prop.set.time*), hauling longline sets (*Prop.haul.time*) or travelling

between longline sets (*Prop.travel.time*) out of the total duration of fishing trips. Proportions of the time during different phases of fishing operations (setting or hauling) and travelling phases were calculated from dates and times at each end of longline sets successively set or hauled per fishing trip.

Eight descriptors were selected to investigate the way skippers spatially used the fishing EEZ during fishing trips and accounting for whether this use was made during resource prospecting (when consecutively setting series of longline sets) and/or exploitation (when consecutively hauling series of longline sets) phases. Two general descriptors of the spatial extent and density of the fishing effort (*Spatial.extent* and *Density.FE*, respectively) were first calculated by using the GPS coordinates of longline sets and by gridding the fishing EEZ into spatial cells of 35 x 35 km. This cell size was chosen as delimiting optimal patches for the toothfish fishery at Crozet and Kerguelen (See Richard et al. (2017) for more details). *Spatial.extent* was the mean number of optimal patches in which at least one set was hauled per day and *Density.FE* was the mean number of hooks set and hauled per optimal patch for each fishing trip. The movements of fishing vessels were then examined at a finer scale by five descriptors of the distance traveled across the different phases of the fishing activity. Distances were calculated from GPS coordinates of longline sets of successive fishing operations and assuming vessels travelled in a straight line between operations. An overall distance descriptor (*Travel.distance.per.day*) using all fishing operations was calculated as the mean cumulative distance travelled by fishing vessels per day. The distances traveled during prospecting phases only (*Inter.set.distance*, A_i) or during exploitation phases only (*Inter.haul.distance*, B_i) were the mean distance per fishing trip between longline sets either successively set or successively hauled, respectively. The mean distance travelled between the end of a prospecting phase and the start of an exploitation phase (*Set.haul.distance*), and that between the end of an exploitation phase and the start of new prospecting phase (*Haul.set.distance*) were calculated per fishing trip. Lastly, a descriptor assessing the variation in movements of vessels between prospecting and exploitation phases (*Ratio.hauling/setting*) was calculated as the ratio between the cumulative distance between longline sets successively hauled ($\sum_{i=1}^S B_i$) and the cumulative distance between longline sets sequentially set ($\sum_{i=1}^S A_i$) per fishing trip.

Finally, five operational descriptors were selected to describe the way skippers used their fishing equipment during fishing trips and found to influence the frequency of odontocete interactions (Janc et al., 2018; Tixier et al., 2015c). Four descriptors were mean values per

longline set per fishing trip of the length (*Length.longline*), the depth (*Depth*), the soaking duration (*Soaking.time*), and the hauling speed (*Hauling.speed*), and one descriptor was the number of longline sets hauled per day (*Nb.longlines.per.day*).

2.3. Identification and description of fishing behaviour categories

To explore the different fishing behaviours within the French Patagonian toothfish longline fishery, a principal component analysis (PCA) was applied to the 16 standardized fishing trip descriptors. The PCA is a relevant method when the number of observations is low (Lewy and Vinther, 1994). The PCA provides a geometric representation of the dataset structure with the location of observations (*i.e.*, fishing trips) and variables (*i.e.*, fishing trip descriptors) in principle component space (Pelletier and Ferraris, 2000). The PCA allows synthesizing the relationships between several continuous variables which are often correlated between them into a number of components (Deporte et al., 2012; Jolliffe and Ziliak, 2008; Lê et al., 2008). The between-fishing trip similarity in fishing behaviours was assumed to capture well within in a component space formed by the first principal components axes (Palmer et al., 2009). The contribution of each component to the variance was cumulated, and the first components explaining at least 60 % of the total variance were retained and interpreted.

To classify the fishing behaviour categories used by fishers, a hierarchical grouping analysis (HCA) was carried out over the scores derived from the retained principal axes. The resulting dendrograms (*i.e.*, tree structures) represented different degrees of similarity of fishing trips using different numbers of groups. The Euclidean distance and Ward's minimum variance method were used as a measure of similarity (Johnson and Wichern, 2007; Pelletier and Ferraris, 2000; Ward, 1963). The resulting groups (*i.e.*, fishing behaviour categories) took into account the individual trip variability; since these groups were easy-to-manage and groups homogeneous fishing trips in which performed fishing behaviours were assumed identical (Alemany and Álvarez, 2003; Rodríguez, 2003; Tzanatos et al., 2006). The number of groups was chosen according to the break of the cumulated inertia recorded by each group and to allow other groups emerging until the smallest group represented less than 10 % of the total number of fishing trips. Moreover, groups could be projected on PCAs to facilitate their interpretation (Pelletier and Ferraris, 2000).

Both PCA and HCA were implemented in R software (R Core Team, 2015). The function *PCA* in package *FactoMineR* (Lê et al., 2008), and the function *fviz_pca_biplot* in package *factoextra* (Kassambara and Mundt, 2016) were used for PCA. The function *dist* with the “*euclidean*” method and the function *hclust* with the “*ward.D2*” method in package *stats* (R Core Team, 2015), and the function *as.dendrogram* in package *dendextend* (Galili, 2015) were used for HCA. As in Guillotreau et al. (2011), the mean values of fishing trip descriptors were calculated across fishing trips for each identified fishing behaviour category,

and compared between groupes through Student t-tests in order to describe the different fishing behaviour categories.

2.4. Variation of fishing behaviour categories with the fishing success, depredation and the skipper effect

The skipper effect on fishing behaviour, and the link between fishing behaviour on fishing success in one hand and frequencies of interactions on the other hand were examined through four variables calculated for each fishing trip.

Firstly, the fishing success was calculated as the daily biomass of fish caught out over the whole trip duration (*Biomass.per.day* and expressed in metric tons/day). Secondly, the frequency of interactions was assessed as the proportion of all fishing days of a fishing trip with a minimum of one longline set depredated by either sperm whales (*Prop.days.sw.only*) or killer whales or both (*Prop.days.kw*). As depredation by killer whales was found to be substantially higher than that of sperm whales in terms fish losses (Nicolas Gasco et al., 2015), we assumed that skippers are likely to primarily respond to the presence of killer whales when the two species simultaneously depredate on the same longline set. As such, *Prop.days.sw.only* was calculated using longline sets that were depredated by only sperm whales, and *Prop.days.kw* was calculated using longline sets depredated by killer whales whether sperm whales were also present or no. Thirdly, for each fishing trip, the experience of the skipper (*Experience*) was assessed as the total number of fishing trips the skipper had performed previously to this trip in each of the two studied EEZs. Fishing trips with a skipper's experience greater than 26 and 20 fishing trips in Kerguelen and Crozet, respectively, were removed (N = 51 fishing trips) to avoid bias due to the low number of different skippers in order to always have at least 3 captains for each amount of *Experience*. Fourthly, temporal changes in the diversity of fishing practices with increasing skipper's experience were measured by Shannon's diversity index (*H*) and Pielou's equitability index (*J*), which were defined as follows:

$$H = - \sum_{i=1}^S \rho_i \cdot \log_2(\rho_i)$$

$$J = H/H_{max}$$

with *i* the fishing behaviour, *S* the total number of fishing behaviours and ρ_i the proportional abundance or percentage of importance of the fishing behaviour, defined as:

$$\rho_i = \eta_i / N$$

with η_i the number of fishing trips for the fishing behaviour i and N the total number of fishing trips of all fishing behaviours. The Shannon's diversity index varied from 0 (when all fishing trips belonged to a single fishing behaviour, or a fishing behaviour dominating all the others) to $H_{max} = \log_2(S)$ (when all fishing trips are evenly distributed over all fishing behaviours) (Frontier, 1985, 1983; Legendre, 1984; Odum, 1969). Pielou's equitability index measures the distribution of fishing trips within fishing strategies, and varies from 0 (dominance of one fishing strategy) to 1 (equal distribution of fishing trips in fishing strategies) (Pielou, 1975, 1969). A linear regression was used to explore the significance of the relationship between each of the two index and skipper's experience (*Experience*) both as a single term and in interaction with *EEZ* using the function *lm* (Zuur et al., 2009, 2013) in package *stats* in R (R Core Team, 2015). The Pielou's equitability index allowed to perform the comparison of the difference in significance of the intercept and the slope between the two EEZs. Lastly, the influence of skipper's perception was explored by examining the variability in the frequency distribution of fishing trips by skipper and by category of fishing behaviour determined by the multivariate analysis (See sub-section 2.3).

Using the same approach as in 2.3, the mean values of *Biomass.per.day*, *Prop.days.sw.only*, *Prop.days.kw* and *Experience* were calculated across fishing trips for each identified fishing behaviour categories and compared through Student *t*-test comparisons between groupes. Statistical analyses were performed using R (R Core Team, 2015).

3. RESULTS

3.1. Data summary

Data from 31,518 longline sets from 230 fishing trips were analyzed (Figure 1). The mean duration of fishing trips was 48 ± 18 [15 – 85] days within the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips) and 17 ± 10 [4 – 41] days within the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips). The fishing success at Kerguelen (4.93 ± 1.46 t/day) was significantly higher than at Crozet (2.8 ± 2.1 t/day) (Student *t*-test: $t = 10.8$, $P < 0.001$) (Table 1). Sperm whales (as the only depredating species) interactions occurred during $41 \% \pm 21 \%$ and $25 \% \pm 19 \%$ of all fishing days in Kerguelen and Crozet, respectively (Table 1). Killer whales (whatever the presence of sperm whales) interactions occurred on $0.4 \% \pm 1 \%$ and $47 \% \pm 22 \%$ of all fishing days in Kerguelen and Crozet, respectively (Table 1).

Large variation in both fishing success and odontocete interaction frequencies occurred between skippers (Figures S1 and S2). At Kerguelen, the mean fishing success varied from 3.2 ± 0.2 t/day (skipper 12) to 6.1 ± 1.4 t/day (skipper 04). Mean sperm whales interaction

frequencies varied from 15 % \pm 21 % (skipper 23) to 74 % \pm 22 % (skipper 16). At Crozet, the fishing success varied from 1.3 \pm 0.4 t/day (skipper 20) to 5.4 \pm 3.8 t/day (skipper 04). Interaction frequencies with sperm whales varied from 8 % \pm 12 % (skipper 29) to 52 % \pm 23 % (skipper 21), and from 20 % \pm 16 % (skipper 21) to 92 % \pm 12 % (skipper 29) for killer whales or both.

3.2. Identification of fishing behaviour categories

Three and two principal axes were retained for Kerguelen and Crozet, explaining respectively 63 % and 65 % of the total variance (Figure S3).

For Kerguelen, the first component, which accounted for 27 % of the variance, was positively correlated with *Travel.distance.per.day*, *Set.haul.distance*, *Spatial.extent*, *Inter.haul.distance* and *Inter.set.distance* (Table S1). This axis distinguished fishing trips spatially dispersed from those spatially concentrated (Figures 2a. and 2b.). The second component accounted for 22 % of the variance and was positively correlated with *Prop.set.time* and *Prop.haul.time* and negatively correlated with *Prop.travel.time* (Table S1). High values on this axis were associated with fishing trips during which skippers maximized the setting or the hauling time and minimize the travel time (Figures 2a. and 2c.). The third component, which accounted for 14 % of the variance, was positively correlated with *Length.longline* and negatively correlated with *Nb.longlines.per.day* (Table S1). It separated fishing trips during which skippers used fewer but longer lines from fishing trips during which skippers used more but shorter lines (Figures 2b. and 2c.).

For Crozet, the first component, which accounted for 40 % of the variance, was positively correlated with *Travel.distance.per.day*, *Inter.haul.distance*, *Prop.travel.time* and *Set.haul.distance* and negatively correlated with *Prop.haul.time* (Table S1). High values on this axis included fishing trips during which skippers reduced the time spent hauling and increased the time travelling because their fishing operations were spatially dispersed (Figure 2d.). The second component accounted for 15 % of the variance and was positively correlated with *Depth* and *Length.longline* and negatively correlated with *Nb.longlines.per.day* (Table S1). It separated fishing trips during which skippers used fewer but longer and deeper lines from fishing trips during which skippers used more but shorter and shallower lines (Figure 2d.).

From the HCA performed on the scores of the retained principal axes, 6 and 7 groups were identified for Kerguelen and Crozet, respectively (Figure S4). These different groupes,

representing the different fishing behaviours, were clearly separated in principle component space for both EEZs (Figure 2).

3.3. Description of fishing behaviour categories

Results indicated in Figures 2a., 2b., 2c., S5a. and Tables 2, S2 showed that at Kerguelen, fishing trips of groupes *KER_1* (15 % of all trips) and *KER_2* (30 % of all trips) showed similar spatial and temporal descriptors, but differed in operational descriptors (*i.e.*, mainly line length and depth). During these trips, skippers spent more than 60 % of the time setting and hauling longlines and less than 40 % of the time travelling. Groupes *KER_1* and *KER_2* trips showed a fishing effort concentrated in space. However, groupe *KER_1* trips were characterized by the use of fewer but longer lines opposite to groupe *KER_2* trips characterized by more but shorter lines. Groupe *KER_3* (10 % of all trips) included trips which skippers spent less than 40 % of the time setting and hauling, and more than 60 % of the time travelling. Their fishing effort was the most concentrated in space with skippers performing the shortest daily distance, and set the lowest number of lines per day. Groupe *KER_4* (9 % of all trips) included trips which skippers spent less than 7 % of the time setting and more than 40 % of the time travelling. Their fishing effort was the most dispersed and skippers used the shortest lines, the lowest hauling speed and the highest line setting depth. Groupe *KER_5* (22 % of all trips) included trips with average values in all descriptors. This groupe was always at the centre of the principal component space for the three retained principal axes. Groupe *KER_6* (15 % of all trips) included fishing trips with a high travelling time (>45 %) with a highly dispersed fishing effort and the highest hauling speed.

Results indicated in Figures 2d., S5b. and Tables 3, S3 showed that at Crozet, fishing trips of both groupes *CRO_1* (13 % of all trips) and *CRO_2* (12 % of all trips) were trips during which skippers spent a low proportion of the time (<40 %) setting or hauling lines and a large proportion of the time travelling (>60 %). The distances travelled were high but lines were concentrated in space. Line soaking duration was long. However, the two groupes differed by a *Ratio.hauling/setting* value being higher in groupe's *CRO_2* trips compared to groupe's *CRO_1* ones. Groupes *CRO_3* (14 % of all trips) and *CRO_7* (26 % of all trips) included trips with similar values for temporal and spatial descriptors, but differed in operational descriptors. During those trips skippers spent half of their time travelling, covering large distances during which lines were concentrated in space. Line soaking duration was short. However, groupe *CRO_3* was characterized by the use of more but shorter and shallower lines compared to the other groupes and exhibited the lowest *Ratio.hauling/setting*

value of all groupes. Conversely, groupe *CRO_7* included fishing trips with less but longer lines set deeper. Groupes' *CRO_4* (13 % of all trips), *CRO_5* (7 % of all trips) and *CRO_6* (15 % of all trips) trips were similar in their temporal and spatial descriptors but differed in their operational descriptors. Groupe's *CRO_4* trips had average values for all descriptors and were in the centre of the principal component space for the two retained principal axes. However, groupe *CRO_5* included fishing trips which skippers used more but shorter lines set at shallower depth, and conversely groupe *CRO_6* was characterized by less but longer lines set deeper.

3.4. Variation of fishing behaviour categories with the fishing success, depredation and the skipper effect

At Kerguelen, results indicated in Figure S6a. and Tables 2, S2 showed that the mean fishing success of groupe *KER_3* (2.5 ± 0.5 t/day) and groupe *KER_4* (4.1 ± 1.0 t/day) were significantly lower than to the mean fishing success of all trips (4.9 ± 1.5 t/day, t-test between *KER_3* and all trips: $t = -16.0$, $P < 0.001$; t-test between *KER_4* and all trips: $t = -3.4$, $P = 0.003$) whereas groupe's *KER_6* trips had a significantly higher fishing success (5.8 ± 1.0 t/day, t-test, $t = 3.9$, $P < 0.001$). Sperm whale interaction frequencies of groupe's *KER_3* trips ($29 \% \pm 13 \%$) and groupe's *KER_5* trips ($50 \% \pm 22 \%$) were significantly lower than to the mean occurrence with sperm whales of all trips ($41 \% \pm 21 \%$; t-test between *KER_3* and all trips: $t = -3.5$, $P = 0.002$; t-test between *KER_5* and all trips: $t = 2.6$, $P = 0.010$). The skipper's experience was the lowest in groupe's *KER_4* trips (7.6 ± 6.6), and the highest in groupe's *KER_6* trips (13.3 ± 6.7) but these variations were not significantly different with mean skipper's experience for all trips combined (10.8 ± 7.1 ; t-test between *KER_4* and all trips: $t = -1.9$, $P = 0.07$; t-test between *KER_6* and all trips: $t = 1.9$, $P = 0.07$).

At Crozet, results indicated in Figure S6b. and Tables 3, S3 showed that the mean fishing success of groupe's *CRO_6* trips (1.7 ± 0.9 t/day) was significantly lower and groupe's *CRO_5* trips (5.5 ± 3.9 t/day) was significantly higher than to the mean fishing success of all trips (2.8 ± 2.1 t/day; t-test between *CRO_6* and all trips: $t = -4.3$, $P < 0.001$; t-test between *CRO_5* and all trips: $t = 2.3$, $P = 0.04$). No significant differences, but tendencies, were found with groupes' *CRO_1* (2.2 ± 1.1 t/day; t-test: $t = -1.9$, $P = 0.06$) and *CRO_3* trips (3.8 ± 2.6 t/day; t-test: $t = 1.8$, $P = 0.08$). The sperm whale interaction frequencies did not vary significantly between any of the groupes with a mean occurrence of $25 \% \pm 19 \%$. However, killer whale interaction frequencies were significantly lower in groupe's *CRO_4* trips ($37 \% \pm 16 \%$) and *CRO_6* ($36 \% \pm 20 \%$) and significantly higher in groupe's *CRO_5* trips ($67 \% \pm$

19 %) than to the mean occurrence with killer whale of all trips ($47 \% \pm 22 \%$; t-test between *CRO_4* and all trips: $t = -2.6$, $P = 0.02$; t-test between *CRO_6* and all trips: $t = -2.3$, $P = 0.03$; t-test between *CRO_1* and all trips: $t = 3.3$, $P = 0.006$). Groupe's *CRO_1* trips also tended to have a higher frequency of killer whale interactions ($58 \% \pm 23 \%$, $t = 1.9$, $P = 0.07$) than the mean frequency. The skipper's experience was the lowest in groupe's *CRO_4* trips (6.1 ± 4.8), and the highest in groupe's *CRO_2* trips (10.5 ± 5.3) but these differences were not significantly different with mean skippers' experience for all trips combined (8.2 ± 5.3 ; t-test between *CRO_4* and all trips: $t = -1.8$, $P = 0.09$; t-test between *CRO_2* and all trips: $t = 1.8$, $P = 0.09$).

Shannon's diversity index significantly decreased with skipper's experience for both EEZs ($t = -2.5$, $P = 0.02$ and $t = -4.2$, $P < 0.001$, respectively for Kerguelen and Crozet EEZs) (Figures 3a., S7 and Table S4). Piélou's diversity index significantly decreased with skipper's experience for both EEZs ($t = -2.6$, $P = 0.02$ and $t = -4.2$, $P < 0.001$, respectively for Kerguelen and Crozet EEZs) (Figure 3b.). The coefficient of the linear regression of Piélou's diversity index with skipper's experience was not significantly different between the two EEZs ($t = 1.1$, $P = 0.27$). The intercept was not significantly different between the two EEZs ($t = -0.2$, $P = 0.82$) (Figures 3b., S8 and Table S5). However, fishing behaviours varied across skippers of the same level of experience in both EEZs (Figure S9 and Table S6). For instance, at Kerguelen, trips of highly experienced (*Experience* ≥ 15 at Kerguelen and ≥ 10 at Crozet) skippers were spatially concentrated for skipper 7 but spatially diffusive for skipper 4. These two behaviours resulted in fishing successes of 3.8 ± 1.1 and 5.5 ± 3.8 t/day, and frequencies of interactions with sperm whales of $48 \pm 27 \%$ and $45 \pm 24 \%$ for the two skippers, respectively. Similarly, at Crozet, trips of highly experienced skippers were both spatially concentrated and intermediate for skipper 7, and both spatially diffusive and intermediate for skipper 4. These two behaviours resulted in fishing successes of 1.9 ± 1.4 and 6.1 ± 1.4 t/day, and frequencies of interactions with killer whales of $49 \pm 24 \%$ and $71 \pm 24 \%$ for the two skippers, respectively (Figures S1 and S2).

4. DISCUSSION

This study explored the heterogeneity of fishing behaviours of skippers operating on Patagonian toothfish longliners in subantarctic waters. By using a groupeing approach over a broad range of spatial, temporal, and operational variables, categories of fishing behaviours were characterized and associated with the frequency of interaction with odontocetes and the fishing success as indicators of costs and benefits, respectively. As such, the findings

provided insights on what components skippers may act in an attempt to optimize fishing when facing a depredation-type conflict during their operations. Additionally, by incorporating a skipper effect to analyses, this study showed the determinant role of the experience of skippers in adjusting their fishing behaviours, but also highlighted large variation of fishing behaviours across skippers of the same experience level, suggesting heterogeneity in perceptions.

4.1. Diversity of fishing behaviours

The various categories of fishing behaviours identified as part of this study, except *KER_3* and *KER_4* (See Text S1 for more details), emerged three general patterns in the way skippers spatiotemporally used the fishing areas: exploitation, exploration and mixed behaviour categories.

Exploitation categories included behaviours maximizing the time allocated to fishing by spatially concentrating effort and minimizing patch switching and travels between patches. Fishing behaviours *KER_1*, *KER_2*, *CRO_3* and *CRO_7* shared this exploitation profile, which was also found in previous studies and was referred to as “area-specialist” type of behaviour (Hilborn, 1985). According to the OFT, this type of behaviour is expected to generate an optimal costs/benefits ratio if the fishing success of the exploited patches is clearly above the average fishing success in the environment that is stochastic and uncertain (Charnov, 1976; Danchin et al., 2005; Dorn, 2001). However, among the four behaviours identified here, only two (*KER_2* and *CRO_3*) were associated with higher fishing success than that of other behaviours. Interestingly, these higher fishing successes were not related to lower frequencies of interaction with odontocetes nor to higher experience of skippers. Together, these results may be interpreted, therefore, as behaviours made from fishing trips during which skippers of any experience level have found highly productive fishing patches and have remained on these fishing spots despite the presence of depredating odontocetes. Moreover, skippers exhibiting these two behaviours used more longlines but shorter and set at shallower depths in order to exploit these productive fishing patches and fish to the maximum.

Exploration categories included *KER_6*, *CRO_1* and *CRO_2* behaviours and were characterized by increased spatial spread of effort and increased travelling time between fishing operations and number of fishing patches. According to the OFT, such “movement-specialist” behavioural profile is expected to be optimal in terms of costs and benefits ratios only if the fishing effort is dispersed between several patches that are enough productive avoiding a local depletion (Charnov, 1976; Danchin et al., 2005; Dorn, 2001). For fishermen

and/or fishing companies, the costs of increased travelling time include extra fuel expenses and indirect costs associated with longer time spent at sea such as food or wages (Parsons, 2003; Shrestha et al., 2002), and these additional costs need to be counterbalanced by high fishing success in multiple patches. As such, this profile was shown to be optimal when skippers have developed knowledge on the quality of any fishing patch and operate opportunistically in large number of patches (Abrahams and Healey, 1990; Hilborn, 1985; Marchal et al., 2006). This was the case for *KER_6*, which was associated with skippers of high experience levels and the highest fishing success of all other behavioural categories at Kerguelen. However, at Crozet, increased experience of skippers detected for *CRO_2* did not result in greater fishing success, but instead in a lower frequency of interaction with killer whales than *CRO_1* the other exploration category. Additionally, *CRO_2* also included trips with greater distances travelled during hauling sessions compared to those during setting sessions than trips in *CRO_1*. Together, these differences highlight the possibility that exploration categories may not only include trips associated with skippers travelling more and switching patches more frequently when searching for resources, but instead doing so in response to odontocete depredation interactions. While this causality issue may challenge interpretations and would require finer scale analyses to be unraveled, skippers moving over large distances away from fishing gear in an attempt to outrun depredating whales between two successively hauled longlines has been observed as often implemented and effective in reducing depredation (Janc et al., 2018; Peterson and Carothers, 2013; Tixier et al., 2015c).

Categories of mixed behaviours were made of trips with characteristics from both exploration and exploitation categories. These categories included the fishing behaviours *KER_5*, *CRO_4*, *CRO_5* and *CRO_6*. This profile may, therefore, be interpreted as stochastic fishing behaviours often based on information obtained over short time-frames combining searching for new potentially highly productive patches of resources, and if found, exploiting these patches in a prolonged manner while expecting higher payoffs (Allen and McGlade, 1986; Andersen et al., 2012; Bez et al., 2011; Gaertner et al., 1999; Hilborn, 1985). While (Richard et al., 2017) evidenced this rapid decision-making process to leave or to stay in a patch being primarily driven by a daily threshold of fishing success in the Crozet/Kerguelen fishery, the authors also highlighted large variation in this threshold and in the influence of odontocete interactions in decisions across skippers. This variation, which is likely illustrated by external variables (*e.g.*, management policies and/or the fishing remuneration system) but also specifically by varying fishing success and odontocete interactions across behaviour categories identified in the present study, may be partly explained by the experience and the

perceptions of skippers (Béné, 1996; Joo et al., 2015; Rogers and Pikitch, 1992). Specifically, *CRO_5* may be interpreted as highly experienced skippers being able to find the most productive fishing patches and deciding not to leave these patches despite having the highest killer whale interaction frequency. In contrast, skippers with lower fishing success and lower killer whale interaction in both *CRO_4* and *CRO_6* differed in their experience levels. Furthermore, *CRO_4* spent larger proportions of the time spent travelling, possibly reflecting avoidance of odontocete interactions. Together with results showing that skippers developed different fishing behaviours, this suggests that learning experience and individual perceptions may drive the sensitivity of skippers to depredation interactions, with some making consistent decisions to leave patches while others do not, regardless of the fishing success.

4.2. Decision-making in response to depredation

Among all identified behaviour categories, none was found to combine high fishing success with low odontocete interaction frequencies. Instead, as found in categories *KER_6* and *CRO_5*, the majority of high fishing success behaviours were associated with high odontocete interaction frequencies, and this pattern may be explained by a combination of factors. Firstly, areas of high fish productivity overlap with areas of high probability of whale presence. This is supported by the fact that both sperm whales and killer whales are known to naturally feed on toothfish at Crozet and Kerguelen (P Tixier et al., 2019; Yukhov, 1972) and are likely to concentrate their presence over areas of high densities of Patagonian toothfish. Secondly, the implementation of avoidance behaviours may generate costs exceeding benefits in these specific regions where possibilities to escape depredation while finding productive patches are limited by high densities and homogeneous distribution of whales, especially at Crozet (Janc et al., 2018; Labadie et al., 2018). As a result, highly experienced skippers may rather aim to operate on highly productive patches while directing their effort to mitigate depredation not on avoiding interactions, but possibly on trying to reduce the amount of fish removed by odontocetes from hooks during interactions. This was typically the case for categories *KER_6* and *CRO_5* in which skippers were found to use more but shorter lines, shorter soaking duration and/or higher hauling speed, which are all operational practices identified as minimizing the part of the catch depredated by killer and/or sperm whales (Janc et al., 2018; Tixier et al., 2015c, 2010).

Decisions to keep fishing despite the presence of depredating odontocetes, by limiting the costs of travelling and non-fishing time, may be socio-economically optimal for fishermen on the short term if the exploited patches are productive enough and measures reducing catch

losses enough effective (Guinet et al., 2015; Richard et al., 2017; Tixier, 2012). However, these decisions may generate a number of ecological consequences, which, on the long term, may retroactively and negatively affect the fishing industry. On one hand, as fishing in the presence of whales increases the part of the depredated part of the catch, this behaviour is likely to substantially increase the fishing pressure on fish stocks and may lead to local depletions of the resource. This effect may be especially strong since the amount of depredated fish is often underestimated due to the fact that whales may not only interact with lines during hauling but also during soaking and remove whole fish from hooks when they do so (Janc et al., 2018; Richard et al., 2019; Towers et al., 2018). On the other hand, by allowing increased intake of depredated fish for whales, this fishing behaviour may not only disrupt the natural predatory roles of these species in ecosystems, but also enhance the demographic performances of depredating populations through artificial food provisioning processes (Tixier et al., 2017). Together, increased depletion rates of stocks paired with increased populations of depredating individuals caused by this type of behaviour may, therefore, result in an intensification of the depredation conflict, and in turn, greater socio-economic costs for fishermen in the future with possible major consequences at the ecosystem levels. Indeed killer whales interacting with the fishery at Crozet have a bigger reproductive output than non-interacting ones (Tixier et al., 2017, 2015a) with likely consequences on prey intake and a top-down effect overall trophic system.

In addition to showing an increase of both fishing success and odontocete interaction frequencies with the experience level of skippers, this study also indicated that skippers progressively specialized into one type of behaviour as they gained experience, but this type of behaviour was not necessarily the same across skippers of the same experience level. These findings, which are in line with previous studies reporting high heterogeneity across skippers in other fisheries (Guillotreau et al., 2011, Gaertner et al. 1999), highlight the importance of skippers' perceptions in decision-making processes. While further supporting the importance of accounting for the skipper effect when modelling catch rates in fish stock assessments (Bertrand et al., 2007; Gaertner et al., 1999), understanding these perceptions and associated motivations would be crucial in determining the causality relationships across the range of variables examined as part of this study. Specifically, identifying whether the spatio-temporal and operational components of behaviours generated the observed fishing success and odontocete interaction frequencies, or were implemented in response to these two variables, would allow for a better understanding of what specific decisions lead to optimal fishing in a context of conflict with marine predators. A combination of qualitative surveys and discrete

choice random utility models (RUM) in a socio- and bio-economic simulation modelling framework may be a potential approach to achieve this aim as a next step to the present study (Andersen et al., 2012).

5. CONCLUSION

In summary, this study, by providing a comprehensive description of variables composing the fishing behaviour of skippers, has demonstrated both the diversity and the complexity of decision-making processes in a situation where skippers have to maintain profitability of their activity while experiencing costs from interactions with marine predator species. While in the specific case of Crozet and Kerguelen skippers increasingly prioritized high fishing success over low interactions with killer and sperm whales as they gained fishing experience, this behaviour could be unsustainable over the long-term, both ecologically and economically. However, some skippers were found to implement behaviours aimed to minimize these interactions, and although these behaviours were associated with lower fishing success, they are the ones that should receive particular attention to find the compromises needed for a long-lasting management of the depredation conflict at the socio-ecosystem level. From this study, further research using finer scale modelling approaches (See Text S2 for further discussion) is therefore needed to identify the most optimal of these compromises.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work could not have been possible without the intensive and rigorous contribution of all the fishery observers and fieldworkers from the French fishing vessels collecting the data. We thank the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) and the Réserve Naturelle Nationale des TAAF for supporting the work of the fishery observers. We are also very grateful to Guy Duhamel, Nicolas Gasco and the Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris for undertaking the scientific monitoring and fieldwork. Special thanks to P. Pruvost, A. Martin and C. Chazeau for providing some of the data from the “PECHEKER” database supported by the Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation (Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture). The long-term monitoring of killer whales and sperm whales was supported by program 109, headed by H. Weimerskirch of the French Polar Institute. This work is a part of the OrcaDepred project led by C. Guinet and financed by the Agence National de la Recherche (ANR), the French Ministry of Environment, the Fondation d'Entreprises des Mers Australes and the Syndicat des Armements Réunionnais des

Palangriers Congélateurs (SARPC). The first author was financially supported by a departmental funding allocated directly by the Ministère de l'Éducation Nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (M.E.N.E.S.R) via the campaign doctoral contracts handicap 2015 (Contract n° 2015-5286).

DATA AVAILABILITY

The dataset used in this study, provided by the Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, are not available because they are confidential.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Study conception and design: AJ, CG, PT

Acquisition of data: AJ, CG, PT

Analysis and interpretation of data: AJ, CG, DP, GR, PM, PT

Drafting of manuscript: AJ, CG, DP, GR, PM, PT

Critical revision: AJ, CG, PT

REFERENCES

- Abrahams, M.V., Healey, M.C., 1990. Variation in the Competitive Abilities of Fishermen and its Influence on the Spatial Distribution of the British Columbia Salmon Troll Fleet. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 1116–1121. <https://doi.org/10.1139/f90-129>
- Aleman, F., Álvarez, F., 2003. Determination of effective fishing effort on hake *Merluccius merluccius* in a Mediterranean trawl fishery 10.
- Allen, P.M., McGlade, J.M., 1986. Dynamics of Discovery and Exploitation: The Case of the Scotian Shelf Groundfish Fisheries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, 1187–1200. <https://doi.org/10.1139/f86-148>
- Andersen, B.S., Ulrich, C., Eigaard, O.R., Christensen, A.-S., 2012. Short-term choice behaviour in a mixed fishery: investigating métier selection in the Danish gillnet fishery. *ICES J Mar Sci* 69, 131–143. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr181>
- Arangio, R., 2012. Minimising whale depredation on longline fishing Australian toothfish fisheries. Australian Government-Fisheries Research and Development Corporation 43.
- Arlinghaus, R., Cooke, S.J., 2009. Recreational Fisheries: Socioeconomic Importance, Conservation Issues and Management Challenges. <https://doi.org/10.1002/9781444303179.ch3>
- Aswani, S., 1998. Patterns of marine harvest effort in southwestern New Georgia, Solomon Islands: resource management or optimal foraging? *Ocean & Coastal Management* 40, 207–235.

- Baird, R.W., Stacey, P.J., Duffus, D.A., Langelier, K.M., 2002. An evaluation of gray whale (*Eschrichtius robustus*) mortality incidental to fishing operations in British Columbia, Canada. *Journal of Cetacean Research and Management* 4, 289–296.
- Begossi, A., 1992. The use of optimal foraging theory in the understanding of fishing strategies: A case from Sepetiba Bay (Rio de Janeiro State, Brazil). *Human Ecology* 20, 463–475.
- Béné, C., 1996. Effects of market constraints, the remuneration system, and resource dynamics on the spatial distribution of fishing effort 53, 10.
- Bertrand, S., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, A., Gerlotto, F., 2007. Scale-invariant movements of fishermen: The same foraging strategy as natural predators [WWW Document]. ResearchGate. URL https://www.researchgate.net/publication/6342698_Scale-invariant_movements_of_fishermen_The_same_foraging_strategy_as_natural_predators (accessed 3.18.19).
- Bez, N., Walker, E., Gaertner, D., Rivoirard, J., Gaspar, P., 2011. Fishing activity of tuna purse seiners estimated from vessel monitoring system (VMS) data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68, 1998–2010. <https://doi.org/10.1139/f2011-114>
- Cai, J., Leung, P., Pan, M., Pooley, S., 2005. Economic linkage impacts of Hawaii's longline fishing regulations. *Fisheries Research* 74, 232–242. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.02.006>
- Carpenter, J., Seki, E., 2011. Do social preferences increase productivity? Field experimental evidence from fishermen in Toyama Bay. *Economic Inquiry* 49, 612–630.
- CCAMLR, 2015. Fishery Report 2013: *Dissostichus eleginoides* Kerguelen Islands French EEZ (Division 58.5.1).
- Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129–136. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Cézilly, F., 2005. *Écologie comportementale: cours et questions de réflexion*. Dunod.
- DeMaster, D.P., Fowler, C.W., Perry, S.L., Richlen, M.F., 2001. Predation and competition: The impact of fisheries on marine-mammal populations over the next one hundred years. *Journal of Mammalogy* 82(3), 641–651.
- Deporte, N., Ulrich, C., Mahévas, S., Demanèche, S., Bastardie, F., 2012. Regional métier definition: a comparative investigation of statistical methods using a workflow applied to international otter trawl fisheries in the North Sea. *ICES J Mar Sci* 69, 331–342. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr197>
- Donogue, M., Reeves, R.R., Stone, G.S., 2002. Report of the Workshop on Interactions Between Cetaceans and Longline Fisheries [WWW Document]. URL <http://www.nmfs.noaa.gov/pr/pdfs/interactions/samoa2002.pdf> (accessed 7.18.16).

- Dorn, M., 2001. Fishing behavior of factory trawlers: a hierarchical model of information processing and decision-making. *ICES Journal of Marine Science* 58, 238–252. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.1006>
- Dorn, M.W., 1997. Mesoscale fishing patterns of factory trawlers in the Pacific Hake (*Merluccius productus*) fishery 38, 13.
- Eggert, H. akan, Lokina, R.B., 2007. Small-scale fishermen and risk preferences. *Marine Resource Economics* 22, 49–67.
- Frontier, S., 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr Mar Biol* 23, 253–312.
- Frontier, S., 1983. L'échantillonnage de la diversité spécifique. Stratégie d'échantillonnage en écologie, Frontier et Masson édit.
- Gaertner, D., Pagavino, M., Marcano, J., 1999. Influence of fishers' behaviour on the catchability of surface tuna schools in the Venezuelan purse-seiner fishery in the Caribbean Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 394–406. <https://doi.org/10.1139/f98-191>
- Gaines, S.D., White, C., Carr, M.H., Palumbi, S.R., 2010. Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 18286–18293. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906473107>
- Galili, T., 2015. dendextend: an R package for visualizing, adjusting and comparing trees of hierarchical grouping. *Bioinformatics* 31, 3718–3720.
- Gasco, N., 2013. Déprédation de la légine (*Dissostichus eleginoides*) par les orques (*Orcinus orca*), les cachalots (*Physeter macrocephalus*) et les otaries (*Arctocephalus* spp.) à Kerguelen et Crozet (Océan indien sud). Conséquences sur la gestion de la pêche et évaluation de solutions. Diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- Gasco, N., Tixier, P., Duhamel, G., Guinet, C., 2015. Comparison of two methods to assess fish losses due to depredation by killer whales and sperm whales on demersal longlines. *CCAMLR Science* 22, 1–14.
- Gilman, E., Brothers, N., McPherson, G., Dalzell, P., 2007. A review of cetacean interactions with longline gear. *Journal of Cetacean Research and Management* 8, 215.
- Gilman, E., Clarke, S., Brothers, N., Alfaro-Shigueto, J., Mandelman, J., Mangel, J., Petersen, S., Piovano, S., Thomson, N., Dalzell, P., Donoso, M., Goren, M., Werner, T., 2008. Shark interactions in pelagic longline fisheries. *Marine Policy* 32, 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2007.05.001>
- Guillotreau, P., Salladarré, F., Dewals, P., Dagorn, L., 2011. Fishing tuna around Fish Aggregating Devices (FADs) vs free swimming schools: Skipper decision and other determining factors. *Fisheries Research* 109, 234–242. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.02.007>
- Guinet, C., Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., 2015. Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences

- of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. *ICES J Mar Sci* 72, 1587–1597. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu221>
- Hamer, D.J., Childerhouse, S.J., Gales, N.J., 2012. Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: A review of available literature and of potential solutions. *Marine Mammal Science* 28, E345–E374. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2011.00544.x>
- Hamer, D.J., Ward, T.M., McGarvey, R., 2008. Measurement, management and mitigation of operational interactions between the South Australian Sardine Fishery and short-beaked common dolphins (*Delphinus delphis*). *Biological Conservation* 141, 2865–2878. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.08.024>
- He, X., Bigelow, K.A., Boggs, C.H., 1997. Groupe analysis of longline sets and fishing strategies within the Hawaii-based fishery. *Fisheries Research* 31, 147–158. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(96\)00564-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(96)00564-4)
- Hilborn, R., 1985. Fleet Dynamics and Individual Variation: Why Some People Catch More Fish than Others. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 2–13. <https://doi.org/10.1139/f85-001>
- Holley, J.-F., Marchal, P., 2004. Fishing strategy development under changing conditions: examples from the French offshore fleet fishing in the North Atlantic. *ICES J Mar Sci* 61, 1410–1431. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.08.010>
- Janc, A., Richard, G., Guinet, C., Arnould, J.P.Y., Villanueva, M.C., Duhamel, G., Gasco, N., Tixier, P., 2018. How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries? *Fisheries Research* 206, 14–26. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.04.019>
- Johannes, R.E., Hviding, E., 2002. Le savoir traditionnel des pêcheurs du lagon de Marovo (Îles Salomon) concernant le comportement grégaire des poissons 8.
- Johnson, R.A., Wichern, D.W., 2007. *Applied multivariate statistical analysis*, 6. ed. ed. Pearson/Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Jolliffe, D., Ziliak, J.P. (Eds.), 2008. *Income Volatility and Food Assistance in the United States*. W.E. Upjohn Institute. <https://doi.org/10.17848/9781435684126>
- Joo, R., Salcedo, O., Gutierrez, M., Fablet, R., Bertrand, S., 2015. Defining fishing spatial strategies from VMS data: Insights from the world's largest monospecific fishery. *Fisheries Research* 164, 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.12.004>
- Kassambara, A., Mundt, F., 2016. *Factoextra*. Extract and visualize the results of Multivariate Data Analyses [<https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>].
- Labadie, G., Tixier, P., Barbraud, C., Fay, R., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2018. First demographic insights on historically harvested and poorly known male sperm whale populations off the Crozet and Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/mms.12469>
- Lauriano, G., Caramanna, L., Scarnò, M., Andaloro, F., 2009. An overview of dolphin depredation in Italian artisanal fisheries. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89, 921–929. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000393>

- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR : An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Legendre, L., 1984. *Ecologie unmerique*. Tome 1: Le traitement multiple des donnes ecologiques. Tome 2: La structure des donnees ecologiques. Collection d'ecologie 12.
- Lewy, P., Vinther, M., 1994. Identification of Danish North Sea trawl fisheries. *ICES J Mar Sci* 51, 263–272. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1994.1027>
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist* 100, 603–609.
- Maccarrone, V., Buffa, G., Di Stefano, V., Filiciotto, F., Mazzola, S., Buscaino, G., 2014. Economic Assessment of Dolphin Depredation Damages and Pinger Use in Artisanal Fisheries in the Archipelago of Egadi Islands (Sicily). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 14, 173–181.
- Mandelman, J.W., Cooper, P.W., Werner, T.B., Lagueux, K.M., 2008. Shark bycatch and depredation in the U.S. Atlantic pelagic longline fishery. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18, 427–442. <https://doi.org/10.1007/s11160-008-9084-z>
- Marchal, P., Andersen, B., Bromley, D., Iriondo, A., Mahévas, S., Quirijns, F., Rackham, B., Santurtún, M., Tien, N., Ulrich, C., 2006. Improving the definition of fishing effort for important European fleets by accounting for the skipper effect. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 510–533. <https://doi.org/10.1139/f05-238>
- Martin, A., Pruvost, P., 2007. Pecheker, relational database for analysis and management of fisheries and related biological data from the French Southern Ocean fisheries monitoring scientific programs. *Muséum National d'Histoire Naturelle*.
- McCay, B.J., 1981. Optimal foragers or political actors? Ecological analyses of a New Jersey fishery. *American Ethnologist* 8, 356–382.
- Odum, E.P., 1969. *The Strategy of Ecosystem Development*. Boletín CF+S.
- Palmer, M., Quetglas, A., Guijarro, B., Moranta, J., Ordines, F., Massutí, E., 2009. Performance of artificial neural networks and discriminant analysis in predicting fishing tactics from multispecific fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66, 224–237. <https://doi.org/10.1139/F08-208>
- Parsons, G.R., 2003. The Travel Cost Model, in: Champ, P.A., Boyle, K.J., Brown, T.C. (Eds.), *A Primer on Nonmarket Valuation, The Economics of Non-Market Goods and Resources*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 269–329. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0826-6_9
- Pelletier, D., Ferraris, J., 2000. A multivariate approach for defining fishing tactics from commercial catch and effort data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57, 51–65. <https://doi.org/10.1139/cjfas-57-1-51>
- Peterson, M.J., Carothers, C., 2013. Whale interactions with Alaskan sablefish and Pacific halibut fisheries: Surveying fishermen perception, changing fishing practices and mitigation. *Marine Policy* 42, 315–324. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2013.04.001>

- Peterson, M.J., Mueter, F., Criddle, K., Haynie, A.C., 2014. Killer Whale Depredation and Associated Costs to Alaskan Sablefish, Pacific Halibut and Greenland Turbot Longliners. *PLoS ONE* 9, e88906. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088906>
- Peterson, M.J., Mueter, F., Hanselman, D., Lunsford, C., Matkin, C., Fearnbach, H., 2013. Killer whale (*Orcinus orca*) depredation effects on catch rates of six groundfish species: implications for commercial longline fisheries in Alaska. *ICES Journal of Marine Science* 70, 1220–1232. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst045>
- Pielou, E.C., 1975. Ecological diversity.
- Pielou, E.C., 1969. An introduction to mathematical ecology. An introduction to mathematical ecology.
- Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., LINDSTRØM, U., Vaz, S., 2011. Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach: Spatial distribution of fish populations. *Fisheries Oceanography* 20, 1–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2010.00546.x>
- R Core Team, 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Read, A.J., 2008. The looming crisis: interactions between marine mammals and fisheries. *Journal of Mammalogy* 89, 541–548.
- Richard, G., 2019. Behavioural ecology of fishermen and odontocetes in a depredation context [WWW Document]. ResearchGate. URL https://www.researchgate.net/publication/331097042_Behavioural_ecology_of_fishermen_and_odontocetes_in_a_depredation_context (accessed 3.19.19).
- Richard, G., Bonnel, J., Tixier, P., Arnould, J.P.Y., Janc, A., Guinet, C., 2019. Evidence of deep-sea interactions between toothed whales and longlines. *Ambio*. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01182-1>
- Richard, G., Guinet, C., Bonnel, J., Gasco, N., Tixier, P., 2017. Do commercial fisheries display optimal foraging? The case of longline fishers in competition with odontocetes [WWW Document]. ResearchGate. URL https://www.researchgate.net/publication/318664924_Do_commercial_fisheries_display_optimal_foraging_The_case_of_longline_fishers_in_competition_with_odontocetes (accessed 3.19.19).
- Roche, C., Guinet, C., Gasco, N., Duhamel, G., 2007. Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones: an assessment of depredation levels. *CCAMLR Science* 14, 67–82.
- Rodríguez, M.G., 2003. Characterisation and standardisation of a red shrimp *Aristeus antennatus*, (Risso, 1816) fishery off the Alicante gulf (SE Spain). *Scientia Marina* 67, 63–74.
- Rogers, J.B., Pikitch, E.K., 1992. Numerical Definition of Groundfish Assemblages Caught Off the Coasts of Oregon and Washington Using Commercial Fishing Strategies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 2648–2656. <https://doi.org/10.1139/f92-293>

- Salas, S., Gaertner, D., 2004. The behavioural dynamics of fishers: management implications. *Fish and Fisheries* 5, 153–167. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00146.x>
- Shrestha, R.K., Seidl, A.F., Moraes, A.S., 2002. Value of recreational fishing in the Brazilian Pantanal: a travel cost analysis using count data models. *Ecological Economics* 42, 289–299. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(02\)00106-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(02)00106-4)
- Simpson, S.D., Jennings, S., Johnson, M.P., Blanchard, J.L., Schön, P.-J., Sims, D.W., Genner, M.J., 2011. Continental Shelf-Wide Response of a Fish Assemblage to Rapid Warming of the Sea. *Current Biology* 21, 1565–1570. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.016>
- Straley, J., O’Connell, V., Liddle, J., Thode, A., Wild, L., Behnken, L., Falvey, D., Lunsford, C., 2015. Southeast Alaska Sperm Whale Avoidance Project (SEASWAP): a successful collaboration among scientists and industry to study depredation in Alaskan waters. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1598–1609. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv090>
- Straley, J., Schorr, G., Thode, A., Calambokidis, J., Lunsford, C., Chenoweth, E., O’Connell, V., Andrews, R., 2014. Depredating sperm whales in the Gulf of Alaska: local habitat use and long distance movements across putative population boundaries. *Endangered Species Research* 24, 125–135. <https://doi.org/10.3354/esr00595>
- Tixier, Burch, P., Richard, G., Olsson, K., Welsford, D., Lea, M.-A., Hindell, M.A., Guinet, C., Janc, A., Gasco, N., Duhamel, G., Villanueva, M.C., Suberg, L., Arangio, R., Söffker, M., Arnould, J.P.Y., 2019. Commercial fishing patterns influence odontocete whale-longline interactions in the Southern Ocean. *Scientific Reports* 9, 1904. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36389-x>
- Tixier, P., 2012. Déprédation par les orques (*Orcinus orca*) et les cachalots (*Physeter macrocephalus*) sur les palangriers à la légine australe dans la ZEE de l’archipel de Crozet.
- Tixier, P., Authier, M., Gasco, N., Guinet, C., 2015a. Influence of artificial food provisioning from fisheries on killer whale reproductive output: Artificial food provisioning and killer whale reproduction. *Animal Conservation* 18, 207–218. <https://doi.org/10.1111/acv.12161>
- Tixier, P., Barbraud, C., Pardo, D., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2017. Demographic consequences of fisheries interaction within a killer whale (*Orcinus orca*) population. *Marine Biology* 164. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3195-9>
- Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2016. Depredation of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) by two sympatrically occurring killer whale (*Orcinus orca*) ecotypes: Insights on the behavior of the rarely observed type D killer whales. *Marine Mammal Science* n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/mms.12307>
- Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G., Viviant, M., Authier, M., Guinet, C., 2010. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet islands Exclusive Economic Zone: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. *CCAMLR Science* 17, 179–195.
- Tixier, P., Giménez, J., Reisinger, R., Méndez-Fernandez, P., Arnould, J., Cherel, Y., Guinet, C., 2019. Importance of toothfish in the diet of generalist subantarctic killer whales:

implications for fisheries interactions. *Marine Ecology Progress Series* 613, 197–210. <https://doi.org/10.3354/meps12894>

Tixier, P., Vacquie Garcia, J., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2015b. Mitigating killer whale depredation on demersal longline fisheries by changing fishing practices. *ICES Journal of Marine Science* 72, 1610–1620. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu137>

Towers, J.R., Tixier, P., Ross, K.A., Bennett, J., Arnould, J.P., Pitman, R.L., Durban, J.W., Northridge, H. editor: S., 2018. Movements and dive behaviour of a toothfish-depredating killer and sperm whale. *ICES Journal of Marine Science* 76, 298–311.

Tzanatos, E., Somarakis, S., Tserpes, G., Koutsikopoulos, C., 2006. Identifying and classifying small-scale fisheries métiers in the Mediterranean: A case study in the Patraikos Gulf, Greece. *Fisheries Research* 81, 158–168.

Vázquez-Rowe, I., Tyedmers, P., 2013. Identifying the importance of the “skipper effect” within sources of measured inefficiency in fisheries through data envelopment analysis (DEA). *Marine Policy* 38, 387–396.

Ward, J.H., 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association* 58, 236. <https://doi.org/10.2307/2282967>

Werner, T.B., Northridge, S., Press, K.M., Young, N., 2015. Mitigating bycatch and depredation of marine mammals in longline fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 72, 1576–1586. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv092>

Yukhov, V.N., 1972. The range of fish of the genus *Dissostichus* (fam. *Nototherniidae*) in Antarctic waters of the Indian Ocean. *Journal of Ichthyology* 12, 346–347.

Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science & Business Media.

Zuur, A.F., Hilbe, J.M., Ieno, E.N., 2013. *A beginner’s Guide to GLM and GLMM with R : A frequentist and Bayesian perspective for ecologists*. Highland Statistics, Newburgh.

Table 1. Description and statistical summary of 16 fishing trip descriptors (used for the identification of fishing behaviours) and optimality indicators (*e.g.*, fishing success, odontocete interaction frequencies and skipper's experience). Means and standard deviations were calculated between observations (*i.e.*, fishing trips) for the two study EEZs: Crozet and Kerguelen.

		KERGUELEN (N = 196 fishing trips)			CROZET (N = 149 fishing trips)	
		Unit	Mean ± SD	Range	Mean ± SD	Range
Temporal descriptors	<i>Prop.set.time</i>	%	8.9 ± 1.8	3.1 – 14.1	7.5 ± 1.6	2.1 – 13.5
	<i>Prop.haul.time</i>	%	47.7 ± 7.9	20.2 – 63.0	40.1 ± 10.1	12.3 – 61.4
	<i>Prop.travel.time</i>	%	43.3 ± 9.3	24.7 – 76.6	52.2 ± 11.5	28.0 – 85.5
Spatial descriptors	<i>Spatial.extent</i>	nb of patches/day	0.4 ± 0.1	0.1 – 0.9	0.6 ± 0.2	0.1 – 1.5
	<i>Density.FE</i>	nb of hooks (x 10 ³)/patch	63 ± 20	25 – 150	37 ± 21	10 – 156
	<i>Travel.distance.per.day</i>	km/day	76.6 ± 20.8	21.0 – 147.8	110.2 ± 45.2	17.8 – 235.6
	<i>Inter.set.distance</i>	km	5.3 ± 1.8	2.6 – 12.6	7.8 ± 4.2	3.2 – 50.9
	<i>Set.haul.distance</i>	km	18.6 ± 4.9	9.5 – 35.2	29.5 ± 15.7	6.4 – 81.8
	<i>Inter.haul.distance</i>	km	11.0 ± 3.4	4.7 – 22.0	16.7 ± 9.6	3.2 – 50.9
	<i>Haul.set.distance</i>	km	40.2 ± 14.4	9.1 – 90.2	44.5 ± 24.0	5.8 – 182.4
	<i>Ratio.hauling/setting</i>	without unit	2.2 ± 0.6	1.1 – 4.4	2.3 ± 0.8	0.6 – 6.5
Operational descriptors	<i>Nb.longlines.per.day</i>	nb of lines set/day	2.6 ± 0.6	0.8 – 4.3	3.0 ± 0.8	0.9 – 5.9
	<i>Length.longline</i>	km	10.4 ± 2.5	5.0 – 17.1	7.6 ± 2.2	3.6 – 17.2
	<i>Depth</i>	m	1188 ± 176	729 – 1802	1119 ± 243	617 – 1702
	<i>Soaking.time</i>	h/longline	22.9 ± 4.9	14.2 – 50.3	26.0 ± 9.9	10.9 – 53.4
	<i>Hauling.speed</i>	nb of hooks/min	32.0 ± 5.0	18.4 – 45.1	32.3 ± 6.6	17.5 – 51.8
Biomass.per.day		t/day	4.9 ± 1.5	1.7 – 10.0	2.8 ± 2.1	0.3 – 14.6
Prop.days.sw.only		%	41 ± 21	0 – 94	25 ± 19	0 – 85
Prop.days.kw		%	0.4 ± 1	0 – 9	47 ± 22	0 – 100
Experience		nb of trips	10.8 ± 7.1	1 – 26	8.2 ± 5.3	1 – 20

Table 2. Synthesis of fishing behaviour categories and their respective optimality indicators (e.g., fishing success, odontocete interaction frequencies and skipper’s experience) for each identified fishing behaviour category at the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips). “+++ / ---” indicate a significantly positive / negative difference ($P < 0.05$) in values between the fishing behaviour and the set of fishing trips, “+ / -” indicate a positive / negative difference but no significant ($0.05 < P < 0.10$), and “ns” indicate no difference. See Table S2 for more details on student t-test comparisons, and Figures S5a. and S6a. for visualizing boxplots of each fishing trip descriptor.

		<i>KER_1</i>	<i>KER_2</i>	<i>KER_3</i>	<i>KER_4</i>	<i>KER_5</i>	<i>KER_6</i>
Temporal descriptors	<i>Prop.set.time</i>	+++	+++	---	---	ns	+++
	<i>Prop.haul.time</i>	+++	+++	---	---	ns	---
	<i>Prop.travel.time</i>	---	---	+++	+++	ns	+++
Spatial descriptors	<i>Spatial.extent</i>	---	---	---	+++	+++	+++
	<i>Density.FE</i>	+++	+++	ns	---	---	---
	<i>Travel.distance.per.day</i>	---	---	---	ns	+++	+++
	<i>Inter.set.distance</i>	---	---	ns	ns	ns	+++
	<i>Set.haul.distance</i>	---	---	ns	ns	+++	+++
	<i>Inter.haul.distance</i>	ns	---	---	ns	+++	+++
	<i>Haul.set.distance</i>	ns	---	+++	+++	ns	+++
Operational descriptors	<i>Ratio.hauling/setting</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<i>Nb.longlines.per.day</i>	---	+++	---	+++	+++	+++
	<i>Length.longline</i>	+++	---	ns	---	ns	ns
	<i>Depth</i>	ns	ns	ns	+++	ns	ns
	<i>Soaking.time</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<i>Hauling.speed</i>	ns	---	ns	---	+++	+++
Biomass.per.day		ns	+	---	---	+	+++
Prop.days.sw.only		ns	ns	---	+	+++	ns
Experience		ns	ns	ns	-	ns	+

Table 3. Synthesis of fishing behaviour categories and their respective optimality indicators (e.g., fishing success, odontocete interaction frequencies and skipper’s experience) for each identified fishing behaviour category at the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips). “+++ / ---” indicate a significantly positive / negative difference ($p < 0.05$) in values between the fishing behaviour and the set of fishing trips, “+ / -” indicate a positive / negative difference but not significant ($0.05 < P < 0.10$), and “ns” indicate no difference. See Table S3 for more details on student t-test comparisons, and Figures S5b. and S6b. for visualizing boxplots of each fishing trip descriptor.

		<i>CRO_1</i>	<i>CRO_2</i>	<i>CRO_3</i>	<i>CRO_4</i>	<i>CRO_5</i>	<i>CRO_6</i>	<i>CRO_7</i>
Temporal descriptors	<i>Prop.set.time</i>	---	---	+++	ns	ns	ns	+++
	<i>Prop.haul.time</i>	---	---	+++	---	---	ns	+++
	<i>Prop.travel.time</i>	+++	+++	---	+++	+++	ns	---
Spatial descriptors	<i>Spatial.extent</i>	+++	+++	ns	ns	ns	ns	---
	<i>Density.FE</i>	---	---	ns	ns	ns	ns	+++
	<i>Travel.distance.per.day</i>	+++	+++	---	ns	ns	ns	---
	<i>Inter.set.distance</i>	+++	+++	---	ns	ns	ns	---
	<i>Set.haul.distance</i>	+++	+++	---	ns	---	ns	---
	<i>Inter.haul.distance</i>	+++	+++	---	ns	---	ns	---
	<i>Haul.set.distance</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Operational descriptors	<i>Ratio.hauling/setting</i>	ns	+++	---	ns	ns	ns	ns
	<i>Nb.longlines.per.day</i>	+++	ns	+++	ns	+++	---	---
	<i>Length.longline</i>	---	---	---	---	---	+++	+++
	<i>Depth</i>	ns	ns	---	ns	---	+++	+++
	<i>Soaking.time</i>	+++	+++	---	ns	---	ns	---
	<i>Hauling.speed</i>	+++	+++	---	ns	+++	---	---
Biomass.per.day		-	-	+	-	+++	---	ns
Prop.days.sw.only		-	ns	ns	+	-	ns	-
Prop.days.kw.only		+	ns	+	---	+++	---	ns
Experience		ns	+	-	-	+	ns	ns

Figure legends

Figure 1. Distribution of longline sets hauled in presence of sperm whales as the only depredating species (grey circles) and depredating killer whales whatever the presence of sperm whales (black circles) and fishing grounds ($0.1^\circ \times 0.1^\circ$ squares in which at least one set was hauled over the 2003 – 2017 period – light grey squares) in: a. the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips) and b. the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips).

Figure 2. Projection of 16 fishing trip descriptors and observations (*i.e.*, fishing trips) in the principal component space: a. first (on the horizontal axis) and second (on the vertical axis) components, b. first (on the horizontal axis) and third (on the vertical axis) components, c. second (on the horizontal axis) and third (on the vertical axis) components for the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips) and d. first (on the horizontal axis) and second (on the vertical axis) components for the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips). Observations are colored depending on the reference fishing behaviour category obtained from the hierarchical groupe analysis. Ellipses represent 95 % confidence interval around groupe means.

Figure 3. Linear regression lines of the relationship between a. Shannon's diversity index (H) and b. Pielou's equitability index (J) depicting temporal changes in fishing practices and skipper's experience at Kerguelen (N = 196 fishing trips, grey points and line) and at Crozet (N = 149 fishing trips, black points and line). See Tables S4, S5 and Figures S7, S8 for more details on numerical outputs and validation plots for linear regression models.

Figure 1.

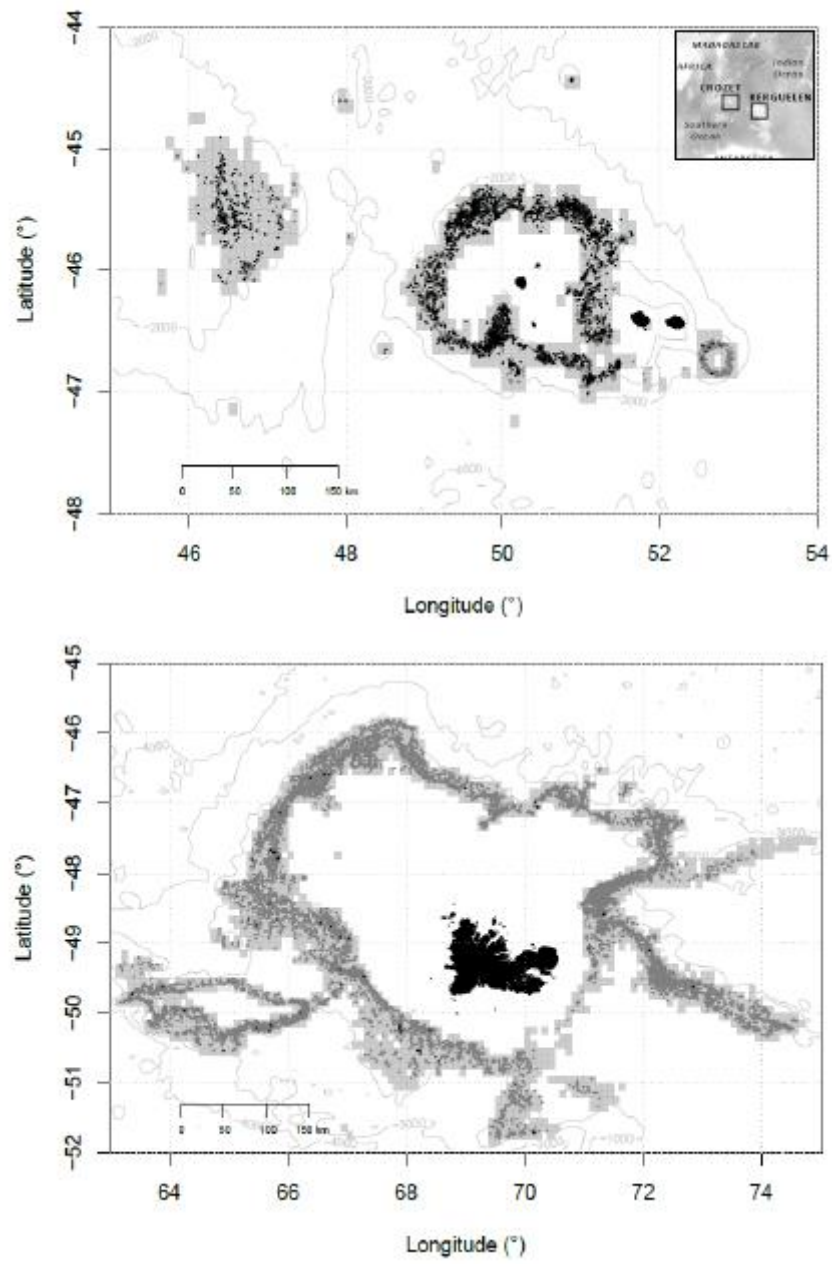


Figure 2.

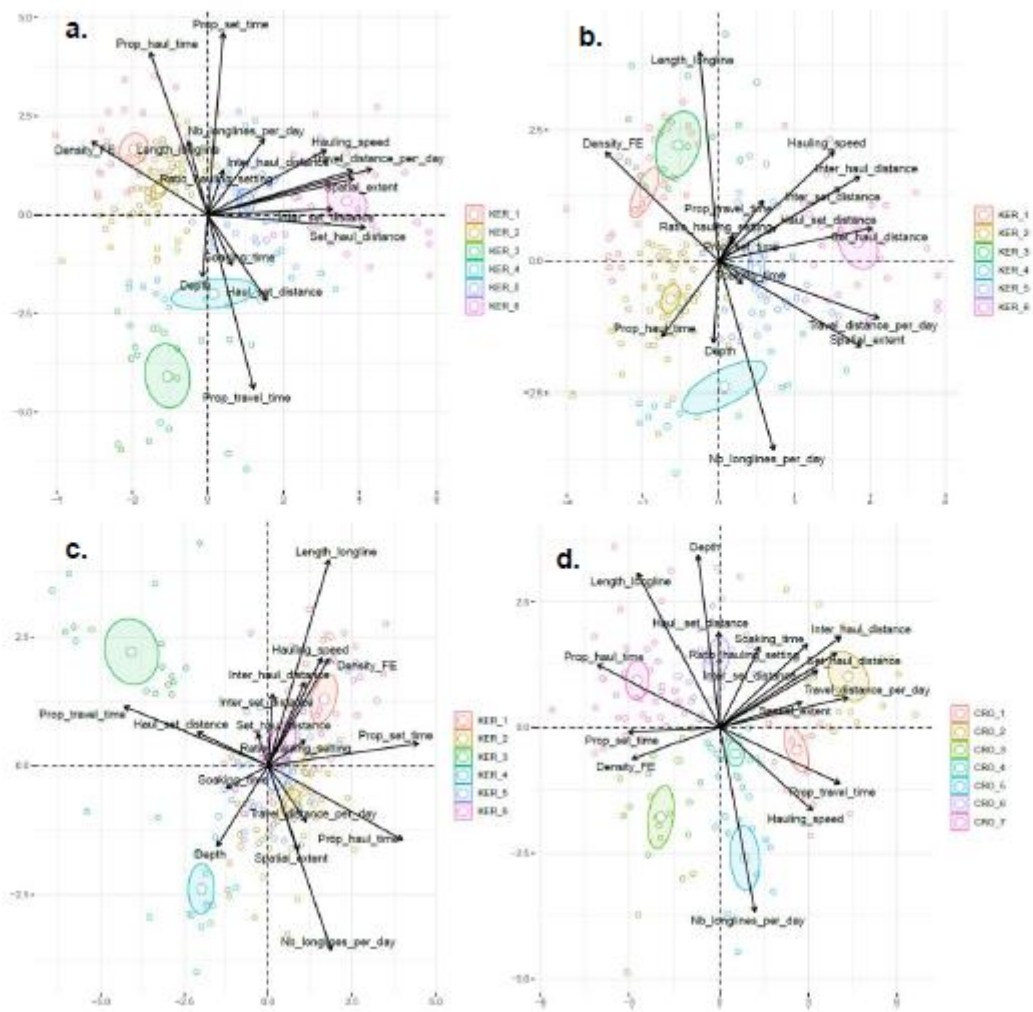
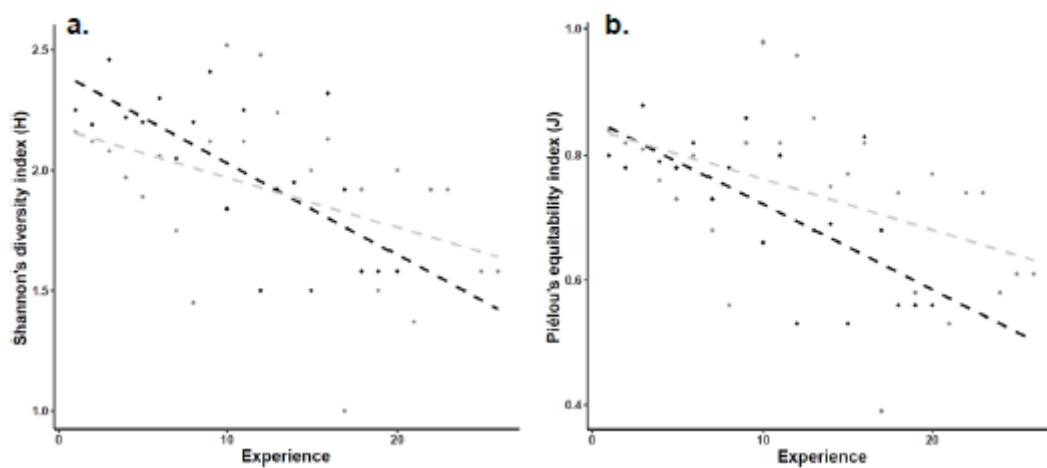


Figure 3.



Annexe 4 : Données supplémentaires de Janc et al. (2019)

Fishing behaviours and the skipper effect in decision-making processes when facing depredation by marine predators.

Behaviour fishermen and depredation.

Anaïs JANC ^{1*}, Christophe GUINET ¹, David PINAUD ¹, Gaëtan RICHARD ², Pascal MONESTIEZ ^{1,3}, and Paul TIXIER ⁴

¹ Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 – CNRS and Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France

² Lab-STICC UMR 6285, ENSTA Bretagne, 2 rue François Verny, 29806 Brest Cedex 9, France

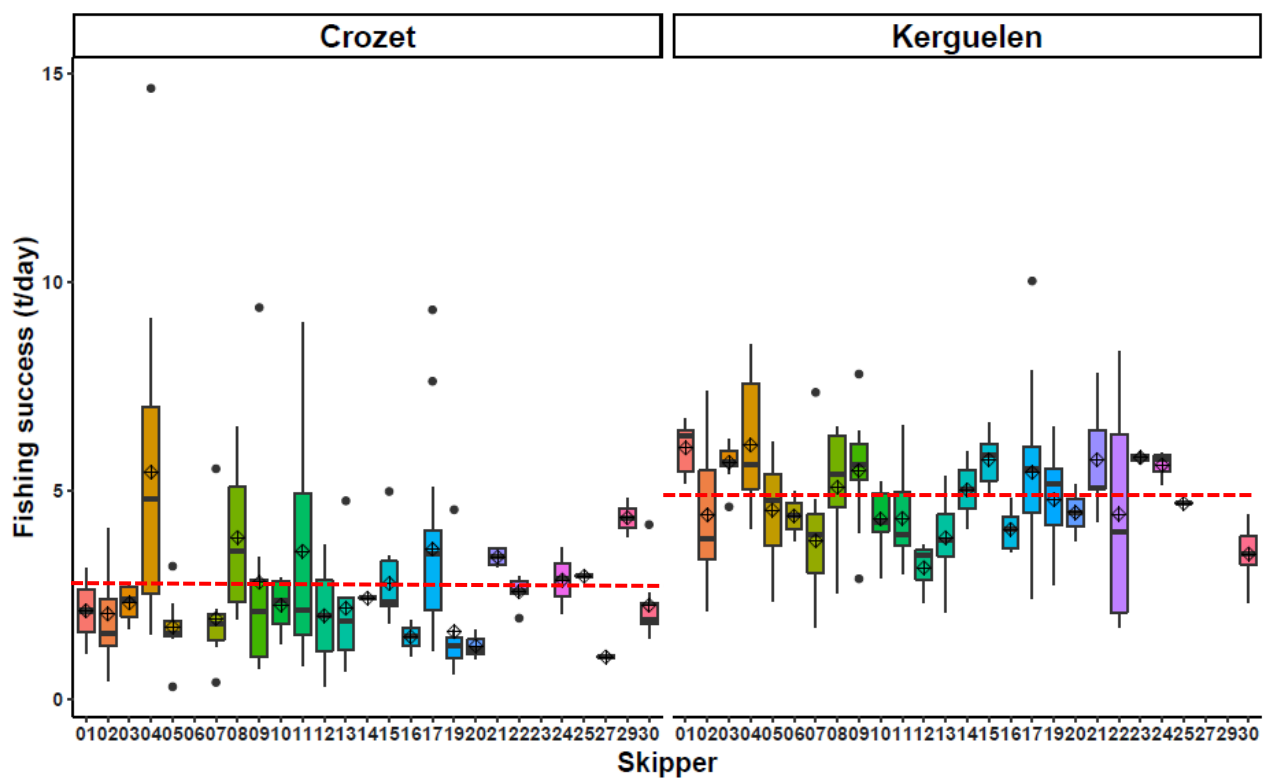
³ Biostatistiques et Processus spatiaux (BioSP), INRA, 84914 Avignon, France

⁴ School of Life and Environmental Sciences (Burwood Campus), Deakin University, 221 Burwood Highway, Burwood, VIC 3125, Australia

*Corresponding author: anais.janc@gmail.com

September 19, 2019

Figure S1. Boxplots of fishing success per fishing trip for each skipper at Kerguelen (N = 196 fishing trips) and Crozet (N = 149 fishing trips). Outliers, skipper mean and sample mean values are represented by the black dots, black diamonds and red dashed lines, respectively.



values are represented by the black dots, black diamonds and red dashed lines, respectively.

Figure S2. Boxplots of the frequency of interactions with odontocetes (as a proportion of the fishing days) per fishing trip for each skipper with: only sperm whales (*Prop.days.sw.only*) and killer whales whether sperm whales were also present or no (*Prop.days.kw*) at Kerguelen (N = 196 fishing trips) and Crozet (N = 149 fishing trips). Outliers, skipper mean and sample mean values are represented by the black dots, black diamonds and red dashed lines, respectively.

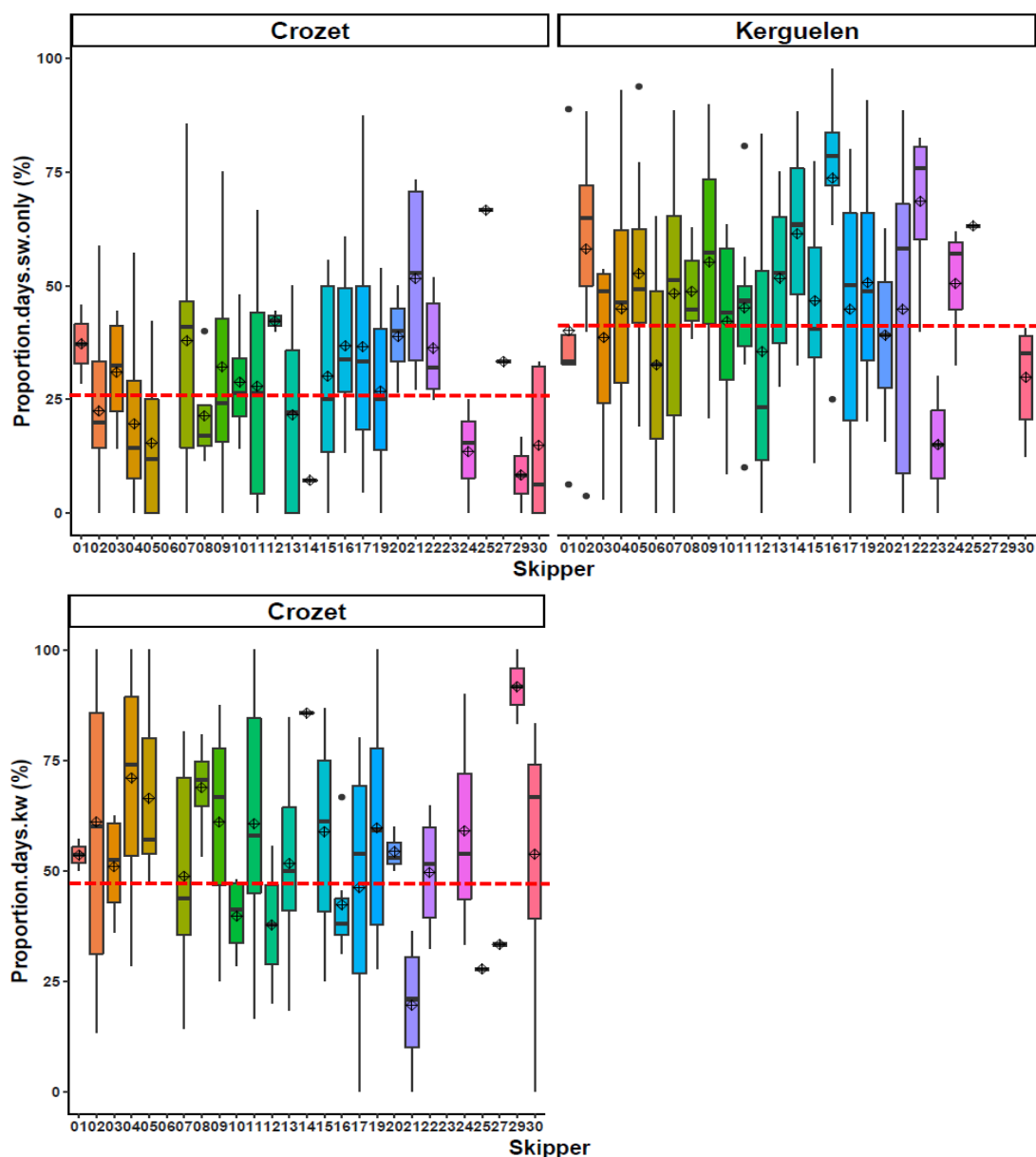


Figure S3. Percentage of the variance explained by each principal component for a. the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips) and b. the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips). The first three and two principal components were retained for the Kerguelen and Crozet EEZs, respectively.

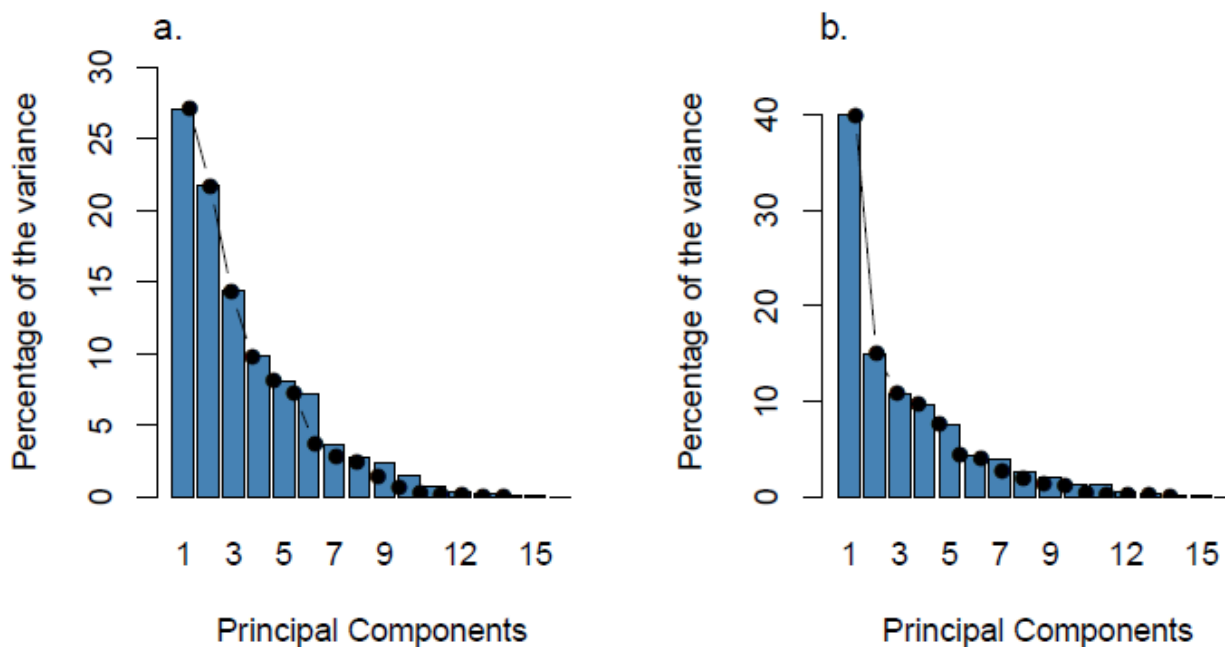


Figure S4. Dendrograms of the hierarchical group analysis conducted on fishing trips with: a. 6 groups for the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips) and b. 7 groups for the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips). The Ward's hierarchical grouping method and the Euclidean distance function were used over the retained principal components obtained in previous principal component analysis (see Figure 2 and Figure S3). The inertia recorded for each group is shown (top right). Associated reference and color, and composition of fishing trips are specified for each fishing behaviour category. See Tables S2 and S3 for more details on the statistical description of fishing behaviour categories for the Crozet and Kerguelen EEZs, respectively.

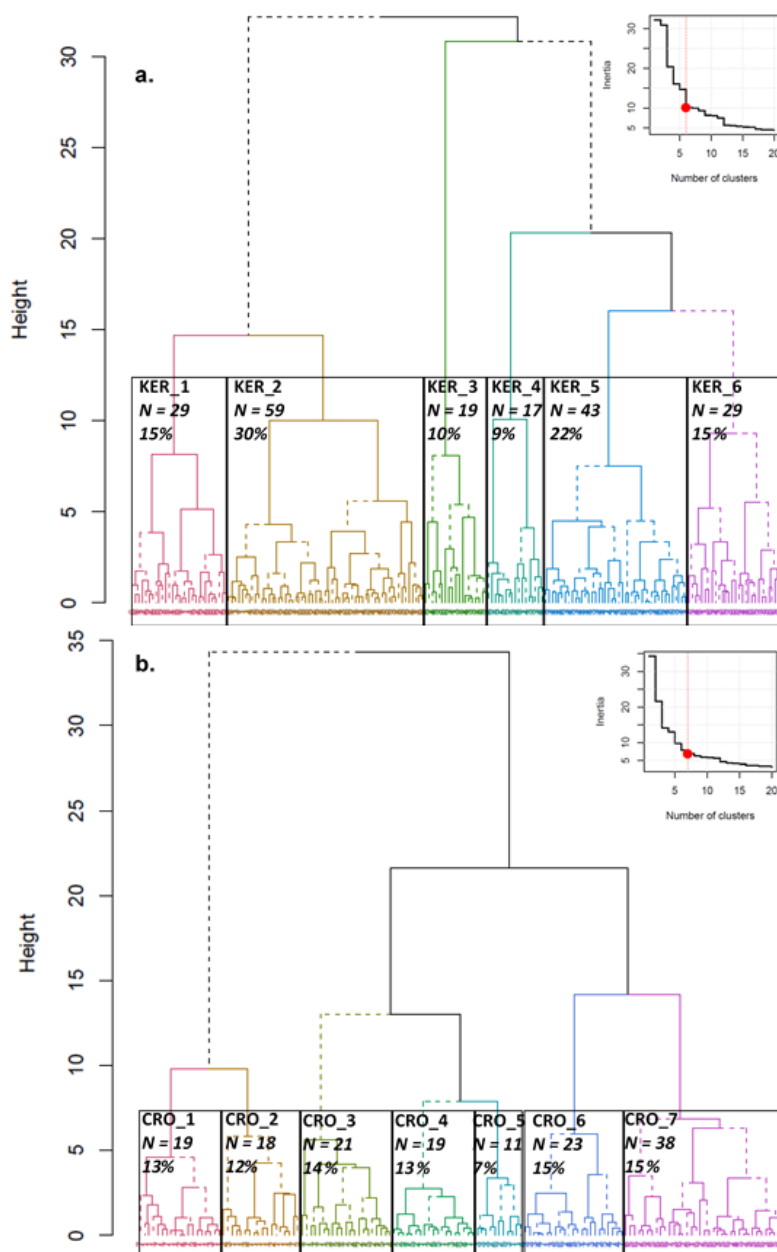
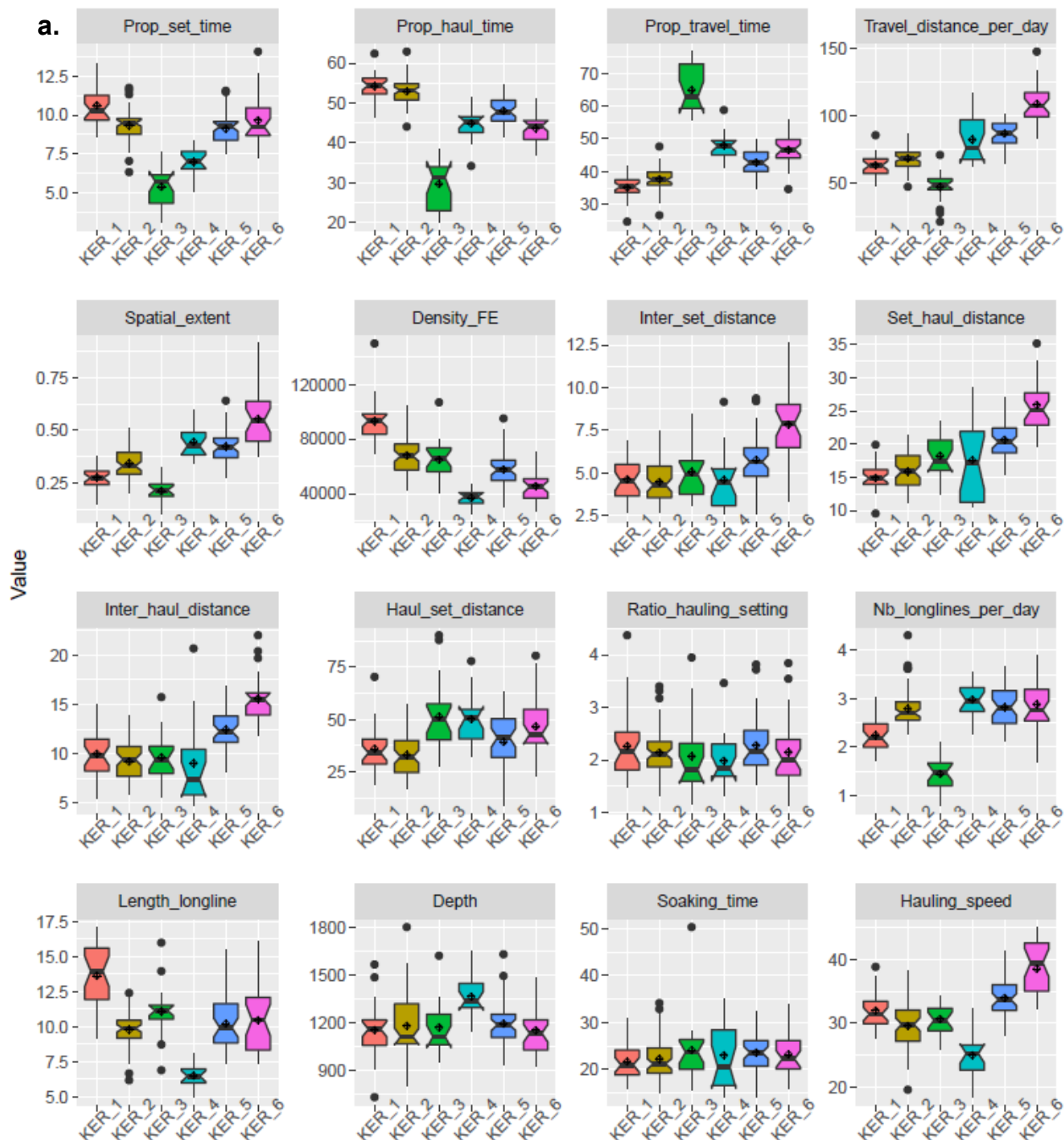


Figure S5. Boxplots of fishing trip descriptor values for each fishing behaviour category for a. the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips) and b. the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips). Outliers and groupe mean values are represented by the black dots and diamonds, respectively.



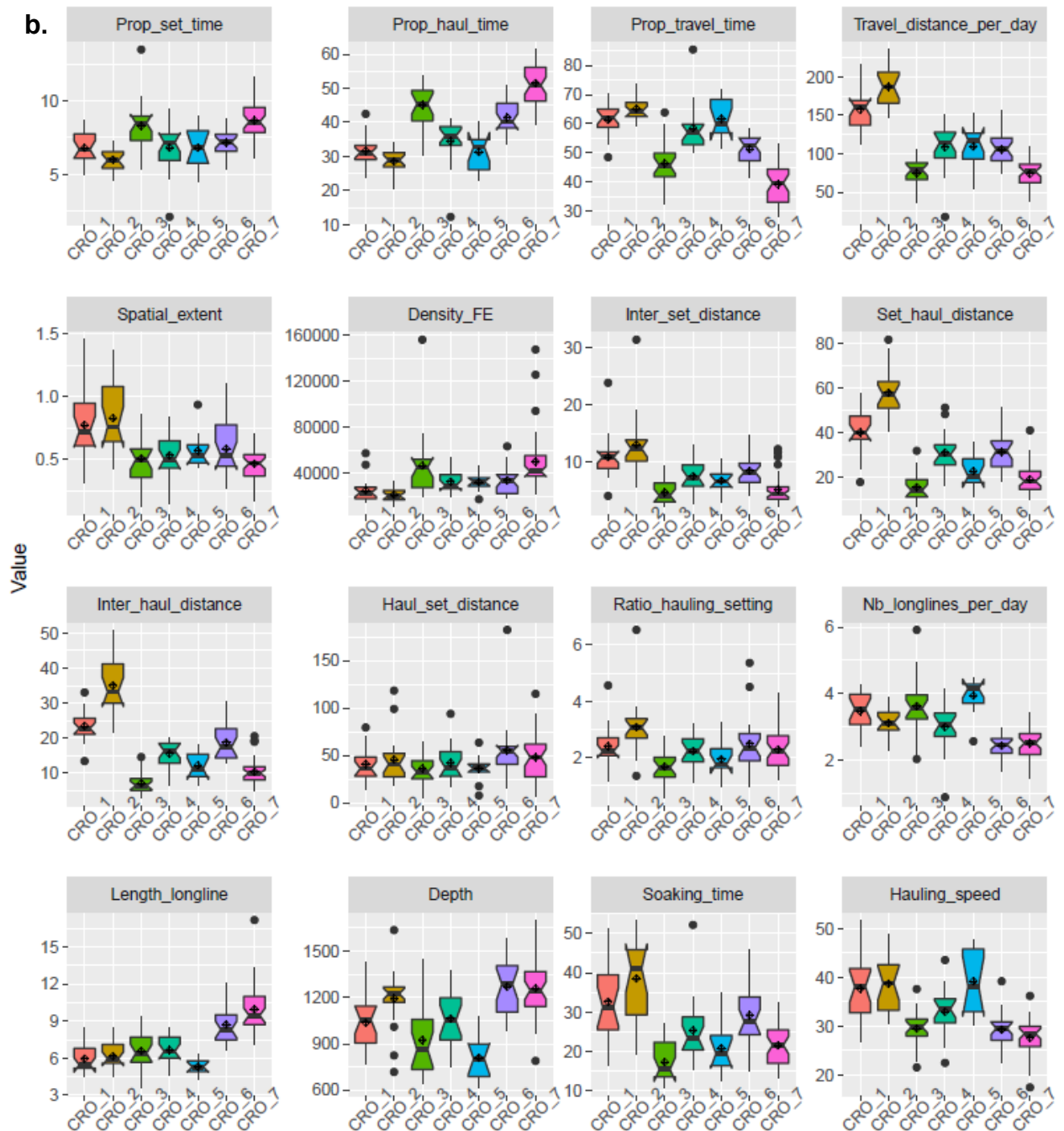


Figure S6. Boxplots of skippers' experience, fishing success and odontocete interaction frequencies for each fishing behaviour category for a. the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips) and b. the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips). Outliers, groupe mean and sample mean values are represented by the black dots, black diamonds and red dashed lines, respectively.

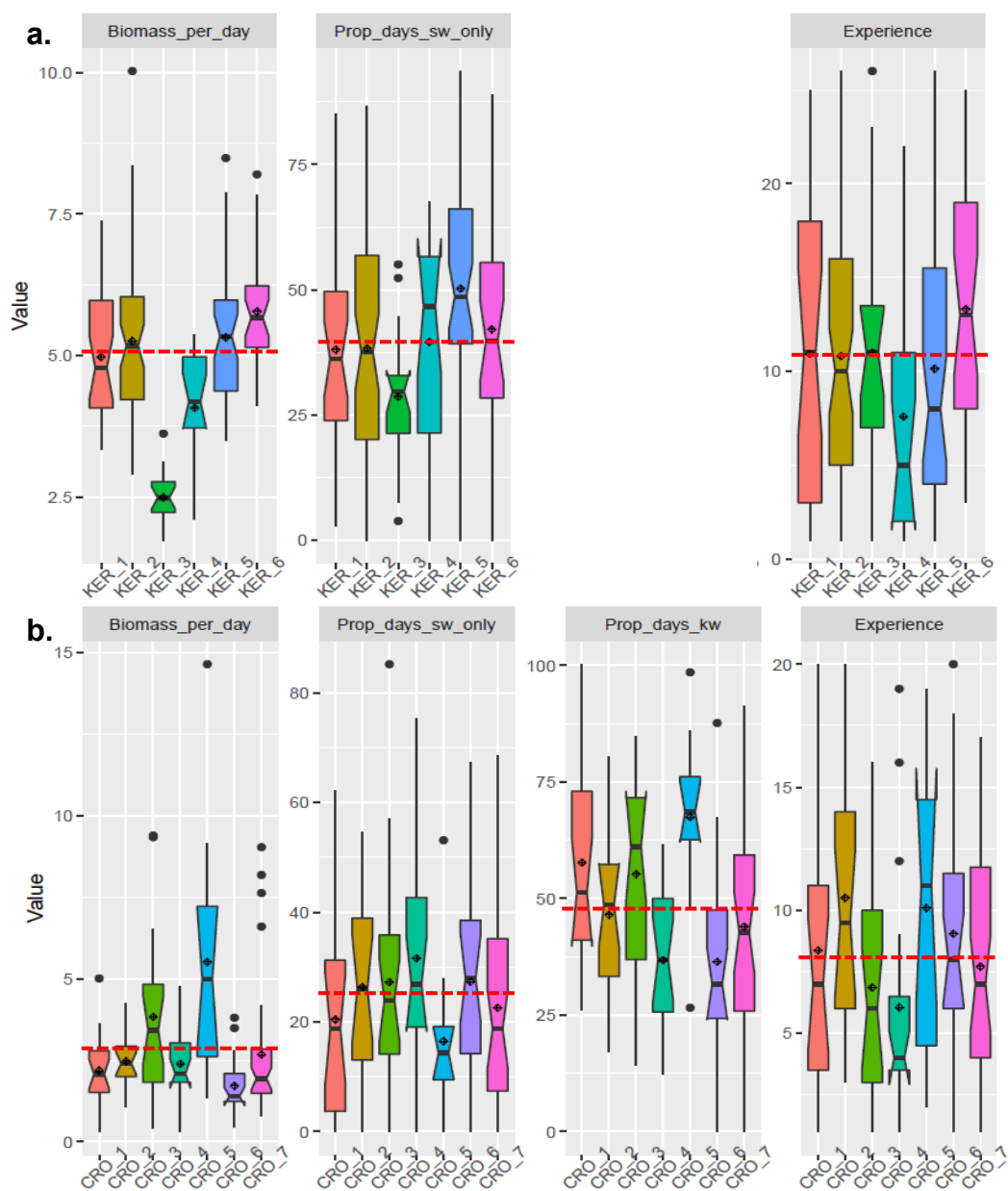


Figure S7. Validation plots for the linear regression model fitted to the Shannon's diversity index (H). See Table S4 for more details on numerical outputs.

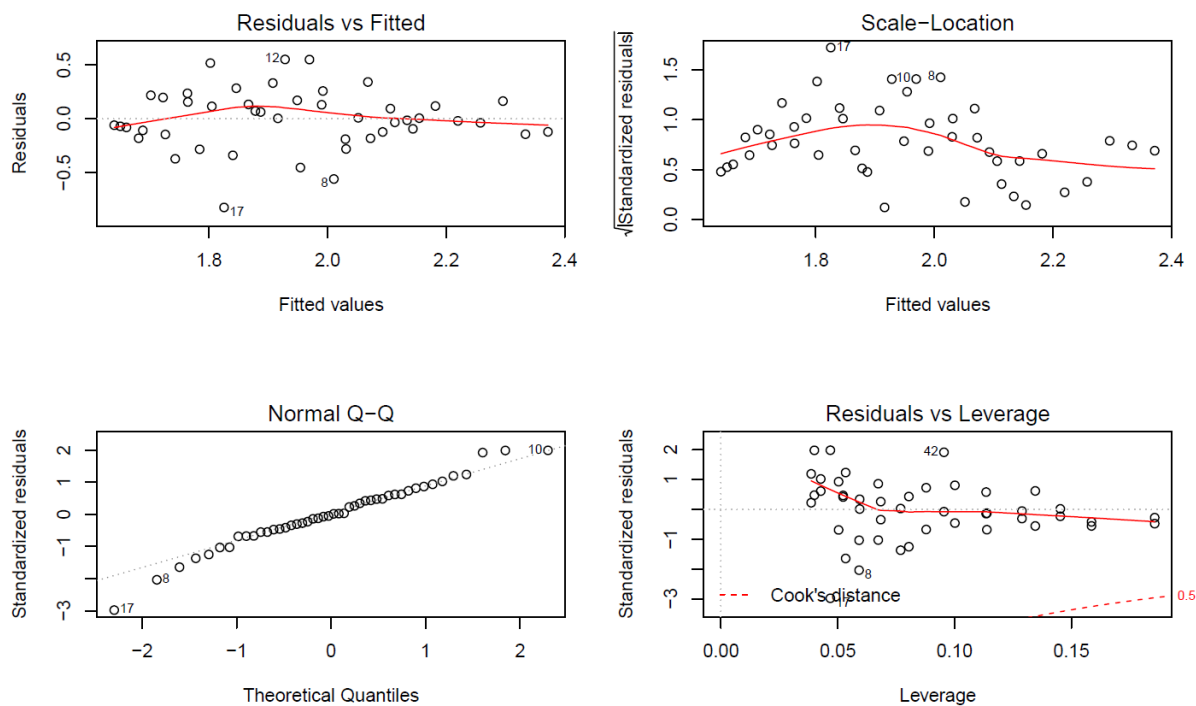


Figure S8. Validation plots for the linear regression model fitted to the Pielou's equitability index (J). See Table S5 for more details on numerical outputs.

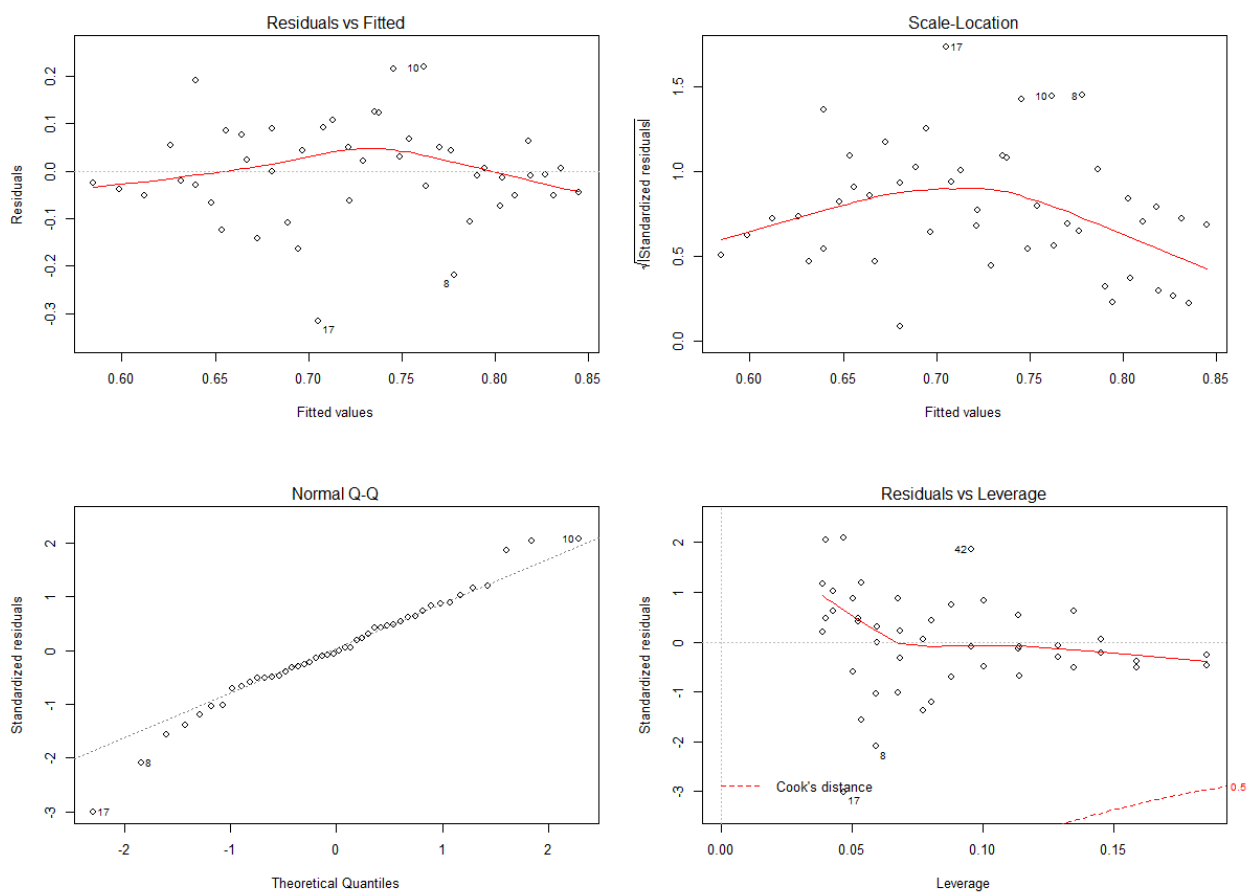


Figure S9. Frequency histograms of fishing trip counts per fishing behaviour category per skipper in a. the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips) and b. the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips). Skippers are ranked from the lowest to the highest experience (*Experience*). See Table S6 for more details on percentage distribution of fishing trips according to the skipper's experience and the fishing behaviour category.

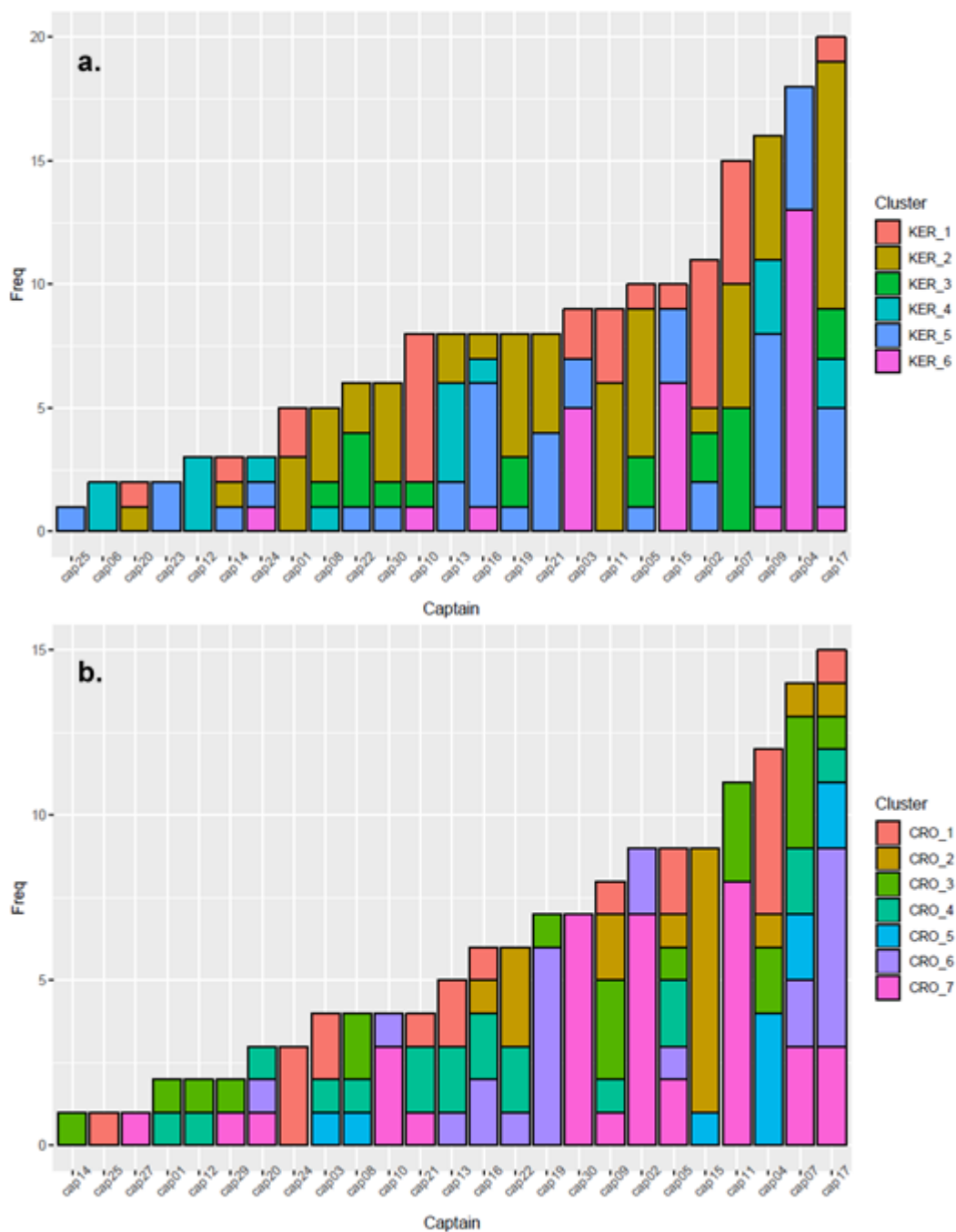
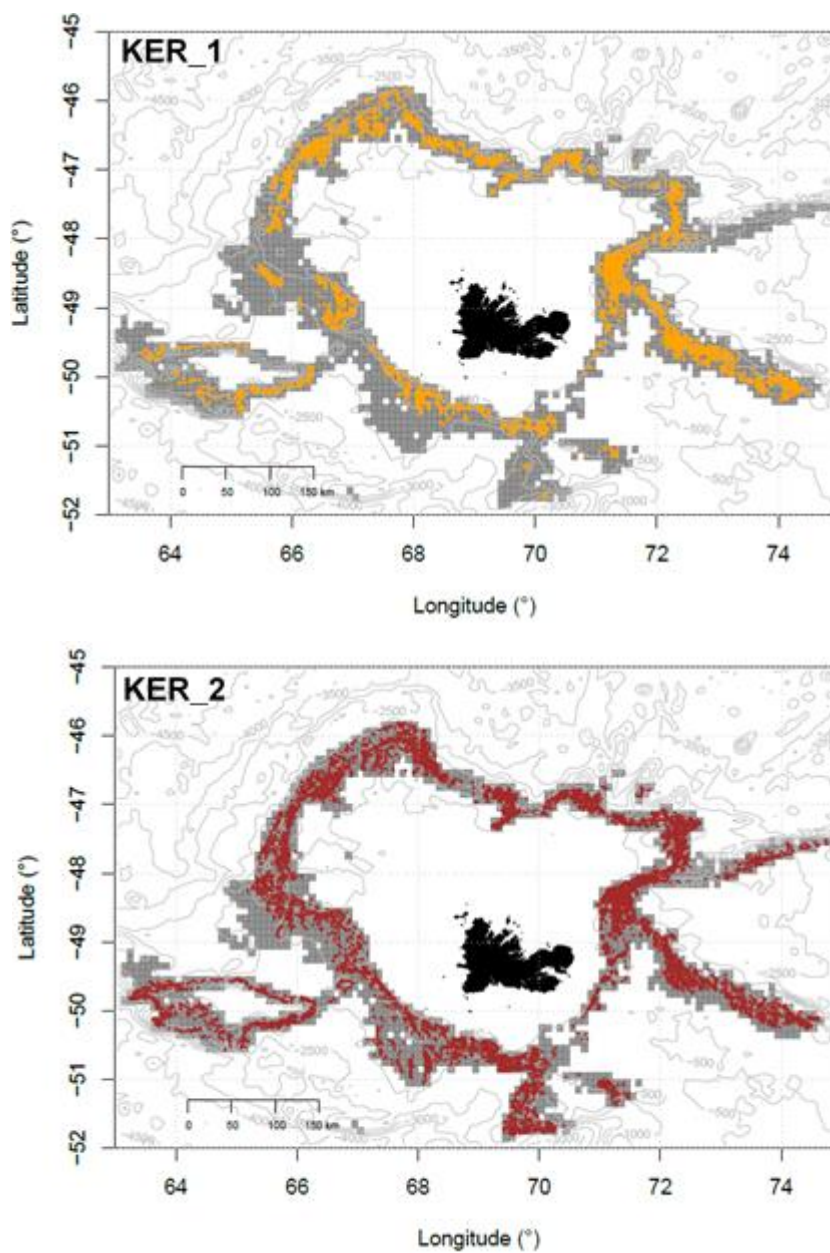
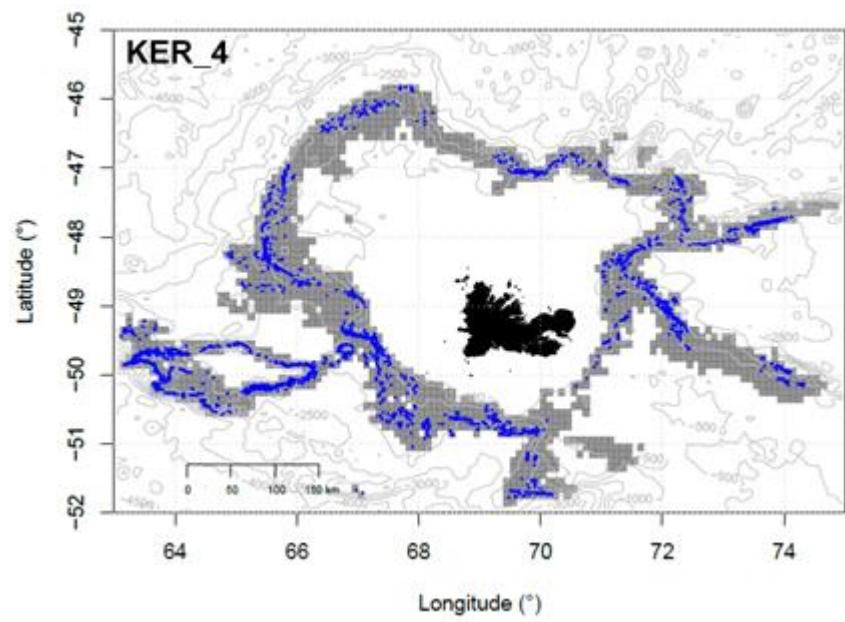
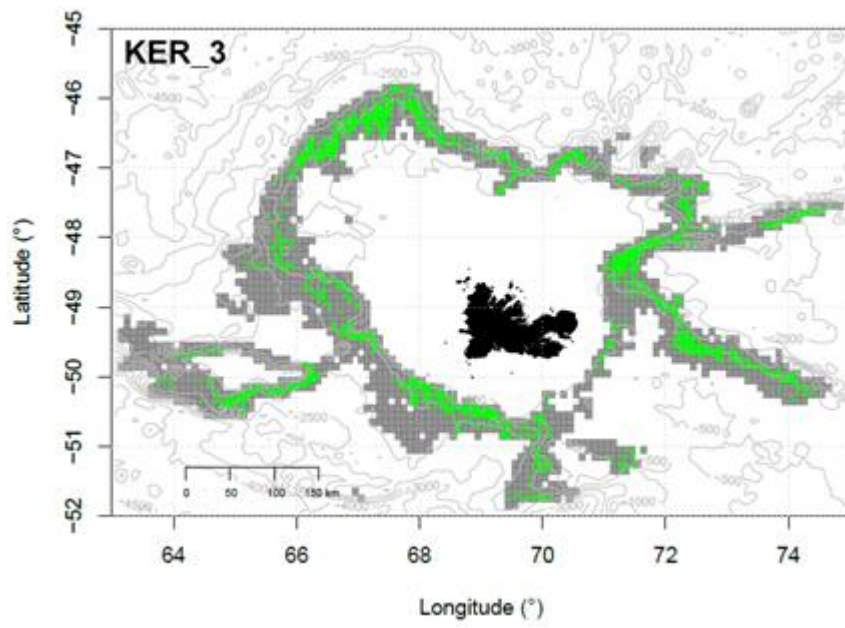


Figure S10. Distribution maps of longline sets hauled for each fishing behaviour category (dots) and fishing grounds ($0.1^\circ \times 0.1^\circ$ grey squares in which at least one set was hauled over the 2003 – 2017 period) in the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips).





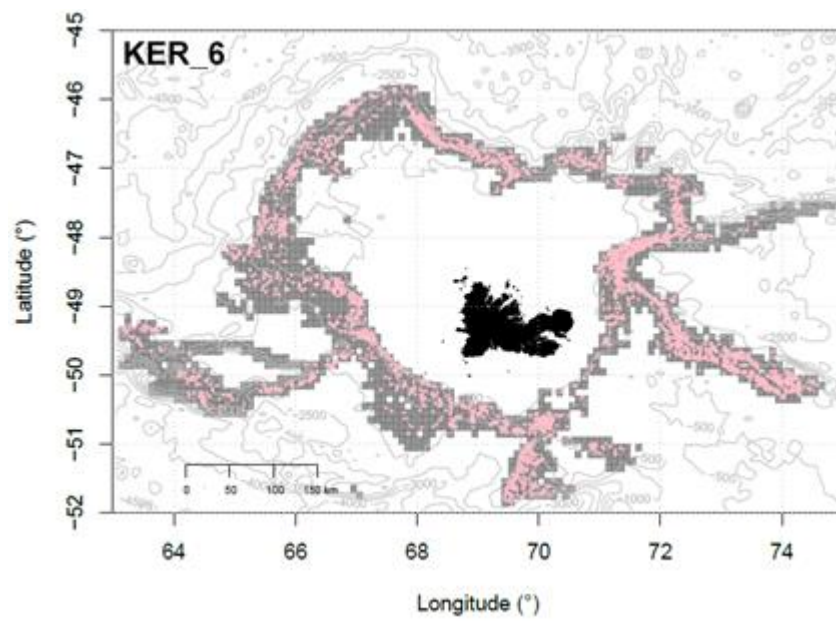
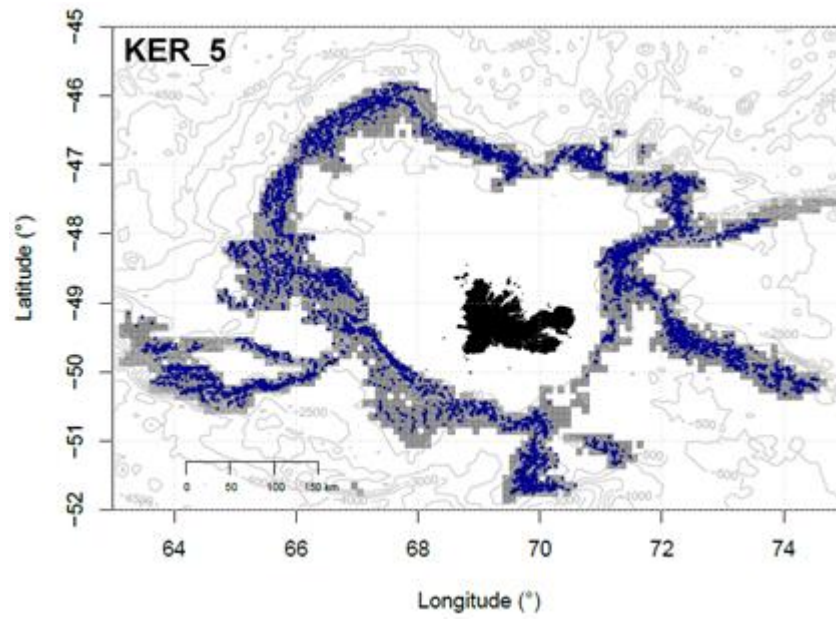
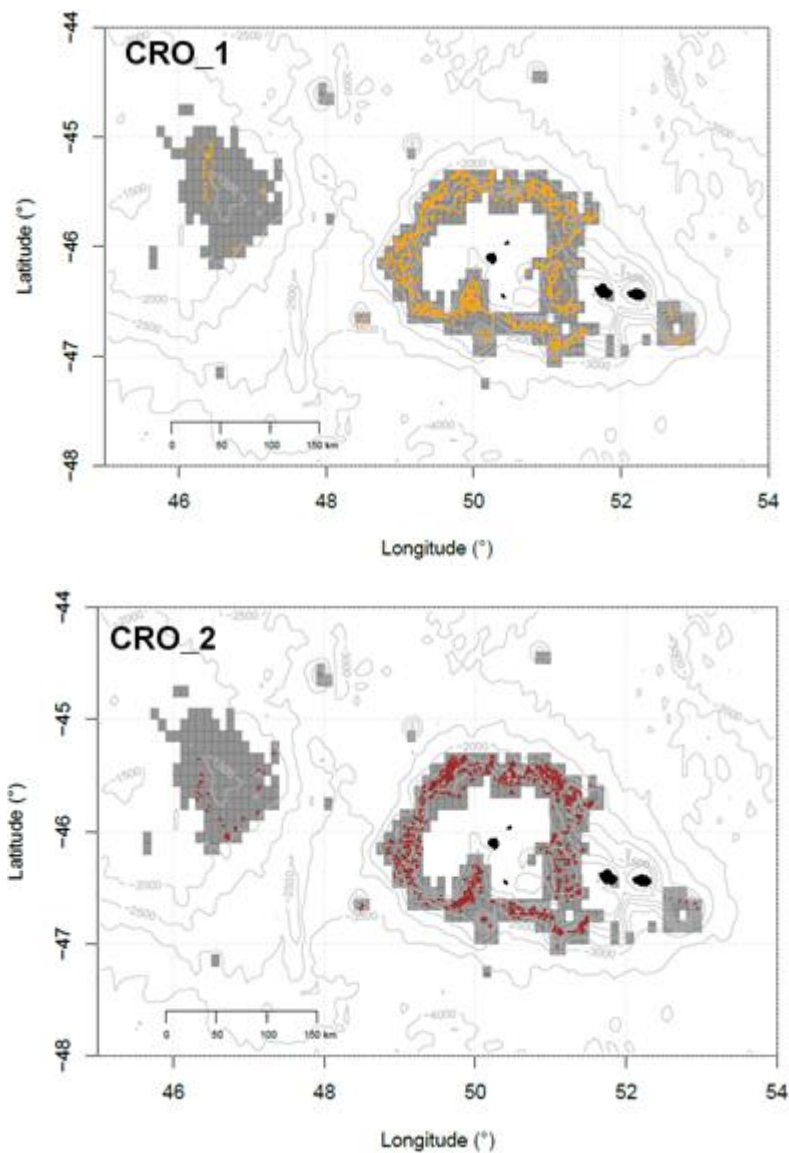
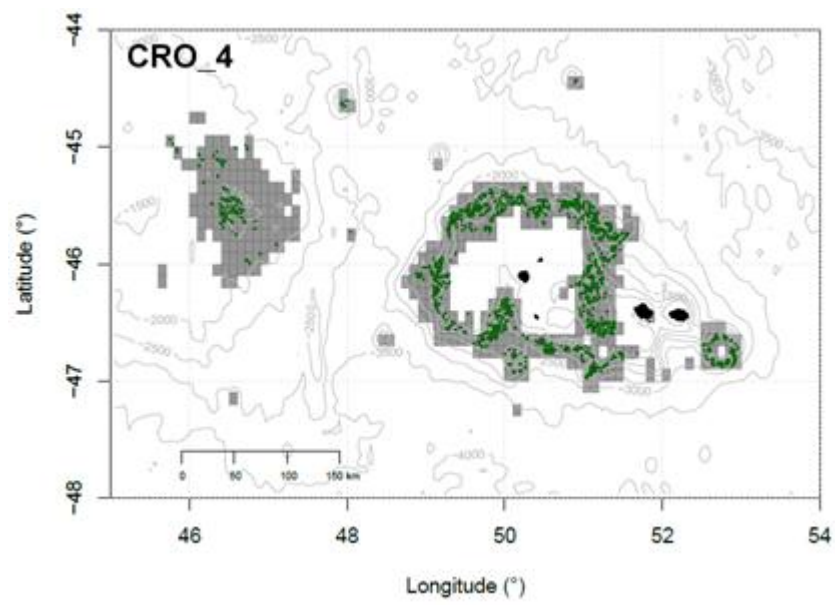
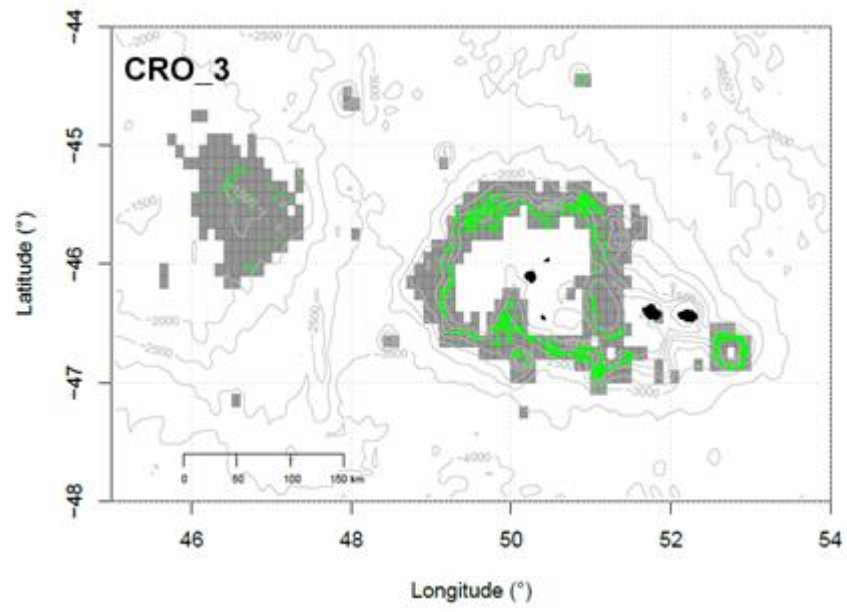
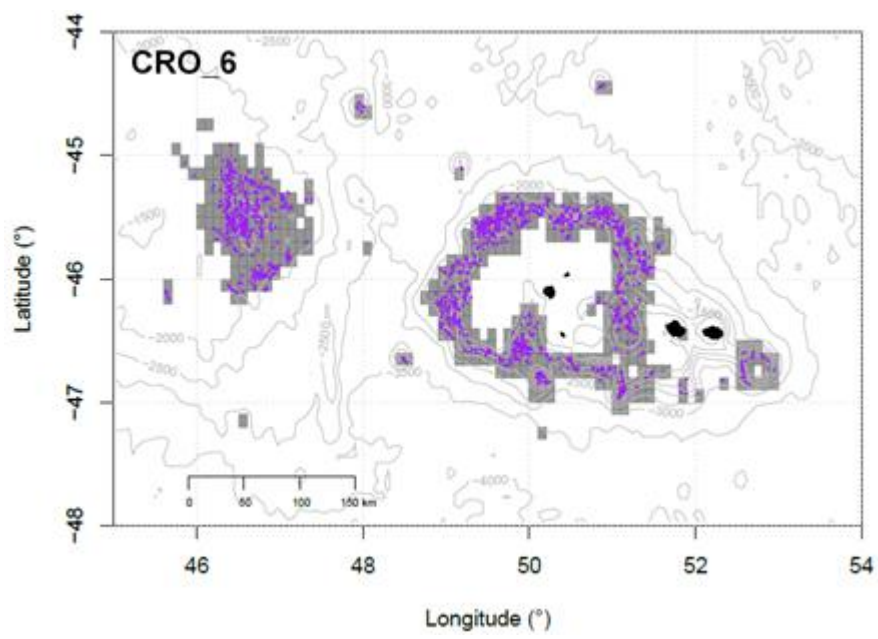
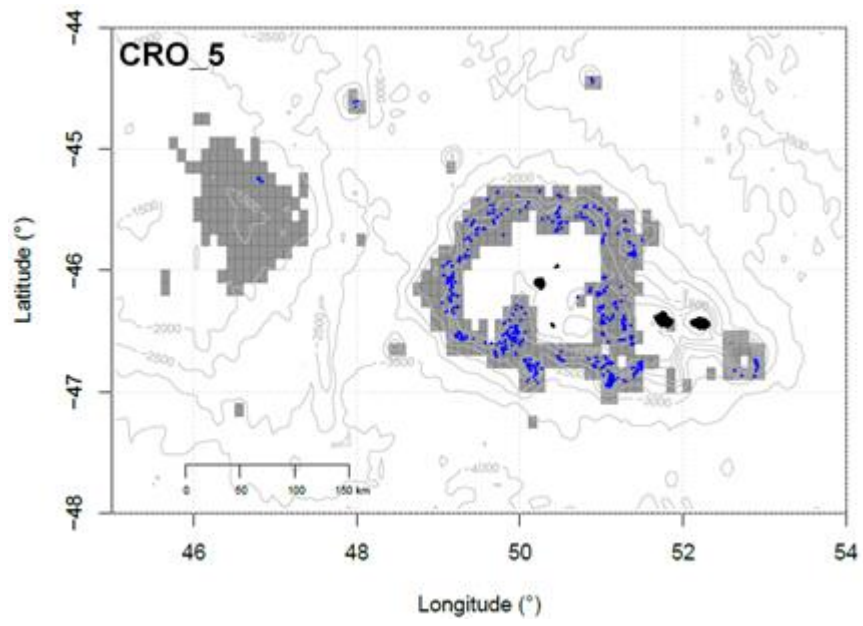


Figure S11. Distribution maps of longline sets hauled for each fishing behaviour category (dots) and fishing grounds ($0.1^\circ \times 0.1^\circ$ grey squares in which at least one set was hauled over the 2003 – 2017 period – grey squares) in the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips).







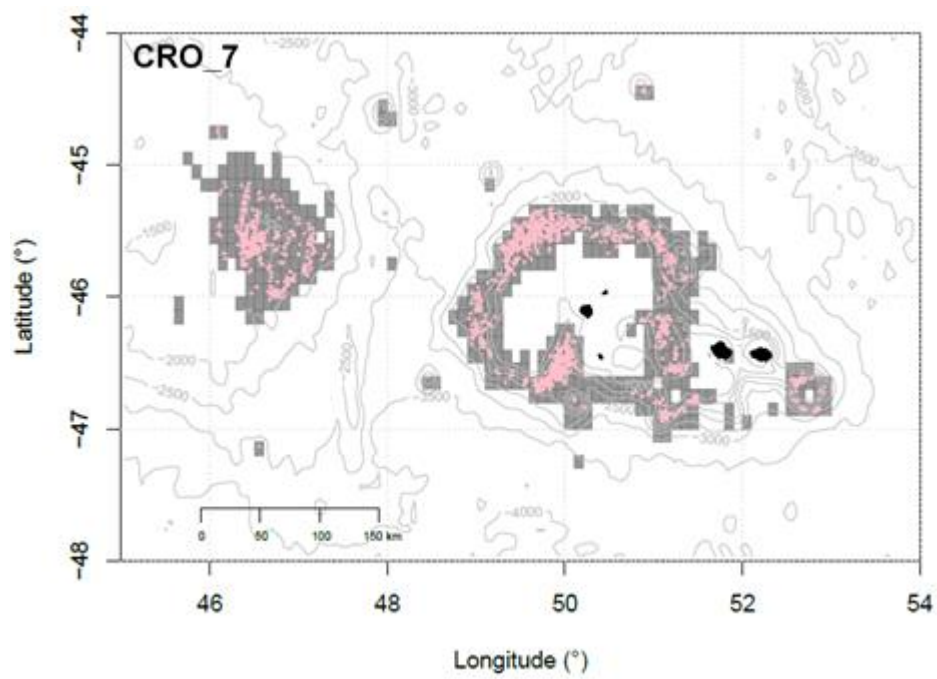


Table S1. Coefficients of correlations between fishing trip descriptors and the retained principal components ($P < 0.05$). The contribution made by each fishing trip descriptor for each principal component is specified in brackets. The greatest contributions are in bold.

Fishing trip descriptors	KERGUELEN (N = 196 fishing trips)			CROZET (N = 149 fishing trips)	
	PC1 (27 %)	PC2 (22 %)	PC3 (14 %)	PC1 (40 %)	PC2 (15 %)
Temporal descriptors					
<i>Prop.set.time</i>	ns	0.93 (25 %)	ns	-0.62 (6 %)	ns
<i>Prop.haul.time</i>	-0.31 (2 %)	0.83 (20 %)	-0.30 (4 %)	-0.84 (11 %)	0.26 (3 %)
<i>Prop.travel.time</i>	0.25 (1 %)	-0.89 (23 %)	0.24 (2 %)	0.84 (11 %)	-0.23 (2 %)
Spatial descriptors					
<i>Spatial.extent</i>	0.78 (14 %)	0.18 (1 %)	-0.34 (5 %)	0.57 (5 %)	ns
<i>Density.FE</i>	-0.62 (9 %)	0.37 (4 %)	0.43 (8 %)	-0.59 (6 %)	ns
<i>Travel.distance.per.day</i>	0.88 (18 %)	0.24 (2 %)	-0.23 (2 %)	0.89 (13 %)	ns
<i>Inter.set.distance</i>	0.67 (10 %)	ns	0.29 (4 %)	0.68 (7 %)	0.23 (2 %)
<i>Set.haul.distance</i>	0.84 (16 %)	ns	ns	0.82 (10 %)	0.30 (4 %)
<i>Inter.haul.distance</i>	0.78 (14 %)	0.23 (1 %)	0.34 (5 %)	0.84 (11 %)	0.37 (6 %)
<i>Haul.set.distance</i>	0.32 (2 %)	-0.44 (6 %)	ns	ns	0.38 (6 %)
<i>Ratio.hauling/setting</i>	ns	0.23 (2 %)	ns	0.28 (1 %)	0.33 (5 %)
Operational descriptors					
<i>Nb.longlines.per.day</i>	0.30 (2 %)	0.39 (4 %)	-0.74 (24 %)	0.24 (1 %)	-0.75 (24 %)
<i>Length.longline</i>	ns	0.38 (4 %)	0.83 (30 %)	-0.56 (5 %)	0.63 (17 %)
<i>Depth</i>	ns	-0.32 (3 %)	-0.32 (5 %)	ns	0.71 (21 %)
<i>Soaking.time</i>	ns	-0.26 (2 %)	ns	0.61 (6 %)	0.35 (5 %)
<i>Hauling.speed</i>	0.63 (9 %)	0.33 (3 %)	0.44 (8 %)	0.65 (7 %)	-0.33 (5 %)

Table S2. Description of the six fishing behaviour categories identified through the Ward's hierarchical groupe analysis for the Kerguelen EEZ (N = 196 fishing trips). Student t-test comparisons were performed on mean values of fishing trip descriptors and optimality indicators between fishing trips included in the same groupe and all fishing trips.

	KERGUELEN (N = 196 fishing trips)			
	Groupe Mean ± SD	Sample Mean ± SD	t-value	P
Groupe KER_1 (N = 29, 15 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	10.61 ± 1.26	8.93 ± 1.83	6.29	< 0.001
<i>Prop.haul.time</i>	54.26 ± 3.24	47.74 ± 7.93	7.89	< 0.001
<i>Prop.travel.time</i>	35.08 ± 3.67	43.26 ± 9.31	-8.60	< 0.001
<i>Spatial.extent</i>	0.28 ± 0.05	0.38 ± 0.13	-7.58	< 0.001
<i>Density.FE</i>	93,126 ± 15,627	63,059 ± 20,498	9.25	< 0.001
<i>Travel.distance.per.day</i>	63.12 ± 8.07	76.61 ± 20.77	-6.40	< 0.001
<i>Inter.set.distance</i>	4.62 ± 1.10	5.34 ± 1.83	-2.97	0.004
<i>Set.haul.distance</i>	14.90 ± 1.97	18.63 ± 4.86	-7.39	< 0.001
<i>Inter.haul.distance</i>	9.98 ± 2.57	10.99 ± 3.35	-1.90	ns
<i>Haul.set.distance</i>	36.12 ± 10.88	40.21 ± 14.40	-1.80	ns
<i>Ratio.hauling/setting</i>	2.26 ± 0.64	2.17 ± 0.57	0.76	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	2.24 ± 0.33	2.62 ± 0.60	-5.00	< 0.001
<i>Length.longline</i>	13.63 ± 2.37	10.39 ± 2.52	6.81	< 0.001
<i>Depth</i>	1,152.57 ± 168.05	1,188.20 ± 175.96	-1.08	ns
<i>Soaking.time</i>	21.71 ± 4.11	22.87 ± 4.89	-1.39	ns
<i>Hauling.speed</i>	31.99 ± 2.94	31.95 ± 4.99	0.06	ns
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	4.97 ± 1.14	4.93 ± 1.46	0.16	ns
<i>Prop.days.sw.only</i>	38 ± 22	41 ± 21	-0.58	ns
<i>Experience</i>	10.93 ± 7.81	10.79 ± 7.10	0.09	ns
Groupe KER_2 (N = 59, 30 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	9.32 ± 0.99	8.93 ± 1.83	2.15	0.033
<i>Prop.haul.time</i>	52.94 ± 3.15	47.74 ± 7.93	7.44	< 0.001
<i>Prop.travel.time</i>	37.69 ± 3.52	43.26 ± 9.31	-6.91	< 0.001
<i>Spatial.extent</i>	0.34 ± 0.07	0.38 ± 0.13	-2.75	0.007
<i>Density.FE</i>	67,924 ± 13,762	63,059 ± 20,498	2.10	0.037
<i>Travel.distance.per.day</i>	68.12 ± 8.25	76.61 ± 20.77	-4.63	< 0.001
<i>Inter.set.distance</i>	4.47 ± 1.19	5.34 ± 1.83	-4.30	< 0.001
<i>Set.haul.distance</i>	15.86 ± 2.56	18.63 ± 4.86	-5.75	< 0.001
<i>Inter.haul.distance</i>	9.18 ± 2.04	10.99 ± 3.35	-5.05	< 0.001
<i>Haul.set.distance</i>	33.12 ± 10.48	40.21 ± 14.40	-4.15	< 0.001
<i>Ratio.hauling/setting</i>	2.14 ± 0.45	2.17 ± 0.57	-0.41	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	2.79 ± 0.38	2.62 ± 0.60	2.67	0.008
<i>Length.longline</i>	9.78 ± 1.29	10.39 ± 2.52	-2.47	0.014
<i>Depth</i>	1,178.76 ± 199.19	1,188.20 ± 175.96	-0.35	ns
<i>Soaking.time</i>	22.26 ± 4.18	22.87 ± 4.89	-0.96	ns
<i>Hauling.speed</i>	29.60 ± 3.58	31.95 ± 4.99	-4.01	< 0.001
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	5.25 ± 1.42	4.93 ± 1.46	1.51	ns
<i>Prop.days.sw.only</i>	38 ± 21	41 ± 21	-0.74	ns
<i>Experience</i>	10.81 ± 6.79	10.79 ± 7.10	0.02	ns
Groupe KER_3 (N = 19, 10 %)				

Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	5.38 ± 1.17	8.93 ± 1.83	-11.93	< 0.001
<i>Prop.haul.time</i>	29.70 ± 6.18	47.74 ± 7.93	-11.81	< 0.001
<i>Prop.travel.time</i>	64.89 ± 7.21	43.26 ± 9.31	12.13	< 0.001
<i>Spatial.extent</i>	0.21 ± 0.05	0.38 ± 0.13	-10.77	< 0.001
<i>Density.FE</i>	64,765 ± 15,146	63,058.64 ± 20,498	0.45	ns
<i>Travel.distance.per.day</i>	46.83 ± 11.62	76.61 ± 20.77	-9.77	< 0.001
<i>Inter.set.distance</i>	5.06 ± 1.63	5.34 ± 1.83	-0.71	ns
<i>Set.haul.distance</i>	18.23 ± 2.99	18.63 ± 4.86	-0.51	ns
<i>Inter.haul.distance</i>	9.62 ± 2.45	10.99 ± 3.35	-2.24	0.034
<i>Haul.set.distance</i>	51.49 ± 17.42	40.21 ± 14.40	2.73	0.013
<i>Ratio.hauling/setting</i>	2.07 ± 0.75	2.17 ± 0.57	-0.57	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	1.45 ± 0.35	2.62 ± 0.60	-12.85	< 0.001
<i>Length.longline</i>	11.09 ± 1.89	10.39 ± 2.52	1.48	ns
<i>Depth</i>	1,169.15 ± 162.42	1,188.20 ± 175.96	-0.50	ns
<i>Soaking.time</i>	24.15 ± 7.38	22.87 ± 4.89	0.74	ns
<i>Hauling.speed</i>	31.95 ± 2.35	31.95 ± 4.99	-1.95	ns
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	2.49 ± 0.49	4.93 ± 1.46	-15.96	< 0.001
<i>Prop.days.sw.only</i>	29 ± 13	41 ± 21	-3.49	0.002
<i>Experience</i>	11.00 ± 10.79	10.79 ± 7.10	0.12	ns
Groupe KER_4 (N = 17, 9 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	6.98 ± 0.87	8.93 ± 1.83	-7.85	< 0.001
<i>Prop.haul.time</i>	44.88 ± 4.35	47.74 ± 7.93	-2.39	0.024
<i>Prop.travel.time</i>	47.98 ± 4.47	43.26 ± 9.31	3.71	< 0.001
<i>Spatial.extent</i>	0.45 ± 0.08	0.38 ± 0.13	3.05	0.006
<i>Density.FE</i>	36,780 ± 5,822	63,059 ± 20,498	-12.92	< 0.001
<i>Travel.distance.per.day</i>	82.13 ± 18.15	76.61 ± 20.77	1.19	ns
<i>Inter.set.distance</i>	4.59 ± 1.73	5.34 ± 1.83	-1.70	ns
<i>Set.haul.distance</i>	17.57 ± 6.19	18.63 ± 4.86	-0.68	ns
<i>Inter.haul.distance</i>	9.01 ± 4.22	10.99 ± 3.35	-1.88	ns
<i>Haul.set.distance</i>	50.26 ± 11.88	40.21 ± 14.40	3.29	0.004
<i>Ratio.hauling/setting</i>	1.98 ± 0.52	2.17 ± 0.57	-1.40	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	2.97 ± 0.37	2.62 ± 0.60	3.69	0.001
<i>Length.longline</i>	6.51 ± 0.87	10.39 ± 2.52	-14.02	< 0.001
<i>Depth</i>	1,363.24 ± 130.53	1,188.20 ± 175.96	5.12	< 0.001
<i>Soaking.time</i>	23.05 ± 6.92	22.87 ± 4.89	0.10	ns
<i>Hauling.speed</i>	24.97 ± 3.52	31.95 ± 4.99	-7.54	< 0.001
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	4.07 ± 0.95	4.93 ± 1.46	-3.39	0.003
<i>Prop.days.sw.only</i>	40 ± 22	41 ± 21	-0.19	ns
<i>Experience</i>	7.59 ± 6.59	10.79 ± 7.10	-1.91	0.071
Groupe KER_5 (N = 43, 22 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	9.11 ± 0.99	8.93 ± 1.83	0.90	ns
<i>Prop.haul.time</i>	48.08 ± 3.21	47.74 ± 7.93	0.45	ns
<i>Prop.travel.time</i>	42.75 ± 3.67	43.26 ± 9.31	-0.58	ns
<i>Spatial.extent</i>	0.42 ± 0.08	0.38 ± 0.13	2.95	0.004
<i>Density.FE</i>	57,570 ± 12,602	63,059 ± 20,498	-2.27	0.025
<i>Travel.distance.per.day</i>	86.61 ± 9.63	76.61 ± 20.77	4.79	< 0.001
<i>Inter.set.distance</i>	5.76 ± 1.36	5.34 ± 1.83	1.71	ns
<i>Set.haul.distance</i>	20.64 ± 2.70	18.63 ± 4.86	3.74	< 0.001
<i>Inter.haul.distance</i>	12.44 ± 2.02	10.99 ± 3.35	3.73	< 0.001
<i>Haul.set.distance</i>	39.37 ± 13.85	40.21 ± 14.40	-0.36	ns
<i>Ratio.hauling/setting</i>	2.28 ± 0.53	2.17 ± 0.57	1.20	ns

<i>Nb.longlines.per.day</i>	2.82 ± 0.45	2.62 ± 0.60	2.56	0.012
<i>Length.longline</i>	10.22 ± 1.88	10.39 ± 2.52	-0.51	ns
<i>Depth</i>	1,192.61 ± 150.61	1,188.20 ± 175.96	0.15	ns
<i>Soaking.time</i>	23.62 ± 4.19	22.87 ± 4.89	1.03	ns
<i>Hauling.speed</i>	33.99 ± 3.42	31.95 ± 4.99	3.23	0.002
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	5.32 ± 1.14	4.93 ± 1.46	1.90	0.062
<i>Prop.days.sw.only</i>	50 ± 22	41 ± 21	2.64	0.010
<i>Experience</i>	10.14 ± 7.27	10.79 ± 7.10	-0.53	ns
Groupe KER_6 (N = 29, 15 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	9.65 ± 1.49	8.93 ± 1.83	2.37	0.023
<i>Prop.haul.time</i>	43.65 ± 3.45	47.74 ± 7.93	-4.78	< 0.001
<i>Prop.travel.time</i>	46.60 ± 4.63	43.26 ± 9.31	3.07	0.003
<i>Spatial.extent</i>	0.56 ± 0.12	0.38 ± 0.13	7.29	< 0.001
<i>Density.FE</i>	455,518 ± 10,590	63,059 ± 20,498	-7.15	< 0.001
<i>Travel.distance.per.day</i>	108.83 ± 13.99	76.61 ± 20.77	10.77	< 0.001
<i>Inter.set.distance</i>	7.83 ± 1.91	5.34 ± 1.83	6.60	< 0.001
<i>Set.haul.distance</i>	25.87 ± 4.07	18.63 ± 4.86	8.71	< 0.001
<i>Inter.haul.distance</i>	15.58 ± 2.42	10.99 ± 3.35	9.03	< 0.001
<i>Haul.set.distance</i>	46.68 ± 14.81	40.21 ± 14.40	2.20	0.034
<i>Ratio.hauling/setting</i>	2.15 ± 0.64	2.17 ± 0.57	-0.18	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	2.88 ± 0.54	2.62 ± 0.60	2.42	0.020
<i>Length.longline</i>	10.46 ± 2.43	10.39 ± 2.52	0.14	ns
<i>Depth</i>	1,150.43 ± 150.39	1,188.20 ± 175.96	-1.25	ns
<i>Soaking.time</i>	23.25 ± 4.53	22.87 ± 4.89	0.41	ns
<i>Hauling.speed</i>	38.58 ± 3.99	31.95 ± 4.99	8.07	< 0.001
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	5.78 ± 1.03	4.93 ± 1.46	3.87	< 0.001
<i>Prop.days.sw.only</i>	42 ± 20	41 ± 21	0.37	ns
<i>Experience</i>	13.31 ± 6.73	10.79 ± 7.10	1.87	0.070

Table S3. Description of the seven fishing behaviour categories identified through the Ward's hierarchical groupe analysis for the Crozet EEZ (N = 149 fishing trips). Student t-test comparisons were performed on mean values of fishing trip descriptors and optimality indicators between fishing trips included in the same groupe and all fishing trips.

	CROZET (N = 149 fishing trips)			
	Groupe Mean ± SD	Sample Mean ± SD	t	P
Groupe CRO_1 (N = 19, 13 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	6.81 ± 1.07	7.45 ± 1.58	-2.33	0.027
<i>Prop.haul.time</i>	31.68 ± 4.90	40.09 ± 10.10	-6.02	< 0.001
<i>Prop.travel.time</i>	61.38 ± 5.66	52.17 ± 11.45	5.75	< 0.001
<i>Spatial.extent</i>	0.77 ± 0.28	0.59 ± 0.24	2.72	0.013
<i>Density.FE</i>	24,943 ± 11,058	36,751 ± 21,067	-3.85	< 0.001
<i>Travel.distance.per.day</i>	157.10 ± 25.59	110.15 ± 45.16	6.76	< 0.001
<i>Inter.set.distance</i>	10.94 ± 3.93	7.79 ± 4.23	3.26	0.003
<i>Set.haul.distance</i>	40.06 ± 10.57	29.51 ± 15.65	3.85	< 0.001
<i>Inter.haul.distance</i>	23.49 ± 4.60	16.68 ± 9.62	5.17	< 0.001
<i>Haul.set.distance</i>	40.75 ± 18.68	44.54 ± 23.97	-0.80	ns
<i>Ratio.hauling/setting</i>	2.39 ± 0.73	2.30 ± 0.84	0.51	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	3.48 ± 0.55	3.02 ± 0.76	3.23	0.003
<i>Length.longline</i>	5.96 ± 1.16	7.55 ± 2.24	-4.94	< 0.001
<i>Depth</i>	1,036.30 ± 182.35	1,118.97 ± 242.64	-1.78	ns
<i>Soaking.time</i>	32.61 ± 9.43	26.02 ± 9.90	2.85	0.009
<i>Hauling.speed</i>	37.67 ± 6.58	32.31 ± 6.60	3.35	0.003
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	2.19 ± 1.11	2.77 ± 2.09	-1.91	0.063
<i>Prop.days.sw.only</i>	20 ± 19	25 ± 19	-0.97	ns
<i>Prop.days.kw</i>	58 ± 23	47 ± 22	1.90	0.070
<i>Experience</i>	8.36 ± 6.23	8.18 ± 5.27	0.13	ns
Groupe CRO_2 (N = 18, 12 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	6.01 ± 0.72	7.45 ± 1.58	-6.76	< 0.001
<i>Prop.haul.time</i>	28.56 ± 3.62	40.09 ± 10.10	-9.69	< 0.001
<i>Prop.travel.time</i>	65.15 ± 4.08	52.17 ± 11.45	9.66	< 0.001
<i>Spatial.extent</i>	0.83 ± 0.30	0.59 ± 0.24	3.23	0.004
<i>Density.FE</i>	21,261 ± 7,131	36,751 ± 21,067	-6.43	< 0.001
<i>Travel.distance.per.day</i>	187.10 ± 23.98	110.15 ± 45.16	11.39	< 0.001
<i>Inter.set.distance</i>	13.13 ± 5.65	7.79 ± 4.23	3.88	< 0.001
<i>Set.haul.distance</i>	57.89 ± 10.98	29.51 ± 15.65	9.83	< 0.001
<i>Inter.haul.distance</i>	35.04 ± 7.52	16.68 ± 9.62	9.47	< 0.001
<i>Haul.set.distance</i>	45.50 ± 26.23	44.54 ± 23.97	0.15	ns
<i>Ratio.hauling/setting</i>	3.08 ± 1.05	2.30 ± 0.84	3.02	0.007
<i>Nb.longlines.per.day</i>	3.12 ± 0.45	3.02 ± 0.76	0.80	ns
<i>Length.longline</i>	6.16 ± 1.10	7.55 ± 2.24	-4.38	< 0.001
<i>Depth</i>	1,192.65 ± 203.81	1,118.97 ± 242.64	1.42	ns
<i>Soaking.time</i>	38.53 ± 10.53	26.02 ± 9.90	4.79	< 0.001
<i>Hauling.speed</i>	38.71 ± 6.02	32.31 ± 6.60	4.21	< 0.001
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	2.47 ± 0.80	2.77 ± 2.09	-1.20	ns
<i>Prop.days.sw.only</i>	26 ± 17	25 ± 19	0.34	ns
<i>Prop.days.kw</i>	47 ± 17	47 ± 22	-0.17	ns
<i>Experience</i>	10.50 ± 5.26	8.18 ± 5.27	1.77	0.092

Groupe CRO_3 (N = 21, 14 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	8.30 ± 1.74	7.45 ± 1.58	2.10	0.046
<i>Prop.haul.time</i>	45.10 ± 6.12	40.09 ± 10.10	3.19	0.003
<i>Prop.travel.time</i>	46.39 ± 7.49	52.17 ± 11.45	-3.06	0.004
<i>Spatial.extent</i>	0.51 ± 0.20	0.59 ± 0.24	-1.69	ns
<i>Density.FE</i>	46,419 ± 29,202	36,751 ± 21,067	1.46	ns
<i>Travel.distance.per.day</i>	74.58 ± 18.62	110.15 ± 45.16	-6.47	< 0.001
<i>Inter.set.distance</i>	4.75 ± 2.02	7.79 ± 4.23	-5.41	< 0.001
<i>Set.haul.distance</i>	15.37 ± 6.60	29.51 ± 15.65	-7.33	< 0.001
<i>Inter.haul.distance</i>	7.13 ± 2.84	16.68 ± 9.62	-9.52	< 0.001
<i>Haul.set.distance</i>	36.12 ± 17.27	44.54 ± 23.97	-1.98	ns
<i>Ratio.hauling/setting</i>	1.67 ± 0.54	2.30 ± 0.84	-4.67	< 0.001
<i>Nb.longlines.per.day</i>	3.63 ± 0.88	3.02 ± 0.76	3.02	0.006
<i>Length.longline</i>	6.57 ± 1.49	7.55 ± 2.24	-2.62	0.013
<i>Depth</i>	923.72 ± 248.60	1,118.97 ± 242.64	-3.38	0.002
<i>Soaking.time</i>	17.31 ± 5.41	26.02 ± 9.90	-6.08	< 0.001
<i>Hauling.speed</i>	29.53 ± 3.93	32.31 ± 6.60	-2.74	0.009
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	3.83 ± 2.56	2.77 ± 2.09	1.81	0.083
<i>Prop.days.sw.only</i>	27 ± 20	25 ± 19	0.51	ns
<i>Prop.days.kw</i>	55 ± 21	47 ± 22	1.63	ns
<i>Experience</i>	6.86 ± 4.85	8.18 ± 5.27	-1.16	ns
Groupe CRO_4 (N = 19, 13 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	6.82 ± 1.65	7.45 ± 1.58	-1.59	ns
<i>Prop.haul.time</i>	34.49 ± 6.65	40.09 ± 10.10	-3.22	0.003
<i>Prop.travel.time</i>	58.53 ± 8.06	52.17 ± 11.45	3.07	0.005
<i>Spatial.extent</i>	0.53 ± 0.16	0.59 ± 0.24	-1.36	ns
<i>Density.FE</i>	32,531 ± 8,935	3,6751 ± 21,067	-1.57	ns
<i>Travel.distance.per.day</i>	108.29 ± 30.09	110.15 ± 45.16	-0.24	ns
<i>Inter.set.distance</i>	7.61 ± 2.57	7.79 ± 4.23	-0.26	ns
<i>Set.haul.distance</i>	30.96 ± 9.37	29.51 ± 15.65	0.58	ns
<i>Inter.haul.distance</i>	15.56 ± 4.05	16.68 ± 9.62	-0.92	ns
<i>Haul.set.distance</i>	42.11 ± 19.21	44.54 ± 23.97	-0.50	ns
<i>Ratio.hauling/setting</i>	2.22 ± 0.54	2.30 ± 0.84	-0.57	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	3.00 ± 0.70	3.02 ± 0.76	-0.12	ns
<i>Length.longline</i>	6.65 ± 1.13	7.55 ± 2.24	-2.84	0.007
<i>Depth</i>	1,063.78 ± 173.87	1,118.97 ± 242.64	-1.24	ns
<i>Soaking.time</i>	25.36 ± 8.44	26.02 ± 9.90	-0.32	ns
<i>Hauling.speed</i>	32.95 ± 4.82	32.31 ± 6.60	0.53	ns
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	2.39 ± 1.01	2.77 ± 2.09	-1.34	ns
<i>Prop.days.sw.only</i>	32 ± 20	25 ± 19	1.38	ns
<i>Prop.days.kw</i>	37 ± 16	47 ± 22	-2.58	0.015
<i>Experience</i>	6.05 ± 4.81	8.18 ± 5.27	-1.80	0.085
Groupe CRO_5 (N = 11, 7 %)				
Fishing trip descriptors				
<i>Prop.set.time</i>	6.81 ± 1.43	7.45 ± 1.58	-1.42	ns
<i>Prop.haul.time</i>	31.32 ± 5.89	40.09 ± 10.10	-4.47	< 0.001
<i>Prop.travel.time</i>	61.73 ± 7.09	52.17 ± 11.45	4.09	0.001
<i>Spatial.extent</i>	0.57 ± 0.15	0.59 ± 0.24	-0.41	ns
<i>Density.FE</i>	32,100 ± 7,840	36,751 ± 21,067	-1.59	ns
<i>Travel.distance.per.day</i>	109.30 ± 29.13	110.15 ± 45.16	-0.09	ns
<i>Inter.set.distance</i>	6.81 ± 2.29	7.79 ± 4.23	-1.26	ns

<i>Set.haul.distance</i>	22.58 ± 8.31	29.51 ± 15.65	-2.46	0.026
<i>Inter.haul.distance</i>	12.24 ± 4.29	16.68 ± 9.62	-2.93	0.009
<i>Haul.set.distance</i>	35.88 ± 14.73	44.54 ± 23.97	-1.78	ns
<i>Ratio.hauling/setting</i>	1.93 ± 0.63	2.30 ± 0.84	-1.84	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	3.94 ± 0.56	3.02 ± 0.76	5.10	< 0.001
<i>Length.longline</i>	5.31 ± 0.63	7.55 ± 2.24	-8.49	< 0.001
<i>Depth</i>	809.30 ± 143.81	1,118.97 ± 242.64	-6.49	< 0.001
<i>Soaking.time</i>	20.81 ± 6.43	26.02 ± 9.90	-2.48	0.027
<i>Hauling.speed</i>	39.23 ± 6.90	32.31 ± 6.60	3.22	0.008
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	5.51 ± 3.91	2.77 ± 2.09	2.30	0.043
<i>Prop.days.sw.only</i>	17 ± 15	25 ± 19	-1.78	ns
<i>Prop.days.kw</i>	67 ± 19	47.27 ± 22	3.34	0.006
<i>Experience</i>	10.09 ± 5.77	8.18 ± 5.27	1.07	ns

Groupe CRO_6 (N = 23, 15 %)**Fishing trip descriptors**

<i>Prop.set.time</i>	7.16 ± 0.83	7.45 ± 1.58	-1.36	ns
<i>Prop.haul.time</i>	41.40 ± 4.77	40.09 ± 10.10	1.01	ns
<i>Prop.travel.time</i>	51.29 ± 5.07	52.17 ± 11.45	-0.62	ns
<i>Spatial.extent</i>	0.58 ± 0.22	0.59 ± 0.24	-0.09	ns
<i>Density.FE</i>	33,749 ± 12,444	36,751 ± 21,067	-0.96	ns
<i>Travel.distance.per.day</i>	105.65 ± 22.04	110.15 ± 45.16	-0.76	ns
<i>Inter.set.distance</i>	8.55 ± 2.84	7.79 ± 4.23	1.11	ns
<i>Set.haul.distance</i>	31.17 ± 8.44	29.51 ± 15.65	0.76	ns
<i>Inter.haul.distance</i>	18.73 ± 4.90	16.68 ± 9.62	1.59	ns
<i>Haul.set.distance</i>	55.33 ± 31.41	44.54 ± 23.97	1.58	ns
<i>Ratio.hauling/setting</i>	2.48 ± 0.95	2.30 ± 0.84	0.86	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	2.44 ± 0.34	3.02 ± 0.76	-6.17	< 0.001
<i>Length.longline</i>	8.71 ± 1.57	7.55 ± 2.24	3.08	0.004
<i>Depth</i>	1,269.66 ± 176.55	1,118.97 ± 242.64	3.60	< 0.001
<i>Soaking.time</i>	29.20 ± 7.50	26.02 ± 9.90	1.80	ns
<i>Hauling.speed</i>	29.31 ± 3.45	32.31 ± 6.60	-3.33	0.002
Optimality indicators				
<i>Biomass.per.day</i>	1.71 ± 0.85	2.77 ± 2.09	-4.31	< 0.001
<i>Prop.days.sw.only</i>	27 ± 18	25 ± 19	0.60	ns
<i>Prop.days.kw</i>	36 ± 20	47 ± 22	-2.34	0.026
<i>Experience</i>	9.04 ± 5.45	8.18 ± 5.27	0.71	ns

Groupe CRO_7 (N = 38, 26 %)**Fishing trip descriptors**

<i>Prop.set.time</i>	8.67 ± 1.34	7.45 ± 1.58	4.81	< 0.001
<i>Prop.haul.time</i>	51.53 ± 6.02	40.09 ± 10.10	8.93	< 0.001
<i>Prop.travel.time</i>	39.18 ± 6.66	52.17 ± 11.45	-9.07	< 0.001
<i>Spatial.extent</i>	0.46 ± 0.14	0.59 ± 0.24	-4.19	< 0.001
<i>Density.FE</i>	49,924 ± 25,360	36,751 ± 21,067	2.95	0.005
<i>Travel.distance.per.day</i>	73.81 ± 18.11	110.15 ± 45.16	-7.69	< 0.001
<i>Inter.set.distance</i>	5.27 ± 2.54	7.79 ± 4.23	-4.67	< 0.001
<i>Set.haul.distance</i>	18.86 ± 6.81	29.51 ± 15.65	-6.29	< 0.001
<i>Inter.haul.distance</i>	10.44 ± 3.70	16.68 ± 9.62	-6.29	< 0.001
<i>Haul.set.distance</i>	47.83 ± 25.89	44.54 ± 23.97	0.71	ns
<i>Ratio.hauling/setting</i>	2.28 ± 0.72	2.30 ± 0.84	-0.19	ns
<i>Nb.longlines.per.day</i>	2.51 ± 0.44	3.02 ± 0.76	-5.44	< 0.001
<i>Length.longline</i>	9.96 ± 1.99	7.55 ± 2.24	6.46	< 0.001
<i>Depth</i>	1,259.34 ± 189.20	1,118.97 ± 242.64	3.84	< 0.001
<i>Soaking.time</i>	21.54 ± 5.09	26.02 ± 9.90	-3.87	< 0.001
<i>Hauling.speed</i>	27.61 ± 3.87	32.31 ± 6.60	-5.66	< 0.001
Optimality indicators				

<i>Biomass.per.day</i>	2.67 ± 2.02	2.77 ± 2.09	-0.28	ns
<i>Prop.days.sw.only</i>	23 ± 20	25 ± 19	-0.64	ns
<i>Prop.days.kw</i>	44 ± 24	47 ± 22	-0.76	ns
<i>Experience</i>	7.71 ± 4.61	8.18 ± 5.27	-0.55	ns

Table S4. Numerical outputs from the linear model fitted to the Shannon's diversity index (H) with the skipper's experience (*Experience*) as a continuous predictor and the EEZ (*EEZ*) as a discrete predictor at Kerguelen (N = 196 trips) and at Crozet (N = 149 trips). The Crozet EEZ represented the Intercept (baseline). See Figure S7 for more details on model validation.

	Value	SE	t	P
<i>Intercept</i>	2.41	0.13	18.28	< 0.001
<i>Experience</i>	-0.04	0.01	-3.45	0.001
<i>EEZKerguelen</i>	-0.23	0.17	-1.34	0.19
<i>Experience:EEZKerguelen</i>	0.02	0.01	1.31	0.20
Residual standard error : 0.28				
R ² : 0.34				

Table S5. Numerical outputs from linear model the linear model fitted to the Pielou's equitability index (J) with the skipper's experience (*Experience*) as a continuous predictor and the EEZ (*EEZ*) as a discrete predictor at Kerguelen (N = 196 trips) and at Crozet (N = 149 trips). The Crozet EEZ represented the Intercept (baseline). See Figure S8 for more details on model validation.

	Value	SE	t	P
<i>Intercept</i>	0.86	0.05	17.23	< 0.001
<i>Experience</i>	-0.01	0.004	-3.29	0.002
<i>EEZKerguelen</i>	-0.02	0.07	-0.23	0.82
<i>Experience:EEZKerguelen</i>	0.01	0.005	1.11	0.27
Residual standard error : 0.11				
R ² : 0.32				

Table S6. Percentage distribution of fishing trips of more experienced skippers according to fishing behaviour categories. These categories were combined if showing similarities in terms of spatial distribution of fishing effort.

Fishing behaviour category		Fishing trips of more experienced skippers (<i>Experience</i> ≥ 15 (Kerguelen) / 10 (Crozet))					
		Skipper 7		Skipper 4		Skipper 17	
Kerguelen	Crozet	Kerguelen	Crozet	Kerguelen	Crozet	Kerguelen	Crozet
<i>KER_1 / KER_2</i>	<i>CRO_3 / CRO_7</i>	67 %	50 %	0 %	17 %	55 %	27 %
<i>KER_3</i>	-	33 %	-	0 %	-	10 %	-
<i>KER_4</i>	-	0 %	-	0 %	-	10 %	-
<i>KER_5</i>	<i>CRO_4 / CRO_5 / CRO_6</i>	0 %	42 %	28 %	33 %	20 %	60 %
<i>KER_6</i>	<i>CRO_1 / CRO_2</i>	0 %	7 %	72 %	50 %	5 %	13 %

Text S1. Description and assumptions about two peculiar fishing behaviours at Kerguelen: *KER_3* and *KER_4*.

Groupe *KER_3* fishing behaviour at Kerguelen was considered as a grouping of “fishing trips with technical problems or encountering extreme weather conditions”. Regardless of the skipper’s experience, fishing vessels in groupe’s *KER_3* trips spent most time not fishing, not moving over the EEZ, and the fishing success was the lowest. Moreover, Gaertner et al. (1999) confirmed that the bad weather conditions at sea negatively impacted on skippers’ motivations to chase fish schools because maneuvering possibility when setting lines is reduced. This could explain the very low sperm whale interaction frequencies because under those weather and sea-state conditions sperm whales may lose the acoustical detection of vessels (Kuperman and Roux, 2007; Misund, 1997). This fishing behaviour was not observed at Crozet where most fishing is taking place in summer (*i.e.*, when the Kerguelen EEZ is closed from 1st February to mid-March) when weather and sea conditions are often better.

The fishing behaviour *KER_4* was considered as “technically not optimal fishing trips”. Vessels spent more time travelling between over dispersed line-set patches and used the lowest hauling speed, and/or shortest lines set at the greatest depth. Indeed, the time necessary to haul a longline is positively related to line setting depth and the divergence from optimality in fishing success increases when the fishing lines are shorter and fishing depth increases (*i.e.*, they spend proportionally more time to haul the downline versus the fishing mainline). This fishing behaviour resulted in very low fishing success was mainly observed in skippers having the lowest fishing experience. A similar fishing behaviour category was not identified at Crozet, and the reasons are not fully understood. This could possibly related to the smallest fishing area in Crozet compared to Kerguelen EEZ, reducing the dispersion between line setting patches.

Text S2. Perspectives about further research using finer scale modelling approaches to identify the most optimal compromise maximizing fishing success and minimizing competition with odontocetes.

Other methods could also be used further. Indeed, Marchal et al. (2006) used different indices that reflected spatial characteristics of the skippers’ fishing behaviour at the fishing trip level: indices of spatial diversity, indices of spatial extent, and indices of spatial patchiness. The use of linear modelling (Punsly and Nakano, 1992; He et al., 1997; Rodríguez, 2003; (Marchal et al., 2006) or generalized additive models (GAM - Dorn, 1997) could improve the investigation of optimality indicators (*e.g.*, fishing success, odontocete

interaction frequencies and skipper's experience) using fishing behaviours as explanatory variables. Non-hierarchical grouping methods were also used to classify fishing behaviours with partitioning around medoids (PAM - Duarte et al., 2009). The investigation of skippers' trajectories from VMS data to use specific speeds and turning angles in order to define better fishing spatial behaviours was also suggested (Bez et al., 2011; Hintzen et al., 2012; Joo et al., 2015; Vermard et al., 2010; Walker and Bez, 2010). Artificial neural networks (ANNs), methods based on the functioning of the animal or human brain which receives information from the environment and gives an answer after using learning processes, could be used to define fishing behaviours (Joo et al., 2011; Palmer et al., 2009; Stern, 1996). This approach could provide better predictions than classical methods (Laë et al., 1999). Using the Markov decision process focused on stochastic dynamic programming (Dorn, 1998; Lane, 1989; Puterman, 1994), or simulation techniques with the Kalman filter considering the uncertain environment as a dynamic map of local fish densities retained in memory by skippers (Dorn, 2001; Harvey, 1990; Welch, 1997) may also evaluate decision-making rules of skippers.

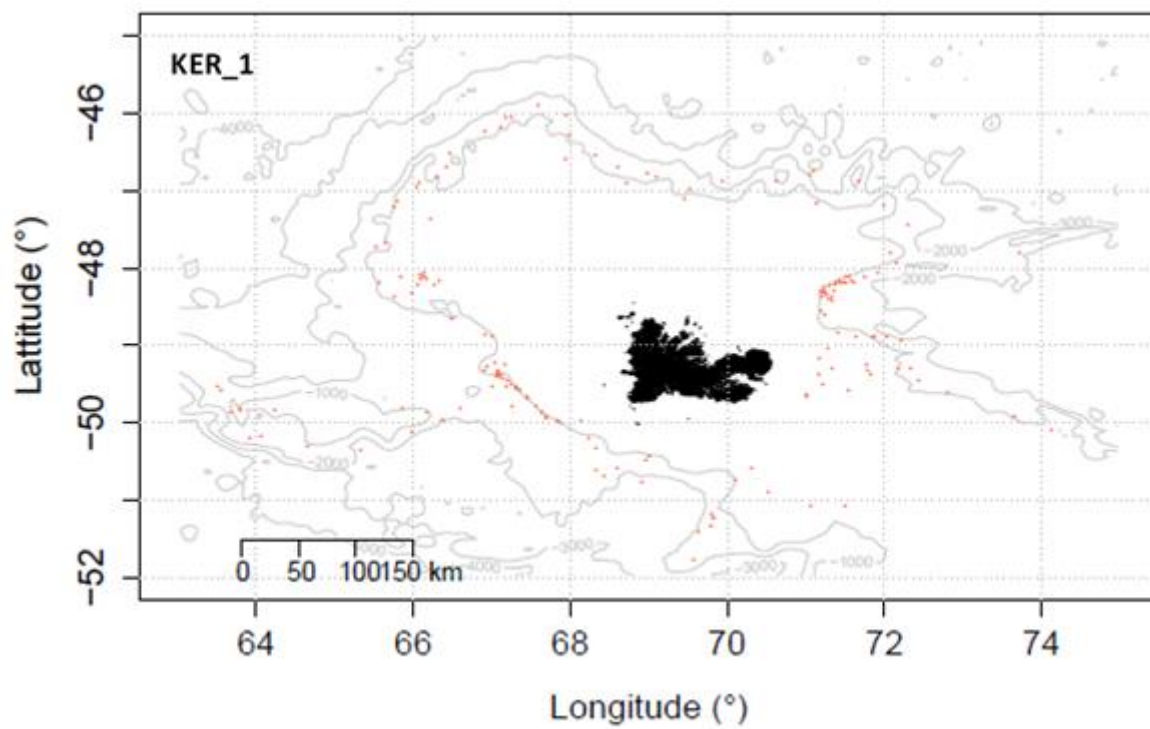
Further studies are needed to provide accurate reasons for dissimilarities between our fishing behaviours and their optimality indicators (*e.g.*, fishing success, odontocete interaction frequencies, that could result from many other factors. For instance, fishing behaviours could be controlled by the duration of the fishing trip within the EEZ (Joo et al., 2015). External factors such as the diurnal and lunar periodicity of fishing effort, the presence of other fishing vessels operating nearby, or the fishing EEZ size decreasing the probability of vessels being detected by odontocetes may affect skippers' decision-making (Dorn, 1997; Guinet et al., 2015; He et al., 1997; Janc et al., 2018; Tixier et al., 2019, 2015c). Internal factors such as the belonging of the vessel to fishing company could be investigated in defining of fishing behaviours (Dorn, 2001; Gillis and Peterman, 1998; Rijnsdorp, 2000). Indeed, some fishing companies have several vessels and the skippers concerned may adopt collective exploitation due to information transfer between skippers. Conversely, other companies have only one vessel, and skippers concerned are expected to adopt an individual and competitive behaviour than a collaborative behaviour because of lack of existing information sharing (Allen and McGlade, 1986; Joo et al., 2015). Other studies emphasized the importance of fishing location and seasonality because fisheries could be characterized by both small-scale spatial and temporal variability of their fishing behaviours or the skipper effect (Bez et al., 2011; Colloca et al., 2003; He et al., 1997; Massutí and Reñones, 2005; Pelletier and Ferraris, 2000). By a passive acoustic monitoring, the difference of vessels' acoustics propagation between fishing

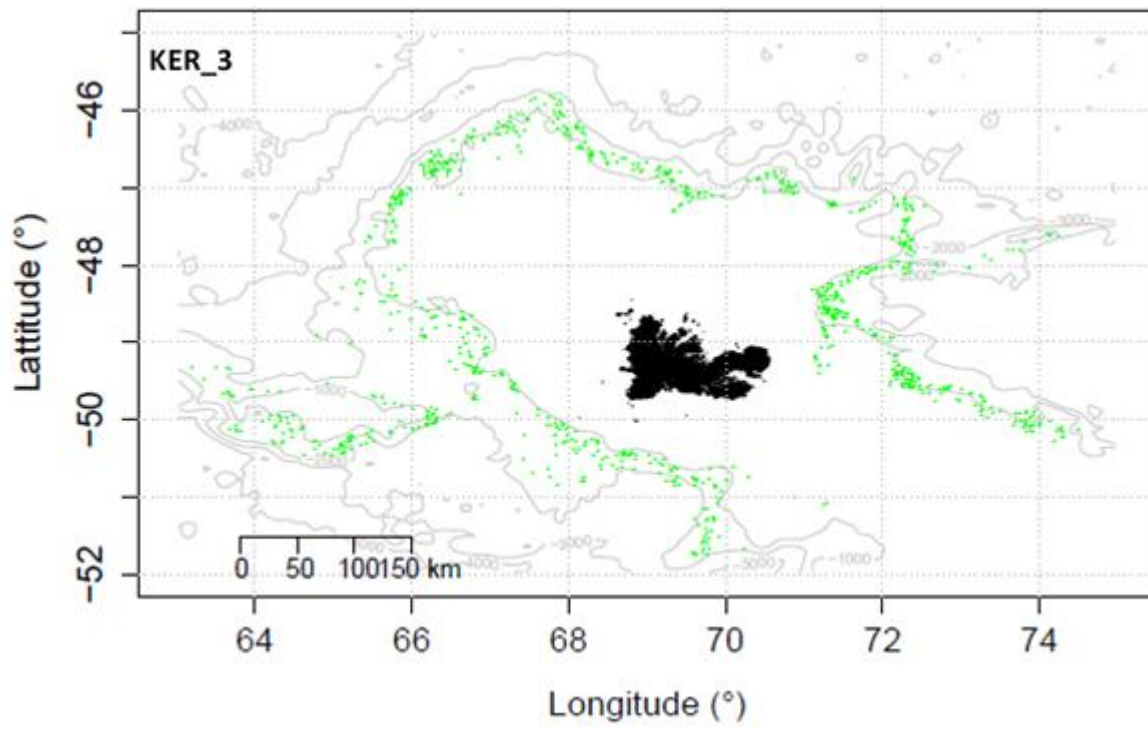
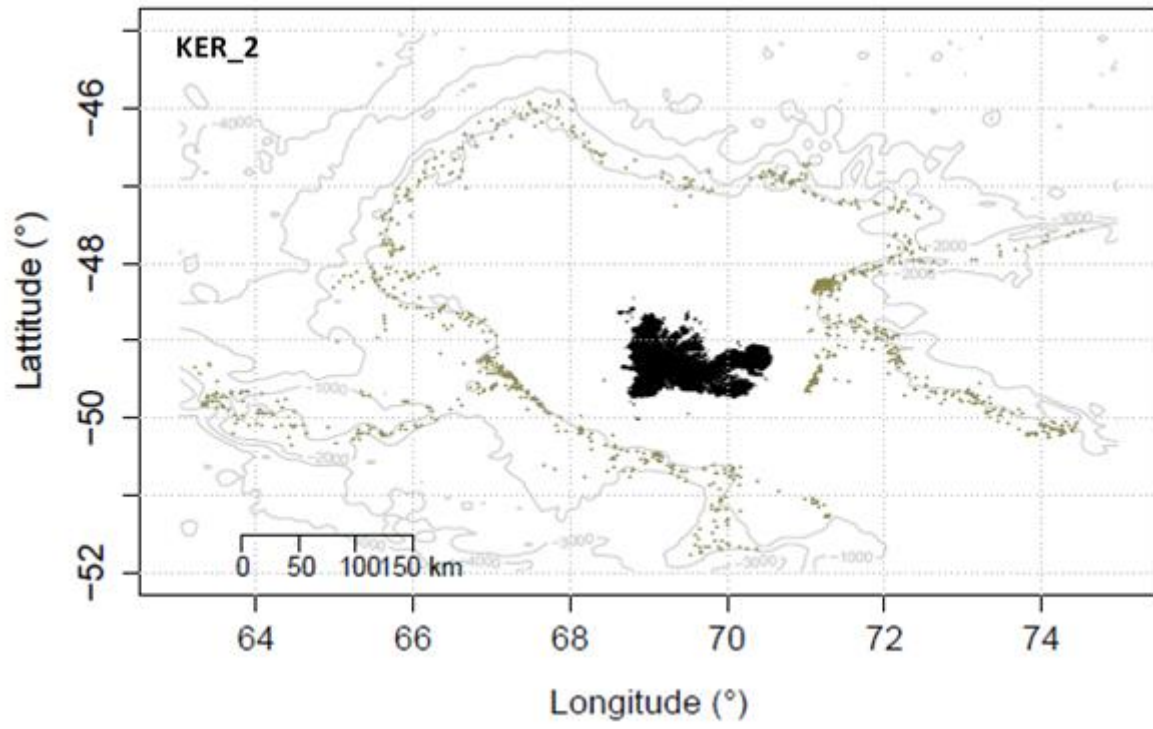
vessels and the difference of navigation behaviours between skippers may influence the frequency of odontocete interactions (Richard, 2019).

Our study revealed that several fishing behaviours (*e.g.*, *KER_5*, *CRO_4*, *CRO_5* and *CRO_6*) that appeared to be mixed fishing behaviours, could be explained by an intra-fishing trip switching of fishing behaviours, and did not accurately define skippers' behaviour (Palmer et al., 2009; Pelletier and Ferraris, 2000; Rogers and Pikitch, 1992). These corresponding trips would be composed of fishing days belonging to several different fishing behaviours due to short-term adaptation and decision-making of skippers toward the fishing success and odontocete competitions (He et al., 1997; Richard et al., 2017). Conversely, other trips would be composed entirely of fishing days resembling one of the identified fishing behaviours because skippers would have planned their behaviour previously (Salas and Gaertner, 2004). Investigating skippers' decision-making and the results of that decision (*e.g.*, fishing success and odontocete interaction frequencies) at the fishing day level (Lewy and Vinther, 1994; Palmer et al., 2009; Pelletier and Ferraris, 2000) should be studied in the future. Moreover, skippers used a passive adaptive strategy by relying on the constantly uploaded information at a finer scale. The fishing day, the hauling session, or the hauled longline level may be a useful tool to analyze fishing behaviours in the case of the toothfish demersal fisheries facing odontocete competition (Richard, 2019; Richard et al., 2017). Moreover, preliminary visualization of fishing effort localization do not seem to show any significant different between fishing behaviour categories for fishing trip level at both Crozet and Kerguelen EEZs (Figure S10 and S11) whereas variations in the spatial distribution of odontocete-fishing vessel interactions have been demonstrated (Gasco, 2013; Tixier et al., 2019).

Annexe 5 : Données supplémentaires du Chapitre 4

Figure 1. Cartes de la distribution spatiale des positions des palangres moyennes par session de virage pour chaque type de comportement de pêche (points) dans la ZEE de Kerguelen (N = 5,169 sessions).





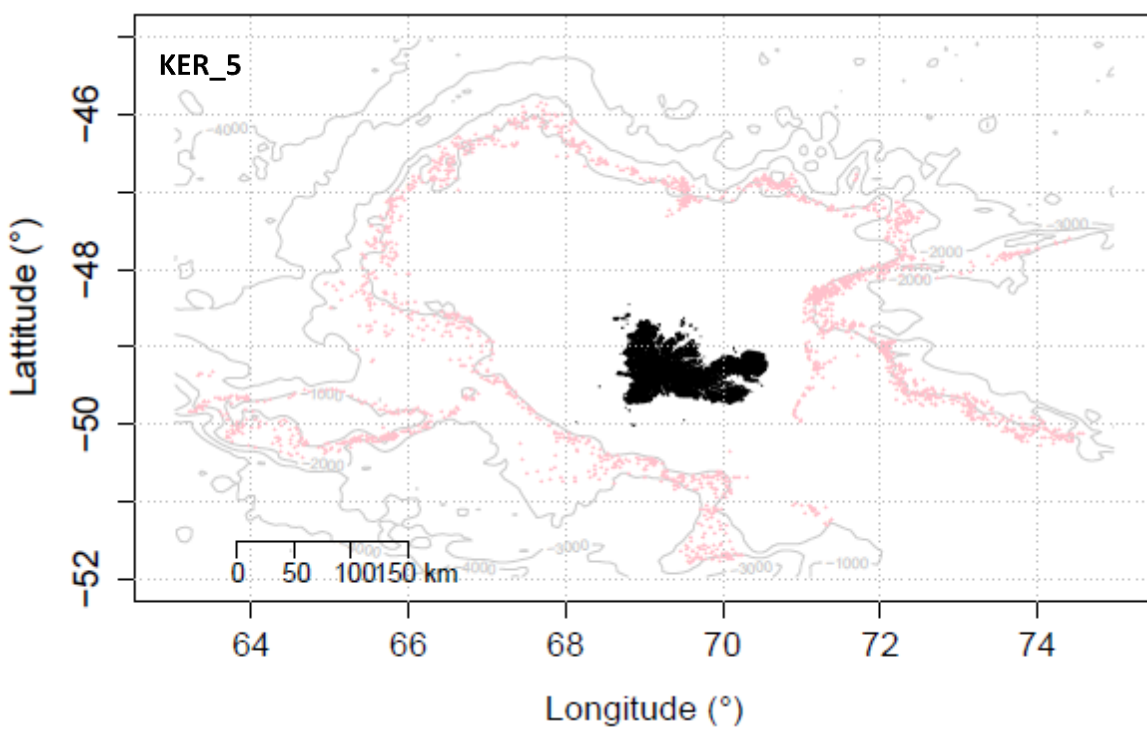
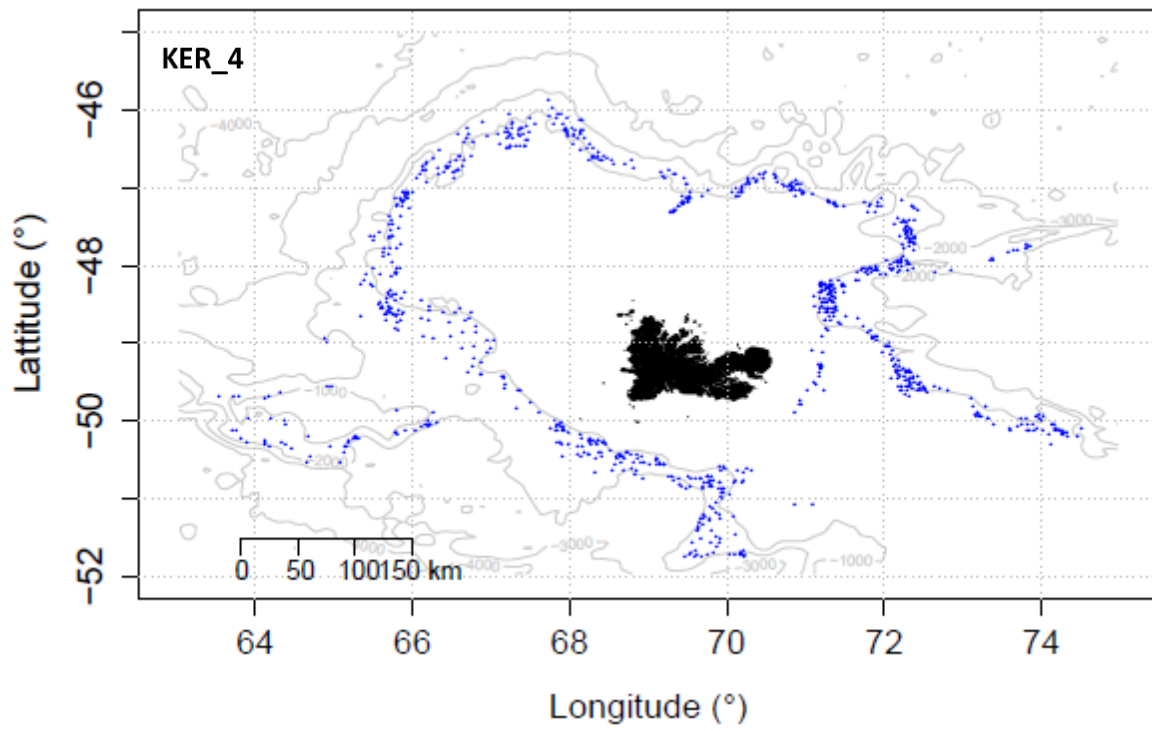
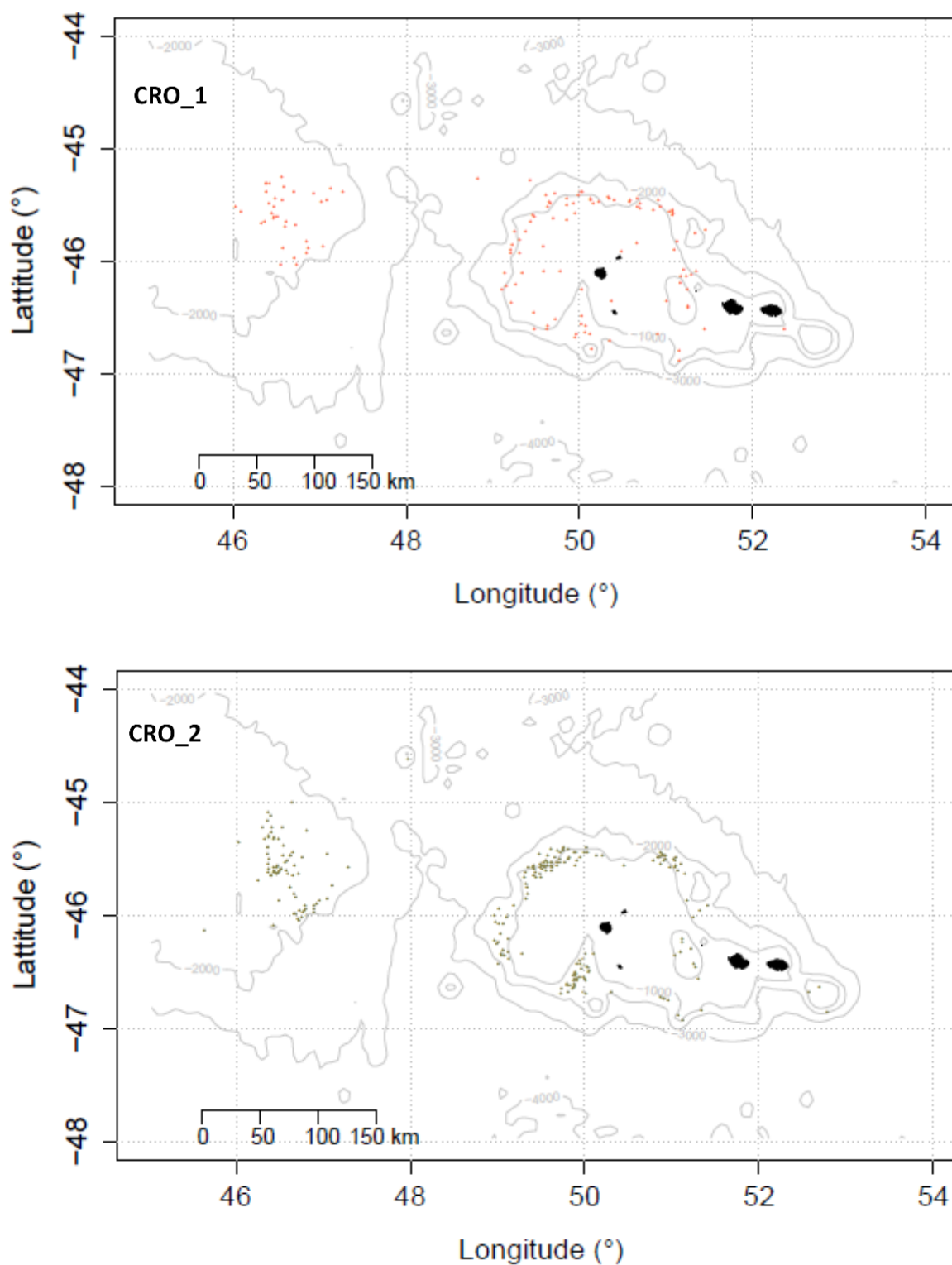
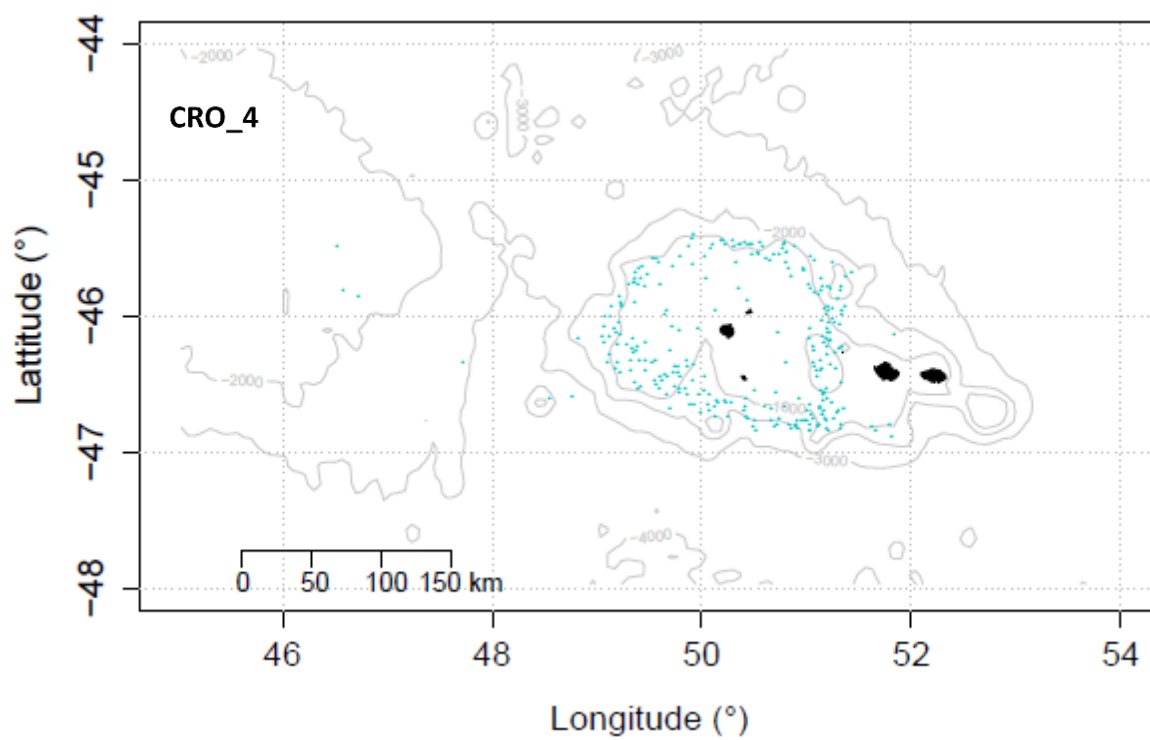
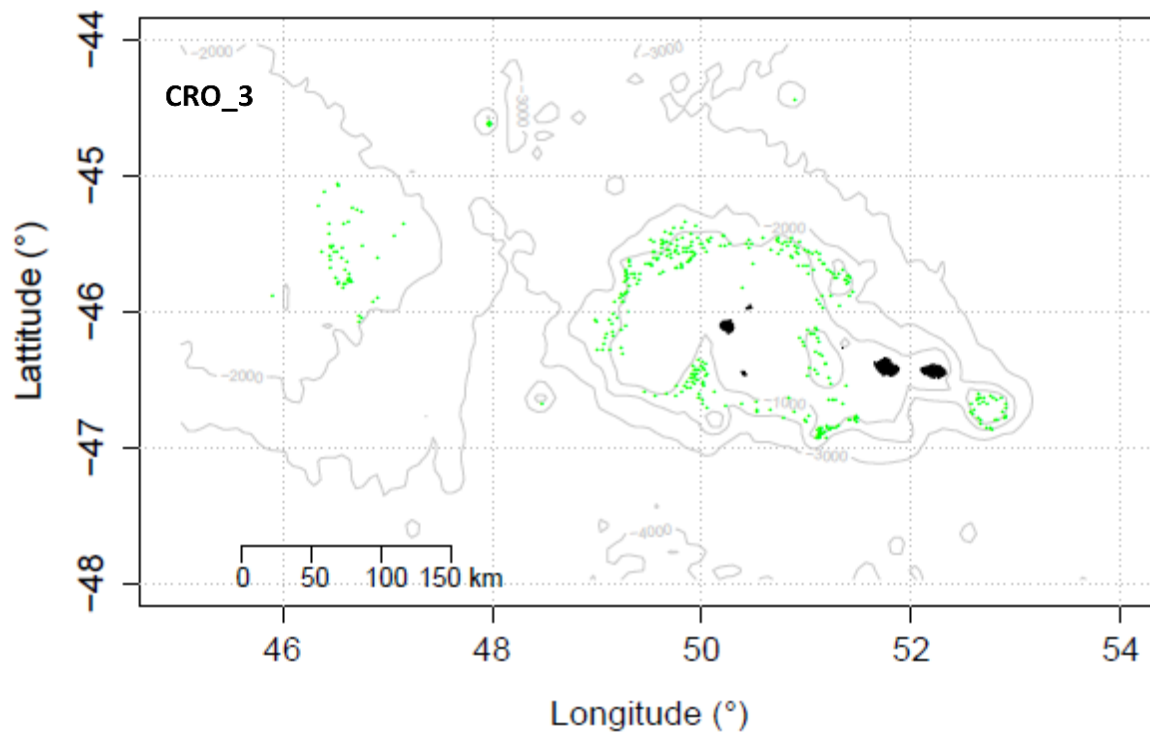


Figure 2. Cartes de la distribution spatiale des positions des palangres moyennes par session de virage pour chaque type de comportement de pêche (points) dans la ZEE de Crozet (N = 1,636 sessions).





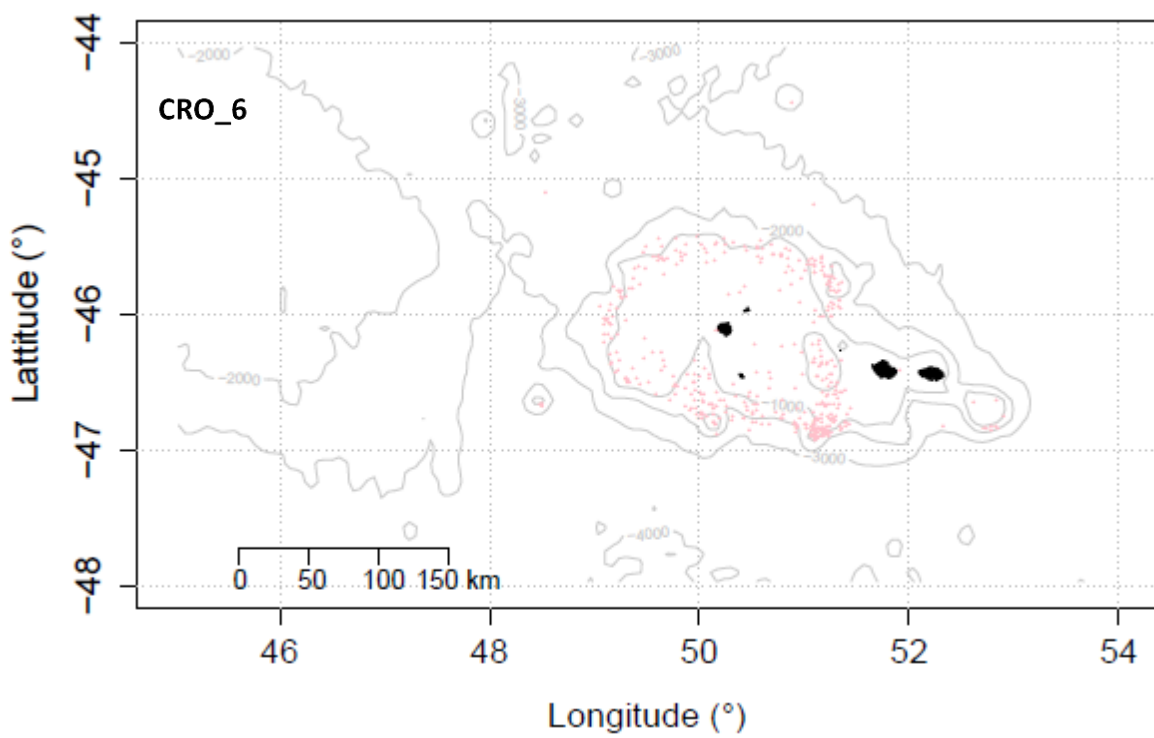
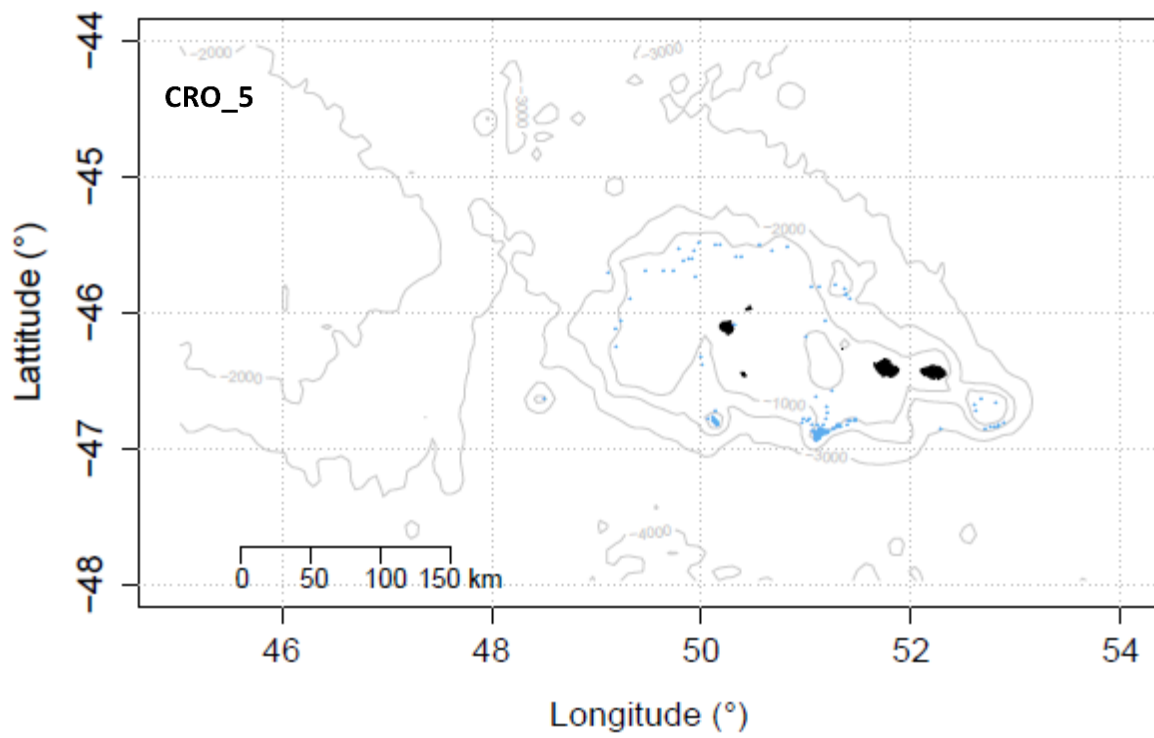


Figure 3. Boxplots des positions des palangres (latitude et longitude) moyennes par session de virage pour chaque type de comportement de pêche pour a. la ZEE de Kerguelen (N = 5,169 sessions de virage) et b. la ZEE de Crozet (N = 1,636 sessions de virage). Les outliers, les valeurs moyennes des descripteurs pour chaque type et celles pour l'ensemble des sessions de virage sont représentés par, respectivement, des points noirs, des losanges noirs et des lignes rouges en pointillés. +++ / --- indiquent une différence de moyenne significativement positive / négative ($P < 0.05$) entre le comportement de pêche et l'ensemble des sessions de virage, + / - indiquent une différence positive / négative mais non significative ($0.05 < P < 0.10$), et ns indique qu'il n'y a aucune différence ($P > 0.10$).

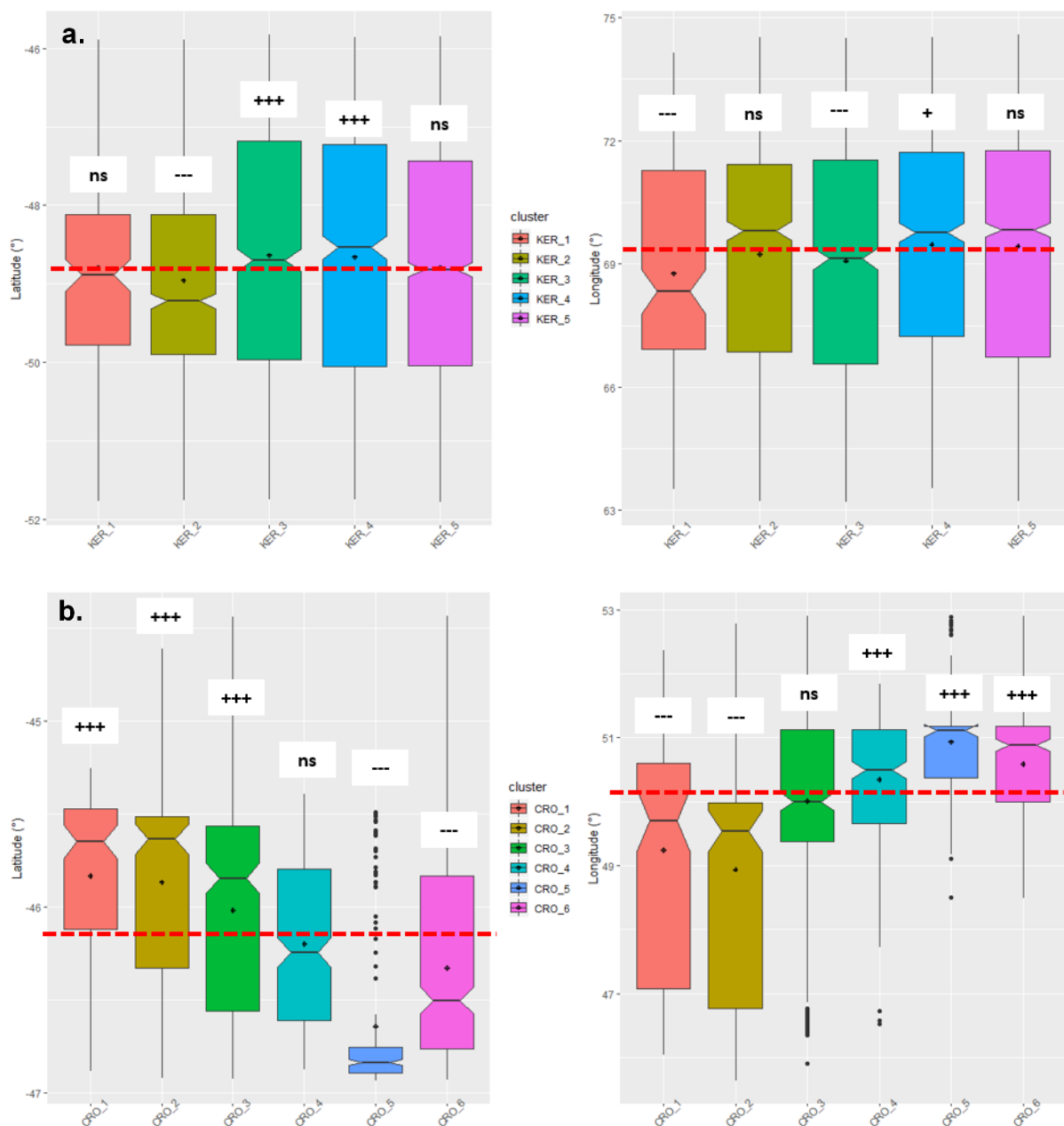


Tableau 1. Description des cinq types de comportement de pêche identifiées par l'analyse de classification ascendante de Ward pour la ZEE de Kerguelen (N = 5,169 sessions de virage). Des comparaisons de t-test de Student ont été performées sur les valeurs moyennes des descripteurs de sessions de virage, le succès de pêche et l'expérience du capitaine entre les sessions de virage incluses dans la même type de comportement de pêche et l'ensemble de toutes les sessions de virage.

	KERGUELEN			
	(N = 5,169 sessions de virage)			
	Groupe	Ensemble	t	P
	Moyenne ± SD	Moyenne ± SD		
Groupe KER_1 (N = 169, 3 %)				
Descripteurs de sessions de virage				
<i>Prop.temps.virage</i>	0.54 ± 0.11	0.77 ± 0.09	-28.13	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.46 ± 0.10	0.23 ± 0.09	23.13	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.13 ± 0.06	0.10 ± 0.05	7.01	< 0.001
<i>Densité.opérations.virage</i>	12 ± 6	19 ± 9	-13.92	< 0.001
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	4.22 ± 1.64	1.38 ± 1.00	22.40	< 0.001
<i>Inter.distance.virage</i>	86.71 ± 43.83	25.86 ± 20.66	17.98	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	77.74 ± 128.50	43.94 ± 89.18	3.26	0.001
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimal</i>	1.68 ± 0.67	1.53 ± 0.75	2.89	0.004
<i>Nb.palanges.par.heure</i>	0.23 ± 0.07	0.19 ± 0.05	6.12	< 0.001
<i>Longueur.palange</i>	7.33 ± 2.25	9.64 ± 2.45	-13.09	< 0.001
<i>Profondeur</i>	1090 ± 323	1164 ± 294	-2.93	0.004
<i>Temps.de.pêche</i>	1778 ± 822	1344 ± 522	6.82	< 0.001
<i>Vitesse.remontée</i>	40.27 ± 9.11	32.22 ± 6.72	11.39	< 0.001
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	363.89 ± 229.37	331.26 ± 161.76	1.83	0.07
<i>Expérience</i>	11.12 ± 6.46	8.27 ± 6.23	5.65	< 0.001
Groupe KER_2 (N = 975, 19 %)				
Descripteurs de sessions de virage				
<i>Prop.temps.virage</i>	0.69 ± 0.07	0.77 ± 0.09	-31.10	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.31 ± 0.07	0.23 ± 0.09	31.10	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.14 ± 0.06	0.10 ± 0.05	21.05	< 0.001
<i>Densité.opérations.virage</i>	13 ± 6	19 ± 9	-28.24	< 0.001
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	2.25 ± 0.91	1.38 ± 1.00	27.11	< 0.001
<i>Inter.distance.virage</i>	37.28 ± 16.29	25.86 ± 20.66	19.17	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	34.64 ± 65.30	43.94 ± 89.18	-3.77	< 0.001
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimal</i>	1.55 ± 0.71	1.53 ± 0.75	1.15	ns
<i>Nb.palanges.par.heure</i>	0.24 ± 0.07	0.19 ± 0.05	21.68	< 0.001
<i>Longueur.palange</i>	7.90 ± 2.18	9.64 ± 2.45	-22.46	< 0.001
<i>Profondeur</i>	1096 ± 312	1164 ± 294	-6.33	< 0.001
<i>Temps.de.pêche</i>	1352 ± 535	1344 ± 522	0.46	ns
<i>Vitesse.remontée</i>	36.28 ± 7.02	32.22 ± 6.72	16.67	< 0.001
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	386.67 ± 209.11	331.26 ± 161.76	7.84	< 0.001
<i>Expérience</i>	9.84 ± 6.98	8.27 ± 6.23	6.57	< 0.001
Groupe KER_3 (N = 911, 18 %)				
Descripteurs de sessions de virage				
<i>Prop.temps.virage</i>	0.76 ± 0.09	0.77 ± 0.09	-1.15	ns
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.24 ± 0.09	0.23 ± 0.09	1.15	ns
<i>Étendue.spatiale</i>	0.05 ± 0.02	0.10 ± 0.05	-45.15	< 0.001

<i>Densité.opérations.virage</i>	30 ± 10	19 ± 9	30.71	< 0.001
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	1.33 ± 0.67	1.38 ± 1.00	-1.96	0.05
<i>Inter.distance.virage</i>	32.53 ± 17.97	25.86 ± 20.66	10.08	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	121.09 ± 148.46	43.94 ± 89.18	14.79	< 0.001
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimal</i>	1.93 ± 1.05	1.53 ± 0.75	11.20	< 0.001
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.16 ± 0.03	0.19 ± 0.05	-28.05	< 0.001
<i>Longueur.palangre</i>	11.57 ± 2.66	9.64 ± 2.45	20.46	< 0.001
<i>Profondeur</i>	1240 ± 278	1164 ± 294	7.60	< 0.001
<i>Temps.de.pêche</i>	1512 ± 514	1344 ± 522	9.09	< 0.001
<i>Vitesse.remontée</i>	31.94 ± 6.33	32.22 ± 6.72	-1.25	ns
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	273.73 ± 144.35	331.26 ± 161.76	-10.89	< 0.001
<i>Expérience</i>	7.92 ± 6.08	8.27 ± 6.23	-1.55	ns

Groupe KER 4 (N = 950, 18 %)**Descripteurs de sessions de virage**

<i>Prop.temps.virage</i>	0.84 ± 0.03	0.77 ± 0.09	41.96	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.16 ± 0.03	0.23 ± 0.09	-41.96	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.06 ± 0.02	0.10 ± 0.05	-40.97	< 0.001
<i>Densité.opérations.virage</i>	25 ± 5	19 ± 9	28.66	< 0.001
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	0.66 ± 0.34	1.38 ± 1.00	-40.56	< 0.001
<i>Inter.distance.virage</i>	12.61 ± 6.79	25.86 ± 20.66	-36.60	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	28.96 ± 60.63	43.94 ± 89.18	-6.37	< 0.001
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimal</i>	1.33 ± 0.58	1.53 ± 0.75	-8.90	< 0.001
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.17 ± 0.02	0.19 ± 0.05	-27.90	< 0.001
<i>Longueur.palangre</i>	10.68 ± 1.47	9.64 ± 2.45	17.76	< 0.001
<i>Profondeur</i>	1160 ± 278	1164 ± 294	-0.37	ns
<i>Temps.de.pêche</i>	1266 ± 459	1344 ± 522	-4.68	< 0.001
<i>Vitesse.remontée</i>	29.40 ± 4.72	32.22 ± 6.72	-15.75	< 0.001
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	303.93 ± 123.90	331.26 ± 161.76	-5.93	< 0.001
<i>Expérience</i>	7.49 ± 5.37	8.27 ± 6.23	-3.98	< 0.001

Groupe KER 5 (N = 2164, 42 %)**Descripteurs de sessions de virage**

<i>Prop.temps.virage</i>	0.79 ± 0.05	0.77 ± 0.09	15.84	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.21 ± 0.05	0.23 ± 0.09	-15.84	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.11 ± 0.04	0.10 ± 0.05	11.82	< 0.001
<i>Densité.opérations.virage</i>	15 ± 6	19 ± 9	-21.98	< 0.001
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	1.10 ± 0.56	1.38 ± 1.00	-15.01	< 0.001
<i>Inter.distance.virage</i>	18.98 ± 10.16	25.86 ± 20.66	-19.08	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	21.04 ± 45.05	43.94 ± 89.18	-14.39	< 0.001
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimal</i>	1.42 ± 0.61	1.53 ± 0.75	-6.69	< 0.001
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.19 ± 0.03	0.19 ± 0.05	2.18	0.03
<i>Longueur.palangre</i>	9.34 ± 1.97	9.64 ± 2.45	-5.57	< 0.001
<i>Profondeur</i>	1170 ± 290	1164 ± 294	0.79	ns
<i>Temps.de.pêche</i>	1269 ± 481	1344 ± 522	-5.91	< 0.001
<i>Vitesse.remontée</i>	31.13 ± 5.94	32.22 ± 6.72	-6.92	< 0.001
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	339.98 ± 141.33	331.26 ± 161.76	2.31	0.02
<i>Expérience</i>	7.82 ± 6.08	8.27 ± 6.23	-2.87	0.004

Tableau 2. Description des cinq types de comportement de pêche identifiées par l'analyse de classification ascendante de Ward pour la ZEE de Crozet (N = 1,636 sessions de virage). Des comparaisons de t-test de Student ont été effectuées sur les valeurs moyennes des descripteurs de sessions de virage, le succès de pêche et l'expérience du capitaine entre les sessions de virage incluses dans la même type de comportement de pêche et l'ensemble de toutes les sessions de virage.

CROZET				
(N = 1,636 sessions de virage)				
	Groupe	Ensemble	t	P
	Moyenne ± SD	Moyenne ± SD		
Groupe CRO_1 (N = 128, 8 %)				
Descripteurs de sessions de virage				
<i>Prop.temps.virage</i>	0.61 ± 0.11	0.65 ± 0.15	-3.73	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.39 ± 0.11	0.35 ± 0.15	3.73	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.09 ± 0.14	0.05 ± 0.08	-10.54	< 0.001
<i>Densité.opérations.virage</i>	16 ± 8	13 ± 8	4.18	< 0.001
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	2.59 ± 1.47	2.72 ± 2.23	-0.96	ns
<i>Inter.distance.virage</i>	73.77 ± 46.94	50.42 ± 53.00	5.37	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	112.13 ± 111.87	47.70 ± 70.61	5.95	< 0.001
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimalité</i>	1.48 ± 0.52	1.42 ± 0.59	1.24	ns
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.16 ± 0.04	0.24 ± 0.09	-20.90	< 0.001
<i>Longueur.palangre</i>	8.76 ± 2.05	6.97 ± 2.49	9.34	< 0.001
<i>Profondeur</i>	1379 ± 249	1083 ± 340	12.53	< 0.001
<i>Temps.de.pêche</i>	2253 ± 928	1554 ± 958	8.19	< 0.001
<i>Vitesse.remontée</i>	30.44 ± 6.80	34.02 ± 8.94	-5.59	< 0.001
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	117.64 ± 115.18	198.83 ± 191.33	-7.21	< 0.001
<i>Expérience</i>	5.99 ± 4.46	6.05 ± 4.68	-0.15	ns
Groupe CRO_2 (N = 250, 15 %)				
Descripteurs de sessions de virage				
<i>Prop.temps.virage</i>	0.82 ± 0.04	0.65 ± 0.15	36.38	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.18 ± 0.04	0.35 ± 0.15	-36.38	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.07 ± 0.03	0.05 ± 0.08	-27.91	< 0.001
<i>Densité.opérations.virage</i>	24 ± 10	13 ± 8	18.06	< 0.001
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	0.87 ± 0.42	2.72 ± 2.23	-30.27	< 0.001
<i>Inter.distance.virage</i>	18.35 ± 10.52	50.42 ± 53.00	-21.82	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	60.06 ± 92.24	47.70 ± 70.61	1.92	0.06
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimalité</i>	1.50 ± 0.67	1.42 ± 0.59	1.96	0.05
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.16 ± 0.03	0.24 ± 0.09	-28.71	< 0.001
<i>Longueur.palangre</i>	10.45 ± 2.16	6.97 ± 2.49	23.18	< 0.001
<i>Profondeur</i>	1357 ± 260	1083 ± 340	14.78	< 0.001
<i>Temps.de.pêche</i>	1263 ± 469	1554 ± 958	-7.67	< 0.001
<i>Vitesse.remontée</i>	28.79 ± 5.11	34.02 ± 8.94	-13.35	< 0.001
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	169.55 ± 152.64	198.83 ± 191.33	-2.71	0.007
<i>Expérience</i>	5.53 ± 3.83	6.05 ± 4.68	-1.95	0.05
Groupe CRO_3 (N = 381, 23 %)				
Descripteurs de sessions de virage				
<i>Prop.temps.virage</i>	0.75 ± 0.07	0.65 ± 0.15	19.91	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.25 ± 0.07	0.35 ± 0.15	-19.91	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.11 ± 0.04	0.05 ± 0.08	-10.79	< 0.001

<i>Densité.opérations.virage</i>	14 ± 6	13 ± 8	3.65	< 0.001
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	1.39 ± 0.79	2.72 ± 2.23	-19.52	< 0.001
<i>Inter.distance.virage</i>	24.60 ± 16.10	50.42 ± 53.00	-16.67	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	38.92 ± 63.53	47.70 ± 70.61	-2.30	0.02
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimale</i>	1.46 ± 0.72	1.42 ± 0.59	1.11	ns
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.21 ± 0.04	0.24 ± 0.09	-9.68	< 0.001
<i>Longueur.palangre</i>	7.56 ± 1.84	6.97 ± 2.49	5.23	< 0.001
<i>Profondeur</i>	1130 ± 335	1083 ± 340	2.44	0.02
<i>Temps.de.pêche</i>	1230 ± 605	1554 ± 958	-8.30	< 0.001
<i>Vitesse.remontée</i>	29.08 ± 5.49	34.02 ± 8.94	-13.79	< 0.001
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	176.80 ± 154.11	198.83 ± 191.33	-2.39	0.02
<i>Expérience</i>	5.09 ± 4.35	6.05 ± 4.68	-3.84	< 0.001

Groupe CRO _4 (N = 277, 17 %)**Descripteurs de sessions de virage**

<i>Prop.temps.virage</i>	0.44 ± 0.09	0.65 ± 0.15	-32.97	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.56 ± 0.09	0.35 ± 0.15	32.97	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.20 ± 0.10	0.05 ± 0.08	9.45	< 0.001
<i>Densité.opérations.virage</i>	7 ± 3	13 ± 8	-20.65	< 0.001
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	6.24 ± 1.99	2.72 ± 2.23	26.79	< 0.001
<i>Inter.distance.virage</i>	129.31 ± 72.42	50.42 ± 53.00	17.36	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	48.11 ± 64.12	47.70 ± 70.61	0.09	ns
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimale</i>	1.36 ± 0.41	1.42 ± 0.59	-2.02	0.04
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.24 ± 0.06	0.24 ± 0.09	-1.50	ns
<i>Longueur.palangre</i>	5.69 ± 1.32	6.97 ± 2.49	-12.76	< 0.001
<i>Profondeur</i>	1076 ± 265	1083 ± 340	-0.43	ns
<i>Temps.de.pêche</i>	2521 ± 1179	1554 ± 958	12.95	< 0.001
<i>Vitesse.remontée</i>	42.05 ± 10.29	34.02 ± 8.94	12.25	< 0.001
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	142.65 ± 104.08	198.83 ± 191.33	-7.15	< 0.001
<i>Expérience</i>	6.62 ± 4.75	6.05 ± 4.68	1.83	0.07

Groupe CRO _5 (N = 180, 11 %)**Descripteurs de sessions de virage**

<i>Prop.temps.virage</i>	0.70 ± 0.08	0.65 ± 0.15	7.25	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.30 ± 0.08	0.35 ± 0.15	-7.25	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.15 ± 0.08	0.14 ± 0.08	1.44	ns
<i>Densité.opérations.virage</i>	12 ± 6	13 ± 8	-1.61	ns
<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	1.37 ± 0.80	2.72 ± 2.23	-16.66	< 0.001
<i>Inter.distance.virage</i>	17.75 ± 11.13	50.42 ± 53.00	-21.06	< 0.001
<i>Distance.après.session.virage</i>	35.28 ± 50.57	47.70 ± 70.61	-2.94	0.004
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimale</i>	1.46 ± 0.73	1.42 ± 0.59	0.80	ns
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.37 ± 0.08	0.24 ± 0.09	19.64	< 0.001
<i>Longueur.palangre</i>	4.77 ± 1.00	6.97 ± 2.49	-22.72	< 0.001
<i>Profondeur</i>	671 ± 147	1083 ± 340	-29.88	< 0.001
<i>Temps.de.pêche</i>	816 ± 333	1554 ± 958	-21.51	< 0.001
<i>Vitesse.remontée</i>	34.67 ± 8.17	34.02 ± 8.94	1.01	ns
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	340.32 ± 296.63	198.83 ± 191.33	6.21	< 0.001
<i>Expérience</i>	5.84 ± 4.50	6.05 ± 4.68	-0.59	ns

Groupe CRO _6 (N = 420, 26 %)**Descripteurs de sessions de virage**

<i>Prop.temps.virage</i>	0.60 ± 0.08	0.65 ± 0.15	-10.52	< 0.001
<i>Prop.temps.déplacement</i>	0.40 ± 0.08	0.35 ± 0.15	10.52	< 0.001
<i>Étendue.spatiale</i>	0.19 ± 0.08	0.05 ± 0.08	10.95	< 0.001
<i>Densité.opérations.virage</i>	8 ± 3	13 ± 8	-17.79	< 0.001

<i>Distance.parcourue.par.heure</i>	3.33 ± 1.46	2.72 ± 2.23	6.78	< 0.001
<i>Inter.distance.virage</i>	47.76 ± 22.77	50.42 ± 53.00	-1.54	ns
<i>Distance.après.session.virage</i>	36.06 ± 44.53	47.70 ± 70.61	-4.05	< 0.001
<i>Ratio.session.virage.réelle.optimal</i>	1.32 ± 0.43	1.42 ± 0.59	-3.56	< 0.001
<i>Nb.palangres.par.heure</i>	0.29 ± 0.07	0.24 ± 0.09	12.18	< 0.001
<i>Longueur.palangre</i>	5.61 ± 1.37	6.97 ± 2.49	-14.98	< 0.001
<i>Profondeur</i>	970 ± 277	1083 ± 340	-7.12	< 0.001
<i>Temps.de.pêche</i>	1487 ± 862	1554 ± 958	-1.39	ns
<i>Vitesse.remontée</i>	37.11 ± 7.88	34.02 ± 8.94	6.98	< 0.001
Indicateurs d'optimalité				
<i>Biomasse.par.heure</i>	237.88 ± 209.42	198.83 ± 191.33	3.47	< 0.001
<i>Expérience</i>	6.98 ± 5.30	6.05 ± 4.68	3.26	0.001

Annexe 6 : Tixier et al. (2019)

THE KERGUELEN PLATEAU: MARINE ECOSYSTEM + FISHERIES Proceedings of the Second Symposium

heardisland.antarctica.gov.au/research/kerguelen-plateau-symposium



Fisheries interaction data suggest variations in the distribution of sperm whales on the Kerguelen Plateau

Paul Tixier¹, Dirk Welsford², Mary-Anne Lea³, Mark A. Hindell³, Christophe Guinet⁴, Anaïs Janc⁴, Gaëtan Richard⁴, Nicolas Gasco⁵, Guy Duhamel⁵, Rhys Arangio^{6,7}, Maria Ching Villanueva⁸, Lavinia Suberg⁸ and John P.Y. Arnould¹

¹ Faculty of Science, Engineering and the Built Environment, School of Life and Environmental Sciences, Melbourne Burwood Campus, 221 Burwood Highway, Burwood, Victoria 3125, Australia

² Australian Antarctic Division, 203 Channel Highway, Kingston, Tasmania 7050, Australia

³ Institute for Marine and Antarctic Studies (IMAS), University of Tasmania, Locked Bag 129, Hobart, Tasmania 7001, Australia

⁴ Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 Université de la Rochelle-CNRS, 79360 Villiers-en-Bois, France

⁵ Département Adaptations du vivant, UMR BOREA, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

⁶ Austral Fisheries Pty. Ltd., Perth, Australia

⁷ Coalition of Legal Toothfish Operators (COLTO), Perth, Australia

⁸ Laboratoire de Biologie Halieutique (STH-LBH), IFREMER, ZI de la Pointe du Diable, BP 70, 29280 Plouzané, France

Corresponding author: p.tixier@deakin.edu.au

Abstract

The emergence of longline fishing for Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) on the Kerguelen Plateau over the past two decades is concomitant with the development of depredation-type interactions by sperm whales (*Physeter macrocephalus*). Through a unique collaboration between the French and the Australian fisheries operating respectively around Kerguelen, and Heard Island and McDonald Islands (HIMI), this study preliminarily investigated the spatio-temporal variations of the rate of occurrence of sperm whale depredation on the Kerguelen Plateau. Between 2011 and 2016, sperm whales depredated toothfish on 29.1% of all longline sets and over 49.4% of the fished area. The probability of vessels to experience depredation decreased with the latitude and decreased in winter. Vessels operating in Kerguelen experienced significantly higher rates of occurrence of sperm whale depredation ($33.2 \pm 4.5\%$ of sets; $48.2 \pm 7.2\%$ of the area) than vessels operating in HIMI ($3.1 \pm 1.2\%$ of sets; $5.4 \pm 2.0\%$ of the area) over the 2011–2016 period, but also during any season of the year. The results suggested that heterogeneity in the distribution of sperm whales is likely a key driver of depredation. The Kerguelen Plateau fisheries represent a unique opportunity to investigate the spatial factors influencing this distribution, and therefore to predict the occurrence of depredation.

Variations de la répartition des cachalots sur le plateau de Kerguelen suggérée par les données d'interaction avec les pêcheries

Résumé

L'émergence de la pêche palangrière à la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) sur le plateau de Kerguelen ces 20 dernières années coïncide avec l'intensification des interactions de type déprédation avec les cachalots (*Physeter macrocephalus*). Grâce à une collaboration unique entre les pêcheries françaises et australiennes opérant

respectivement autour des îles Kerguelen, et des îles Heard et McDonald (HIMI), cette étude préliminaire a examiné les variations spatio-temporelles du taux d'occurrence de la déprédation par les cachalots sur le plateau de Kerguelen. Entre 2011 et 2016, les cachalots ont interagi avec 29,1% des palangres posées et sur 49,4% de la zone de pêche. La probabilité d'exposition des navires à la déprédation a baissé avec la latitude et diminué pendant l'hiver. Pendant la période 2011–2016, mais aussi pendant toutes les saisons de l'année, les navires opérant à Kerguelen ont été exposés à des taux d'interaction avec les cachalots nettement plus élevés ($33,2 \pm 4,5\%$ des palangres ; $48,2 \pm 7,2\%$ de la zone) que les navires opérant dans les HIMI ($3,1 \pm 1,2\%$ des palangres ; $5,4 \pm 2,0\%$ de la zone). Les résultats suggèrent que l'hétérogénéité de la distribution naturelle des cachalots constitue probablement un facteur clé de l'occurrence de la déprédation. Les pêcheries du plateau de Kerguelen représentent une situation unique pour étudier les variables spatiales qui influencent cette distribution, permettant ainsi de prédire l'occurrence de la déprédation.

Keywords: Fisheries interactions, sperm whale, Patagonian toothfish, Kerguelen, depredation

Introduction

The emergence of longline fishing throughout the world's oceans is concomitant with increasing reports of depredation interactions by marine top-predators, primarily odontocetes (toothed whales), with fishing vessels (Northridge, 1991; Northridge and Hofman, 1999; DeMaster et al., 2001; Read, 2008; Hamer et al., 2012). Depredation occurs when odontocetes feed on fish caught by fishers on longline sets (Read et al., 2005; Hamer et al. 2012; Werner et al. 2015). This depredation often results in socio-economic (financial losses for fishers), ecological (effects on depredating species) and conservation issues (impacts on depredated resources) (Gasco et al., 2015; Tixier et al., 2015, 2017; Werner et al., 2015; Esteban et al., 2016; Peterson and Hanselman, 2017; Hanselman et al., 2018).

The underlying mechanisms of depredation, as a behaviour, may combine both opportunistic and active processes (Karpouzli and Leaper, 2004; Esteban et al., 2016; Peterson and Hanselman, 2017). Odontocetes may interact with fishing gear when fishing operations overlap in space and time with their natural distribution (Hernandez-Milian et al., 2008; Cruz et al., 2016). However, odontocetes may also actively search and/or follow fishing vessels once they have found fishing gear to interact with (Tixier et al., 2010; Janc et al., 2018). As a result, the observed rates of occurrence of odontocete depredation are likely to be primarily driven by both the natural distribution of odontocetes and the spatio-temporal patterns of fishing operations.

On the Kerguelen Plateau, the two commercial Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) longline fisheries operating respectively around Kerguelen Island (French economic exclusive zone – EEZ) and around Heard Island and McDonald Islands (HIMI) (Australian EEZ) have experienced depredation by two odontocete species: sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and killer whales (*Orcinus orca*). While both species have been reported depredating toothfish from longlines in the French EEZ, only sperm whales were documented depredating in the Australian EEZ (Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010; Guinet et al., 2014; Welsford and Arangio, 2015; Janc et al., 2018). The French fishery, for which commercial longlining started in the 1990s, has experienced consistent high rates of occurrence of sperm whale depredation (> 40% of fishing operations) for over two decades (Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010; Janc et al., 2018). The seven licensed longliners operate all year round except in February and early March. Commercial longlining in the Australian EEZ started in 2003 although sperm whale depredation was first reported in 2011 and has remained low (<10 % of the fishing operations) over the following years (Welsford and Arangio, 2015). This fishery includes four licensed fishing vessels and operates from April to November. Whether the large differences of the rate of occurrence of sperm whale depredation between the French and the Australian EEZs are explained by differences in fishing patterns or difference in the natural presence of sperm whales, or a combination of both, remains unknown.

Using a dataset including fishing and observation data from both areas over the 2011–2016

period, the aim of this study was to investigate the rates of occurrence of sperm whale depredation over an area encompassing both the French and the Australian EEZs.

Methods

Data

Fishing data and whale interaction data from the French and Australian EEZs, hereafter referred to as the 'Kerguelen' fishery and the 'HIMI' fishery respectively, were collected by fishery observers and/or crews from 2011 to 2016 (Martin and Pruvost, 2007). The base unit was the longline set, and for each set, the date and time, as well as GPS coordinates, were recorded at hauling (i.e. retrieved and landed on board).

The occurrence of sperm whale depredation with longline sets was recorded during hauling operations by visual cues. An interaction was confirmed when whales were sighted at the surface within 500 m of the vessel with typical depredation behaviour: individuals made repeated dives towards the line being hauled and throughout the hauling process; they were usually surrounded by birds when surfacing after long dives; and slicks of fish oil were visible at the surface. Depredation events (recorded as 1) were, therefore, assumed to be monitored in a standardised way across Kerguelen and HIMI fisheries. Observers distinguished between longline sets with confirmed non-occurrence of depredation (recorded as 0) and sets with lacking information due to insufficient or impossible monitoring effort (recorded as 'no data available' – N/A) caused by poor weather (e.g. fog), sea or light conditions.

The rate of occurrence of sperm whale depredation was estimated as: (i) a proportion of depredated longline sets out of all longline sets hauled (Pr(sets)); and (ii) a proportion of $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ spatial cells in which at least one set was depredated out of all cells in which fishing occurred (Pr(area)). These two indices were calculated per fishery or per vessel within fisheries, either per year or per month to assess the inter- and intra-annual variations of sperm whale depredation. The spatial variations of sperm whale depredation were explored by calculating and spatialising Pr(sets) over a $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ cell grid. Data are presented as Mean \pm SE unless otherwise stated.

Statistical analyses

Spatial and temporal variations of sperm whale depredation were examined through generalised linear mixed models (GLMM) fitted to the records of presence/absence of sperm whale depredation data per set and per spatial cell with a binomial distribution and a logit link function. The null model fitted at the set level included the interaction between the presence/absence of sperm whale depredation on the set that was previously hauled and the distance between this set and the next as a structural term to account for spatio-temporal autocorrelation as previously reported in depredation data (Tixier et al., 2014; Janc et al., 2018). The null model fitted at the spatial cell level included the fishing effort, calculated as the total number of hooks set per spatial cell per vessel per year and per season, as a structural term to account for increased likelihood of vessels to experience depredation with increased fishing time in cells (Janc et al., 2018). The null model, for models fitted both at the set and at the spatial cell levels, included the vessel identification (ID) as a random term to account for unidentified vessel-dependent variables influencing whale depredation (Tixier et al., 2010, 2014; Richard et al., 2018; Janc et al., 2018). The fishery (Kerguelen or HIMI) and the latitude at which sets were hauled were included as spatial fixed terms. Temporal terms included the year and the season and were, respectively, tested as continuous and categorical fixed terms. The season was a four-level variable, defined as summer (December–February), autumn (March–May), winter (June–August) and spring (September–November). Models best fitting the data were selected through a stepwise forward Akaike Information Criterion (AIC) selection process. These models were then fitted to sperm whale depredation data on sets and in spatial cells for each of the three seasons (autumn, winter, spring) during which fishing occurred both in Kerguelen and HIMI to examine differences in the level of sperm whale depredation between the two fisheries during a given season.

Results

Data from a total of 20 163 longline sets hauled from January 2011 to December 2016 were available for the study. Sperm whale depredation occurred on Pr(sets) = 29.1% of these longline sets and in Pr(area) = 49.4% of all fished spatial cells (n = 2 618). Visual exploration of spatialised

Pr(sets) showed large variations across the full area, but also within the Kerguelen and HIMI fisheries over the study period (Figure 1). Concentrations of $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ grid cells with high proportions of depredated sets (> 60%) were visible in the north-western part of Kerguelen, and these areas were consistent across seasons (Figure 2).

Pr(sets) and Pr(area) per vessel were significantly higher in Kerguelen than in HIMI (GLMM $z = 4.06$; $P < 0.001$ and $z = 3.48$; $P < 0.001$ respectively, Table 1). Over the study period, sperm whale depredation occurred on an average of $33.2 \pm 4.5\%$ of all sets per vessel in Kerguelen ($n = 9$ vessels) and $3.1 \pm 1.2\%$ of all sets in HIMI ($n = 6$ vessels). Vessels experienced sperm whale depredation in Pr(area) = $5.4 \pm 2.0\%$ of the spatial cells in HIMI and in Pr(area) = $48.2 \pm 7.2\%$ of the spatial cells in Kerguelen. Pr(sets) and Pr(area) per vessel linearly and significantly decreased with the latitude (GLMM $z = -10.47$; $P < 0.001$ and $z = -14.83$; $P < 0.001$ respectively, Table 1) at which longlines were hauled.

No trend over the study period could be detected in Pr(sets) nor in Pr(area) per vessel as the year term was not selected in the final models. However, significant variations of Pr(sets) and Pr(area) between seasons were detected (Table 1). Pr(set) and Pr(area) per vessel were the highest in summer with respectively $42.0 \pm 7.9\%$ of the sets and $52.3 \pm 9.8\%$ of the spatial cells, and the lowest in winter with respectively $8.8 \pm 2.6\%$ of the sets and $12.9 \pm 7.7\%$ of the spatial cells.

Models run by season indicated that Pr(sets) and Pr(area) were consistently significantly lower for vessels operating in HIMI than for vessels operating in Kerguelen during autumn, winter and spring (Table 1 and Figures 3a and 3b). In HIMI, Pr(sets) and Pr(area) per vessel were the highest in autumn with $7.3 \pm 3.1\%$ of the sets and $11.6 \pm 4.3\%$ of the spatial cells, whereas for that season Pr(sets) and Pr(area) in Kerguelen were $27.5 \pm 3.3\%$ of the sets per vessel and $36.3 \pm 4.6\%$ of the spatial cells per vessel respectively (Figures 3a and 3b). In Kerguelen, sperm whale interaction rates were the highest in spring for Pr(sets) with $42.3 \pm 1.6\%$ of the sets per vessel and for Pr(area) with 53.0 ± 3.1 of the spatial cells per vessel. In HIMI in spring, Pr(sets) was $3.3 \pm 3.3\%$ of the sets per vessel and Pr(area) was $4.3 \pm 4.3\%$ of the spatial cells per vessel. While no fishing occurred in summer in HIMI, Pr(sets)

and Pr(area) for that season in Kerguelen were high and similar to spring values for that area (Figures 3a and 3b).

Discussion

This study demonstrated large variations in the level of sperm whale depredation with commercial Patagonian toothfish fishing vessels on the Kerguelen Plateau. While the proportions of both longline sets and fished area with sperm whale depredation varied seasonally and with latitude, the probability of vessels experiencing depredation varied in space and was substantially lower in HIMI than in Kerguelen.

The difference between Kerguelen and HIMI may be due to variations in the way vessels operate when fishing. In previous studies, factors such as the time of year were found to significantly influence the probability of vessels experiencing sperm whale depredation (Tixier et al., 2010; Janc et al., 2018). In the Southern Ocean, this probability has been shown to decrease in winter and increase in summer/spring months in areas such as Chile, South Georgia, Crozet and Kerguelen (Hucke-Gaete et al., 2004; Clark and Agnew, 2010; Janc et al., 2018; Tixier et al., 2018a). The present study confirmed this seasonal pattern on the Kerguelen Plateau. However, for any given season, vessels operating in Kerguelen experienced substantially higher rates of occurrence of sperm whale depredation than the vessels operating in HIMI. While the HIMI fishery primarily operates during winter months and is closed to fishing in summer, which could contribute to the low observed rates of occurrence of depredation, the results of the present study suggest other factors are likely to explain the observed differences with Kerguelen. Among other operational factors, differences in the distance travelled between longline sets, variations in the acoustic cues produced by vessels used by sperm whales to locate them, or the decisions made by skippers when confronted by sperm whale depredation between Kerguelen and HIMI should be further examined as these factors have also been shown to influence the probability of sperm whales to depredate on fishing gear (Thode et al., 2007, 2015; Tixier et al., 2010, 2014, 2018a, 2018b; Richard et al., 2018; Janc et al., 2018; Towers et al., 2018).

Table 1: Summary outputs of the final GLMMs fitted to the occurrence of sperm whale depredation at the longline set level and at the $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ spatial cell level. (-) indicates that the predictor was not tested in models.

Level	Predictor	All data			Autumn			Winter			Spring		
		Est. \pm SE	z	P	Est. \pm SE	z	P	Est. \pm SE	z	P	Est. \pm SE	z	P
Set	Intercept	-3.49 \pm 0.25	-13.76	<0.001	-3.12 \pm 0.26	-11.85	<0.001	-4.32 \pm 0.43	-10.12	<0.001	-4.90 \pm 0.84	-5.80	<0.001
	Presence/absence * distance (previous set)	-0.46 \pm 0.04	-12.10	<0.001	-0.34 \pm 0.08	-4.12	<0.001	-0.70 \pm 0.21	-3.30	0.001	-0.50 \pm 0.07	-7.45	<0.001
	Area: Kerguelen	1.24 \pm 0.30	4.06	<0.001	1.13 \pm 0.32	3.51	<0.001	1.39 \pm 0.60	2.30	0.021	3.07 \pm 0.95	3.23	<0.001
	Latitude	-0.41 \pm 0.04	-10.47	<0.001	-0.06 \pm 0.09	-0.65	0.516	-0.32 \pm 0.21	-1.52	0.128	-0.95 \pm 0.07	-14.02	<0.001
	Season: winter	-0.69 \pm 0.09	-7.79	<0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Season: spring	0.40 \pm 0.06	6.83	<0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Season: summer	0.60 \pm 0.06	9.76	<0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Spatial cell	Intercept	-2.78 \pm 0.37	-7.41	<0.001	-2.11 \pm 0.34	-6.23	<0.001	-3.42 \pm 0.48	-7.08	<0.001	-4.61 \pm 1.20	-3.66	<0.001
	Fishing effort	0.30 \pm 0.03	12.00	<0.001	0.34 \pm 0.05	6.49	<0.001	0.15 \pm 0.06	2.45	0.014	0.42 \pm 0.05	8.54	<0.001
	Area: Kerguelen	1.61 \pm 0.46	3.48	<0.001	1.35 \pm 0.42	3.24	0.001	1.53 \pm 0.66	2.30	0.022	4.06 \pm 1.35	3.01	0.003
	Latitude	-0.61 \pm 0.04	-14.83	<0.001	-0.06 \pm 0.09	-0.68	0.500	-0.52 \pm 0.22	-2.34	0.019	-1.38 \pm 0.08	-17.85	<0.001
	Season: winter	-1.09 \pm 0.10	-11.37	<0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Season: spring	0.63 \pm 0.06	10.45	<0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Season: summer	1.02 \pm 0.06	15.89	<0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

The large spatial variations reported in the present study, paired with a strong latitudinal gradient detected in models fitted to the occurrence of sperm whale depredation, suggests the degree of spatial overlap between fishing operations and the natural distribution of sperm whales may have major influence on the rate of occurrence of depredation. Areas of consistent high probability of sperm whale depredation were identified in the northern reaches of the Kerguelen Plateau, and this probability decreased linearly as vessels operated further south. Previous studies based on whale–vessel depredation data suggested that spatial variables such as local bathymetry may influence the probability of the fishing gear to be depredated (Janc et al., 2018). However, fishing operations in HIMI and Kerguelen are conducted over similar depth frequency distributions (Péron et al., 2016), which suggests that other spatial factors may influence the observed variation in the rate of occurrence of sperm whale depredation.

Sperm whales, as a species, are characterised by age- and sex-dependent temporary segregation patterns, with females and juveniles distributed in tropical and sub-tropical waters, and adult males seasonally using high latitude areas as feeding grounds (Best, 1979; Rice, 1989; Jaquet, 1996; Mellinger et al., 2004; Whitehead, 2009; Wong and Whitehead, 2014). As such, factors influencing their distribution are likely to involve a large extent of oceanographic features driving prey abundance and availability. The natural diet of these adult male sperm whales feeding in the Southern Ocean is poorly known but is believed to be made of a combination of cephalopods and fish (Kawakami, 1980; Rice, 1989). These prey groups have also already been observed in the diet of sperm whales in southern Australian waters (Evans and Hindell, 2004) and in the Gulf of Mexico (Judkins et al., 2015). The distribution of adult male sperm whales in other high-latitude areas was found to be highly driven by static oceanographic features such as the bathymetric slope and dynamic oceanographic variables such as eddies and fronts (Whitehead et al., 1992; Jaquet, 1996; Jaquet and Whitehead, 1996; Jaquet et al., 2000; Straley et al., 2014; Wong and Whitehead, 2014). The high site fidelity of individual sperm whales on small-scale ranges within the Kerguelen area over periods of nearly 10 years (Labadie et al., 2018) further supports that animals seek for specific feeding grounds, and the spatial

variables characterising these feeding grounds should be examined in details in the near future.

The Kerguelen longline fishery is older than the HIMI longline fishery and, consequently, it is possible that sperm whales in HIMI are less experienced in depredating toothfish from longlines. This would lead to them being less likely to switch from natural feeding to depredation than sperm whales in Kerguelen. Indeed, in other depredating sperm whale populations such behaviour has been shown to progressively spread spatially and, possibly, across individuals over time (Schakner et al., 2014). While sperm whale depredation is believed to have started as soon as longline fishing began in Kerguelen in the early 1990s, the first reports of sperm whale depredation in HIMI occurred in 2011, nine years after longline fishing started in that area. Whether the depredating sperm whales in HIMI are the same individuals as the ones depredating in Kerguelen, or new ones, is still unknown, and should be assessed and accounted for when investigating the spatial drivers of sperm whale interactions with vessels.

The large variations in sperm whale depredation reported in the present study between two adjacent fisheries over a large latitudinal gradient, highlights the Kerguelen Plateau as a unique area to investigate the mechanisms underlying this behaviour. It also illustrates the potential built for collaboration and data sharing between two fisheries extensively managed and controlled by two different countries.

Acknowledgements

The contribution of captains, crews and fishery observers who collected the data is gratefully acknowledged. In particular, we thank the Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Paris (Charlotte Chazeau, Patrice Pruvost, Alexis Martin – PECHEKER database), the Australian Antarctic Division (AAD – Tim Lamb), the Australian Fisheries Management Authority (AFMA) for managing, consolidating and sharing the data. We thank the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), the Réserve Naturelle Nationale des TAAF and the French Polar Institute (Program 109 – H. Weimerskirch). Support was provided by the Australian Research Council (Linkage grant), the Agence National de la Recherche (ANR – project OrcaDepred), the French Ministry of Environment, the Fondation d'Entreprises des Mers Australes, the

Syndicat des Armements Réunionnais des Palangriers Congélateurs (SARPC), Australian fishing companies Austral Fisheries Pty. Ltd. and Australian Longline Pty. Ltd. and by the Coalition of Legal Toothfish Operators, Inc. (COLTO).

References

- Best, P.B. 1979. Social organization in sperm whales, *Physeter macrocephalus*. In: Winn, H.E. and B.L. Olla (Eds). *Behavior of marine animals*. Springer, Boston, MA: 227–289.
- Clark, J.M. and D.J. Agnew. 2010. Estimating the impact of depredation by killer whales and sperm whales on longline fishing for toothfish (*Dissostichus eleginoides*) around South Georgia. *CCAMLR Science*, 17: 163–178.
- Cruz, M.J., G. Menezes, M. Machete and M.A. Silva. 2016. Predicting interactions between common dolphins and the pole-and-line tuna fishery in the Azores. *PLoS ONE*, 11 (11): e0164107.
- DeMaster, D.P., C.W. Fowler, S.L. Perry and M.E. Richlen. 2001. Predation and competition: the impact of fisheries on marine-mammal populations over the next one hundred years. *J. Mammal.*, 82 (3): 641–651.
- Esteban, R., P. Verborgh, P. Gauffier, J. Giménez, C. Guinet and R. De Stephanis. 2016. Dynamics of killer whale, bluefin tuna and human fisheries in the Strait of Gibraltar. *Biol. Conserv.*, 194: 31–38.
- Evans, K. and M.A. Hindell. 2004. The diet of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in southern Australian waters. *ICES J. Mar. Sci.*, 61 (8): 1313–1329.
- Gasco, N., P. Tixier, G. Duhamel and C. Guinet. Comparison of two methods to assess fish losses due to depredation by killer whales and sperm whales on demersal longlines. *CCAMLR Science*, 22: 1–14.
- Guinet, C., P. Tixier, N. Gasco and G. Duhamel. 2014. Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. *ICES J. Mar. Sci.*, 72 (5): 1587–1597.
- Hamer, D.J., S.J. Childerhouse and N.J. Gales. 2012. Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: a review of available literature and of potential solutions. *Mar. Mammal Sci.*, 28 (4): E345–E374, doi: 10.1111/j.1748-7692.2011.00544.x
- Hanselman, D.H., B.J. Pyper and M.J. Peterson. 2018. Sperm whale depredation on longline surveys and implications for the assessment of Alaska sablefish. *Fish. Res.*, 200: 75–83.
- Hernandez-Milian, G., S. Goetz, C. Varela-Dopico, J. Rodriguez-Gutierrez, J. Romón-Olea, J.R. Fuertes-Gamundi, E. Ulloa-Alonso, N.J. Tregenza, A. Smerdon, M.G. Otero, V. Tato, J. Wang, M. Begona Santos, A. Lopez, R. Lago, J.M. Portela and G.J. Pierce. 2008. Results of a short study of interactions of cetaceans and longline fisheries in Atlantic waters: environmental correlates of catches and depredation events. *Hydrobiologia*, 612 (1): 251–268.
- Hucke-Gaete, R., C.A. Moreno and J. Arata. 2004. Operational interactions of sperm whales and killer whales with the Patagonian toothfish industrial fishery off southern Chile. *CCAMLR Science*, 11: 127–140.
- Janc, A., G. Richard, C. Guinet, J.P. Arnould, M.C. Villanueva, G. Duhamel, N. Gasco and P. Tixier. 2018. How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries? *Fish. Res.*, 206: 14–26.
- Jaquet, N. 1996. How spatial and temporal scales influence understanding of sperm whale distribution: a review. *Mammal Rev.*, 26 (1): 51–65.
- Jaquet, N., S. Dawson and E. Slooten. 2000. Seasonal distribution and diving behaviour of male sperm whales off Kaikoura: foraging implications. *Can. J. Zool.*, 78 (3): 407–419.
- Jaquet, N. and H. Whitehead. 1996. Scale-dependent correlation of sperm whale distribution with environmental features and productivity in the South Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 135: 1–9.

- Judkins, H., S. Arbuckle, M. Vecchione, L. Garrison and A. Martinez. 2015. Cephalopods in the potential prey field of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) (Cetacea: Physeteridae) in the northern Gulf of Mexico. *J. Nat. Hist.*, 49 (21–24): 1267–1280.
- Karpouzli, E. and R. Leaper. 2004. Opportunistic observations of interactions between sperm whales and deep-water trawlers based on sightings from fisheries observers in the northwest Atlantic. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, 14 (1): 95–103.
- Kawakami, T. 1980. A review of sperm whale food. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 32: 199–218.
- Labadie, G., P. Tixier, N. Gasco, C. Barbraud and C. Guinet. 2018. Abundance and long-term site fidelity of male sperm whales off Crozet and Kerguelen (Southern Ocean): first demographic insights on historically harvested and poorly known populations. *Mar. Mammal Sci.*, 34 (3): 595–615.
- Martin, A. and P. Pruvost. 2007. Pecheker, relational database for analysis and management of halieutic and biological data from the scientific survey of the TAAF fisheries. Muséum National d'Histoire Naturelle. Available: www.mnhn.fr/mnhn/UMR7208/equipe4/pecheker.php.
- Mellinger, D.K., K.M. Stafford and C.G. Fox. 2004. Seasonal occurrence of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) sounds in the Gulf of Alaska, 1999–2001. *Mar. Mammal Sci.*, 20 (1): 48–62.
- Northridge, S.P. 1991. An updated world review of interactions between marine mammals and fisheries. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 251 (1). FAO, Rome: 58 pp.
- Northridge, S.P. and R.J. Hoffman. 1999. Marine mammal interactions with fisheries. In: Twiss, J.R. and R.R. Reeves (Eds). *Conserv. Manag. Mar. Mamm.*: 99–119.
- Péron, C., D.C. Welsford, P. Ziegler, T.D. Lamb, N. Gasco, C. Chazeau, R. Sinègre and G. Duhamel. 2016. Modelling spatial distribution of Patagonian toothfish through life-stages and sex and its implications for the fishery on the Kerguelen Plateau. *Prog. Oceanogr.*, 141: 81–95.
- Peterson, M.J. and D. Hanselman. 2017. Sablefish mortality associated with whale depredation in Alaska. *ICES J. Mar. Sci.*, 74 (5): 1382–1394.
- Read, A.J. 2008. The looming crisis: interactions between marine mammals and fisheries. *J. Mammal.*, 89 (3): 541–548.
- Read, A.J. 2005. Bycatch and depredation. In: Reynolds, J.E., W.F. Perrin, R.R. Reeves, S. Montgomery and T.J. Ragen (Eds). *Marine mammal research: conservation beyond crisis*. John Hopkins University Press, Baltimore: 5–17.
- Rice, D.W. 1989. Sperm whale *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758. *Handb. Mar. Mamm.*, 4: 177–233.
- Richard, G., C. Guinet, J. Bonnel, N. Gasco and P. Tixier. 2018. Do commercial fisheries display optimal foraging? The case of longline fishers in competition with odontocetes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 75 (6): 964–976.
- Roche, C., C. Guinet, N. Gasco and G. Duhamel. 2007. Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones: an assessment of depredation levels. *CCAMLR Science*, 14: 67–82.
- Schakner, Z.A., C. Lunsford, J. Straley, T. Eguchi and S.L. Mesnick. 2014. Using models of social transmission to examine the spread of longline depredation behavior among sperm whales in the Gulf of Alaska. *PLoS ONE*, 9 (10): e109079.
- Straley, J.M., G.S. Schorr, A.M. Thode, J. Calambokidis, C.R. Lunsford, E.M. Chenoweth, V.O. Connell and R.D. Andrews. 2014. Depredating sperm whales in the Gulf of Alaska: local habitat use and long distance movements across putative population boundaries. *Endanger. Species Res.*, 24 (2): 125–135.
- Thode, A., D. Mathias, J. Straley, V. O'Connell, L. Behnken, D. Falvey, L. Wild, J. Calambokidis, G. Schorr and R. Andrews. 2015. Cues, creaks, and decoys: using passive acoustic monitoring as a tool for studying sperm whale depredation. *ICES J. Mar. Sci.*, 72 (5): 1621–1636.

Tixier et al.

Variations in the distribution of sperm whales

- Thode, A., J. Straley, C.O. Tiemann, K. Folkert and V. O'Connell. 2007. Observations of potential acoustic cues that attract sperm whales to longline fishing in the Gulf of Alaska. *J. Acoust. Soc. Am.*, 122 (2): 1265–1277.
- Tixier, P., M. Authier, N. Gasco and C. Guinet. 2015. Influence of artificial food provisioning from fisheries on killer whale reproductive output. *Anim. Conserv.*, 18 (2): 207–218.
- Tixier, P., C. Barbraud, D. Pardo, N. Gasco, G. Duhamel and C. Guinet. 2017. Demographic consequences of fisheries interaction within a killer whale (*Orcinus orca*) population. *Mar. Biol.*, 164 (8): 170, doi: 10.1007/s00227-017-3195-9.
- Tixier, P., N. Gasco, G. Duhamel, M. Viviant, M. Authier and C. Guinet. 2010. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet Islands Exclusive Economic Zone: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. *CCAMLR Science*, 17: 179–195.
- Tixier, P., J. Vacquie Garcia, N. Gasco, G. Duhamel and C. Guinet. 2014. Mitigating killer whale depredation on demersal longline fisheries by changing fishing practices. *ICES J. Mar. Sci.*, 72 (5): 1610–1620.
- Tixier, P., P. Burch, G. Richard, K. Olsson, D. Welsford, M.A. Lea, M.A. Hindell, C. Guinet, A. Janc, N. Gasco, G. Duhamel, M.-C. Villanueva, L. Suberg, R. Arangio, M. Söfker and J.P. Arnould. 2018a. Commercial fishing patterns influence odontocete whale-longline interactions in the Southern Ocean. *Scientific Reports*, 9: 1904, doi: 10.1038/s41598-018-36389-x.
- Tixier, P., M.A. Lea, M.A. Hindell, C. Guinet, N. Gasco, G. Duhamel and J.P. Arnould. 2018b. Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with blue-eye trevalla (*Hyperoglyphe antarctica*) longline fisheries. *PeerJ*, 6: e5306.
- Towers, J.R., P. Tixier, K.A. Ross, J. Bennett, J.P. Arnould, R.L. Pitman and J.W. Durban. 2018. Movements and dive behaviour of a toothfish-depredating killer and sperm whale. *ICES J. Mar. Sci.*, doi: 10.1093/icesjms/fsy118.
- Welsford, D.C. and R. Arangio. 2015. Spatial and temporal patterns of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on Australian longline vessels in the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fishery at Heard Island and McDonald Islands (CCAMLR Division 58.5.2). Document *WG-FSA-15/53*. CCAMLR, Hobart, Australia: 6 pp.
- Werner, T.B., S. Northridge, K.M. Press and N. Young. 2015. Mitigating bycatch and depredation of marine mammals in longline fisheries. *ICES J. Mar. Sci.*, 72 (5): 1576–1586.
- Whitehead, H. 2009. Sperm whale: *Physeter macrocephalus*. *Encyclopaedia of Marine Mammals* (Second Edition). Elsevier: 1091–1097.
- Whitehead, H., S. Brennan and D. Grover. 1992. Distribution and behaviour of male sperm whales on the Scotian Shelf, Canada. *Can. J. Zool.*, 70 (5): 912–918.
- Wong, S.N. and H. Whitehead. 2014. Seasonal occurrence of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) around Kelvin Seamount in the Sargasso Sea in relation to oceanographic processes. *Deep-Sea Res. I*, 91: 10–16.

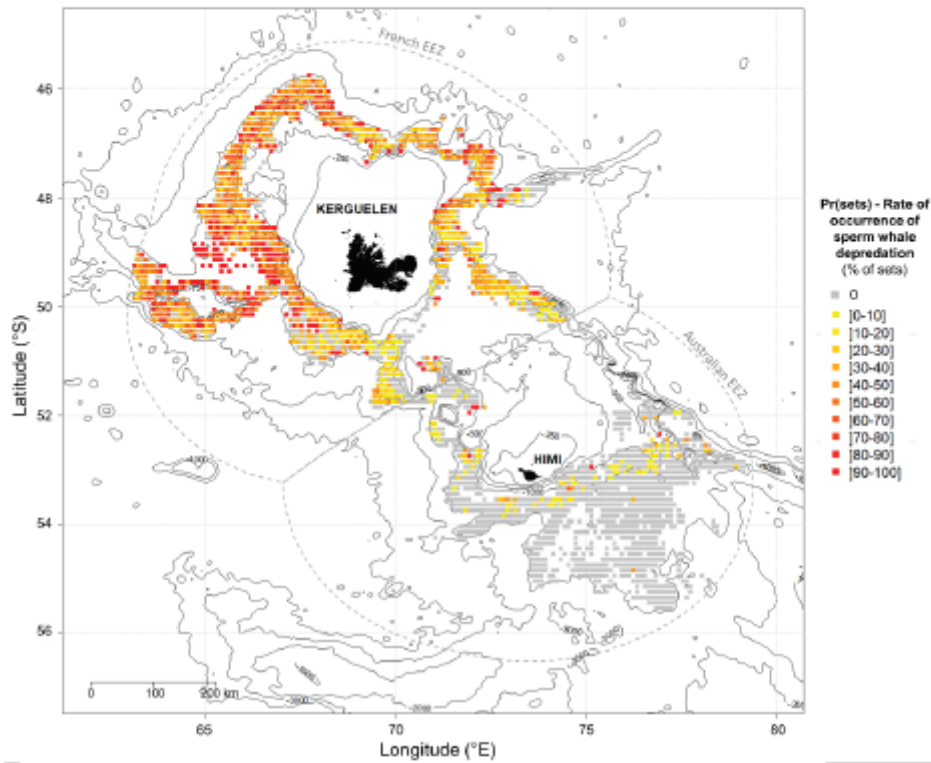


Figure 1: Map of spatialised rates of occurrence of sperm whale depredation ($Pr(\text{sets})$) on the Kerguelen Plateau from 2011 to 2016. Grey filled cells indicate cells in which fishing occurred (at least one set was hauled) but sperm whale interaction was never reported. 250, 500, 750, 1 000, 2 000, 3 000 and 4 000 m isobaths are depicted (black lines) as well as the limits of the Exclusive Economic Zones (EEZ – dashed line) of Kerguelen (France) and Heard Island and McDonald Islands (HIMI – Australia).

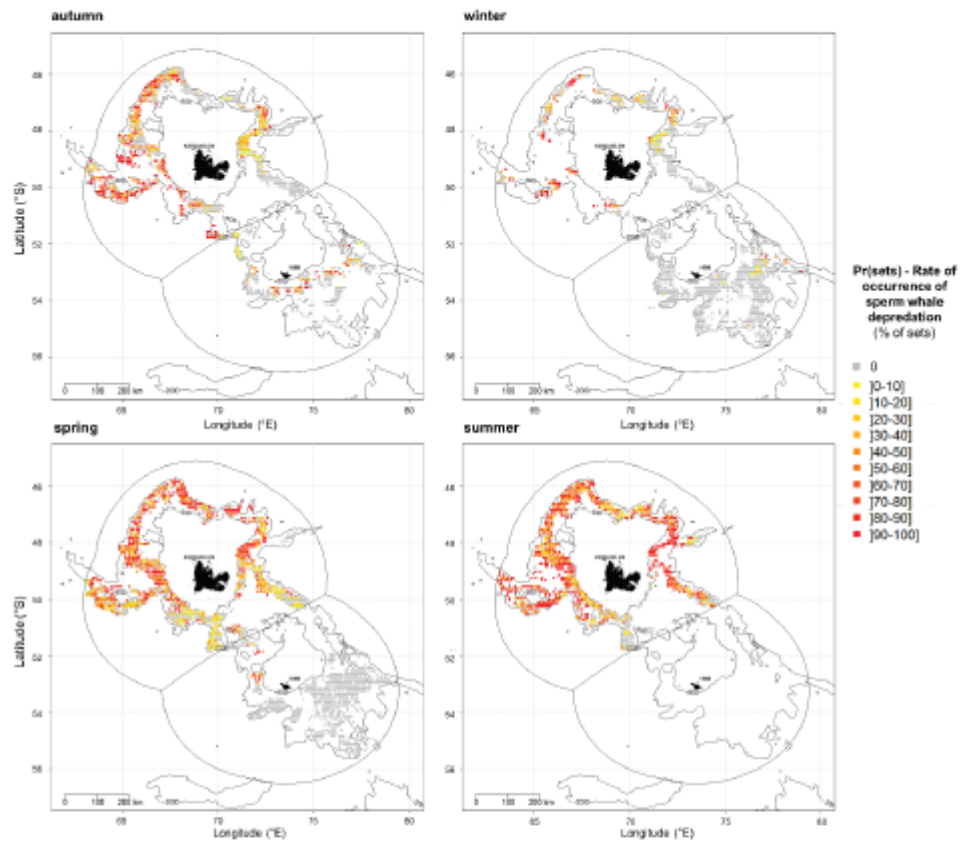


Figure 2: Map of spatialised rates of occurrence of sperm whale depredation ($Pr(\text{sets})$) on the Kerguelen Plateau between 2011 and 2016 per season: autumn (March–May), winter (June–August), spring (September–November) and summer (December–February). Grey filled cells indicate cells in which fishing occurred (at least one set was hauled) but sperm whale interaction was never reported. The 500 and 1 000 m isobaths are depicted (black lines) as well as the limits of the Exclusive Economic Zones (EEZ) of Kerguelen (France) and Heard Island and McDonald Islands (HIMI – Australia).

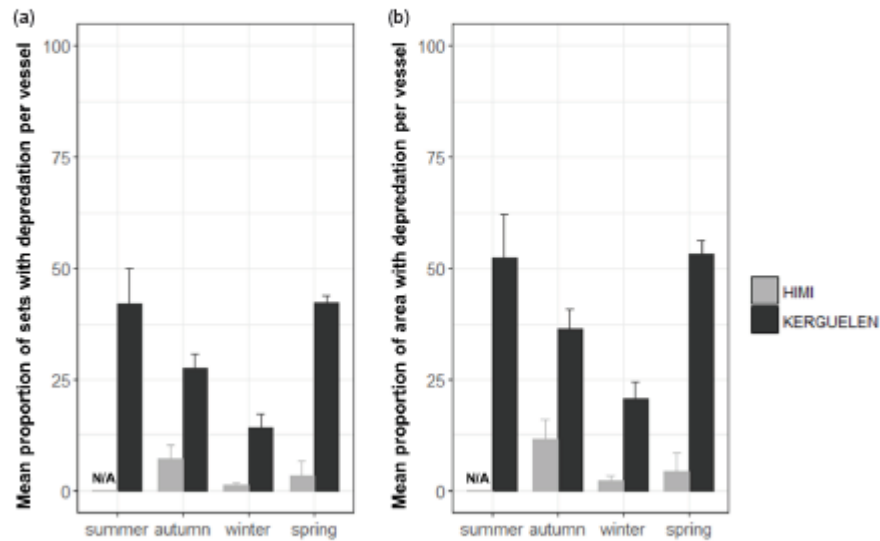


Figure 3: Seasonal variations of the mean \pm SE rates of occurrence of sperm whale depredation with (a) Pr(sets) and (b) Pr(area), in Kerguelen (black) and HIMI (grey). N/A indicates season for which fishing did not occur.

OPEN **Commercial fishing patterns influence odontocete whale-longline interactions in the Southern Ocean**

Received: 25 June 2018
Accepted: 19 November 2018
Published online: 13 February 2019

Paul Tixier¹, Paul Burch², Gaetan Richard^{1,3}, Karin Olsson^{4,5}, Dirk Welsford⁶, Mary-Anne Lea⁷, Mark A. Hindell⁸, Christophe Guinet³, Anais Jan³, Nicolas Gasco⁸, Guy Duhamel⁹, Maria Ching Villanueva⁹, Lavinia Suberg⁹, Rhys Arangio¹⁰, Marta Söffker⁴ & John P. Y. Arnould¹

The emergence of longline fishing around the world has been concomitant with an increase in depredation-interactions by odontocete whales (removal of fish caught on hooks), resulting in substantial socio-economic and ecological impacts. The extent, trends and underlying mechanisms driving these interactions remain poorly known. Using long-term (2003–2017) datasets from seven major Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) longline fisheries, this study assessed the levels and inter-annual trends of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) and/or killer whale (*Orcinus orca*) interactions as proportions of fishing time (days) and fishing area (spatial cells). The role of fishing patterns in explaining between-fisheries variations of probabilities of odontocete interactions was investigated. While interaction levels remained globally stable since the early 2000s, they varied greatly between fisheries from 0 to >50% of the fishing days and area. Interaction probabilities were influenced by the seasonal concentration of fishing effort, size of fishing areas, density of vessels, their mobility and the depth at which they operated. The results suggest that between-fisheries variations of interaction probabilities are largely explained by the extent to which vessels provide whales with opportunities for interactions. Determining the natural distribution of whales will, therefore, allow fishers to implement better strategies of spatio-temporal avoidance of depredation.

Over the last 60 years, the world's commercial fisheries have undergone substantial changes in distribution, intensity, regulations and technology¹. Fishing techniques have evolved towards greater efficiency but declines in catch per unit effort, paired with environmental impacts, have led some fisheries to increase target selectivity in their technological development. A number of trawling and gillnetting fisheries have progressively switched to longlining as a more selective fishing technique^{2–4}. However, the emergence of longline fishing throughout the world oceans is concomitant with increasing reports of depredation interactions by marine top-predators, primarily odontocete (toothed) whales^{5–10}, with fishing vessels.

Depredation interactions, hereafter termed interactions, are a form of human-wildlife conflict that occurs when wild species consume a resource caught or raised/grown by humans. Here, odontocetes directly remove

¹School of Life and Environmental Sciences (Burwood campus), Deakin University, Geelong, Victoria, Australia. ²Oceans and Atmosphere, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), Hobart, Tasmania, Australia. ³Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 Université de la Rochelle-CNRS, Villiers-en-Bois, France. ⁴Centre for Environment, Fisheries & Aquaculture Science, Lowestoft, United Kingdom. ⁵Department of Zoology, Tel Aviv University and Intra-University Institute, Eilat, Israel. ⁶Department of the Environment, Australian Antarctic Division, Kingston, Tasmania, Australia. ⁷Ecology and Biodiversity Centre, Institute for Marine and Antarctic Studies, University of Tasmania, Hobart, Tasmania, Australia. ⁸Département Adaptations du vivant, UMR BOREA, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. ⁹Laboratoire de Biologie Halieutique (STH-LBH), IFREMER, ZI de la Pointe du Diable, BP 70, 29200, Plouzané, France. ¹⁰Coalition of Legal Toothfish Operators (COLTO), Perth, Australia. Correspondence and requests for materials should be addressed to P.T. (email: p.tixier@deakin.edu.au)



Figure 1. Location of areas where the seven commercial Patagonian toothfish demersal fisheries used in the study operate in the Southern Ocean.

fish from hooks on longlines, which results in a combination of socio-economic and conservation impacts. Socio-economic impacts include financial losses and increased fishing time for humans. Conservation impacts for the depredated fish include inaccurate stock assessments due to difficulties in estimating the amount of fish taken by odontocetes. For the depredating species, conservation impacts include negative effects due to increased risks of injury caused by fishing gear or lethal responses from fishers, increased dependency to depredation and alteration of natural energy intake balances, and positive effects from artificial food provisioning^{4,10–20}.

While odontocete interactions have been increasingly reported over the past decade, it is unclear whether the issue is actually increasing in frequency and intensity¹⁶. In addition, the mechanisms leading whales to change from natural foraging behaviours to depredation are poorly understood. This change may be driven by two processes, occurring either separately or together. Firstly, depredation may be a purely opportunistic behaviour simply resulting from the spatio-temporal overlap of fishing operations with the natural distribution of whales and their normal prey. Secondly, depredation may be an active behaviour occurring when whales modify their natural distribution by actively searching for fishing vessels or by following them over great distances²¹.

Whether interactions result from opportunistic or active behaviour, their occurrence may be highly dependent upon the extent to which fishing vessels provide odontocetes with opportunities to depredate, and therefore the spatio-temporal patterns of fishing operations. The present study used this hypothesis to investigate the influence of fishing patterns of different commercial fisheries in the Southern Ocean on the levels of interaction between fishing vessels and two odontocete species: killer whales (*Orcinus orca*); and sperm whales (*Physeter macrocephalus*). These commercial fisheries operating in the waters of southern Chile, and around the Falklands, South Georgia, Prince Edward and Marion islands (hereafter "PEMI"), Crozet islands, Kerguelen islands, and Heard and MacDonald islands (hereafter "HIMI") all use demersal longlines to catch Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*). Patagonian toothfish longline fisheries emerged as commercial fisheries in the 1980s–2000s, replacing existing bottom-trawling fisheries, and have all been subject to killer and/or sperm whale depredation interactions since the first years following their commencement^{22–29}. These fisheries have now become the primary economic activity of Southern Ocean^{30,31} but greatly vary in size of fleets and fishing area, length of fishing seasons, quotas and longline fishing system. For instance, fisheries operating in Chile, the Falklands and PEMI predominantly use the trotline system (longlines with clusters of hooks) equipped with "cachalotera", a fish protection device developed to reduce odontocete depredation and seabird mortality³², whereas the other fisheries use the autoline system (weighted longlines with individual hooks to reduce seabird mortality). Most fisheries also experienced substantial Illegal Unreported and Unregulated (IUU) fishing in the 1980s and 1990s, resulting in an over-harvest of local fish stocks and impacts on seabird and whale populations interacting with illegal vessels^{30,33–39}.

Depredation by killer whales and sperm whales represent a major challenge for the economic viability of the toothfish fisheries, for the assessment of fish stocks and their management, and for the conservation of whale populations in the Southern Ocean²⁹. Determining the role of fishing patterns in explaining variations in the level of whale interaction with vessels would bring important insights for fisheries to minimize depredation by adjusting their spatio-temporal fishing patterns. Therefore, the aims of this study were to: 1) assess the level and annual trends of whale-fishing vessel interaction, both locally and globally in the Southern Ocean; and 2) examine the effect of variations in spatio-temporal fishing patterns on observed interaction levels.

Results

Spatial and temporal variations in interaction levels. Data from a total of 97,688 longline sets hauled in the seven study areas/fisheries (southern Chile, the Falklands, South Georgia, PEMI, Crozet, Kerguelen, HIMI, Fig. 1), were available for this study. Confirmed depredation interactions by killer whales occurred during hauling of 8,271 sets (8.5%) and 30,875 sets (31.6%) for sperm whales. The mean level of interactions per vessel per year varied between the seven fisheries for both sperm whales and killer whales. $Pr(days)$ and $Pr(area)$ were the highest

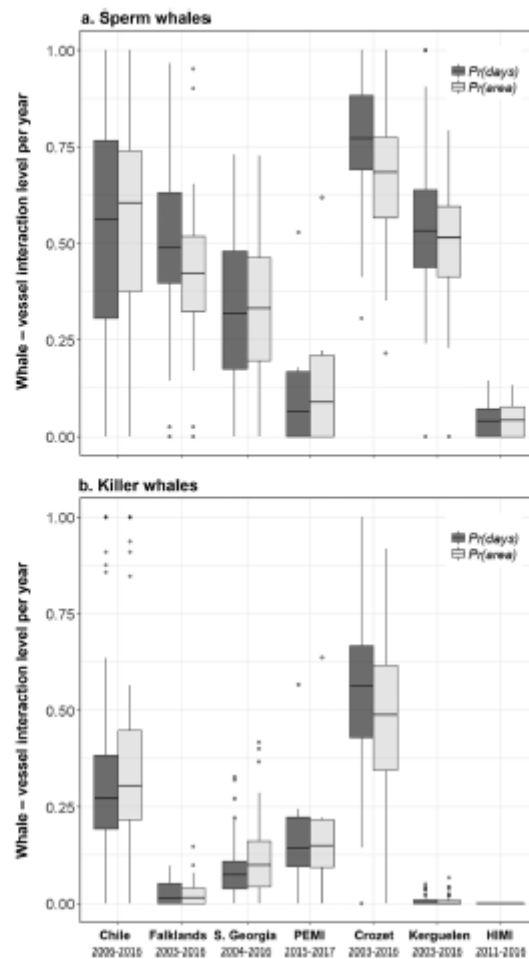


Figure 2. Between-fisheries variations of whale-vessel interaction levels in the Southern Ocean. Boxplots were calculated from $Pr(days)$ and $Pr(area)$ observed values per vessel per year in fisheries for (a) sperm whales and (b) killer whales.

for vessels that operated in Crozet, for both sperm whales (0.77 ± 0.02 of fishing days, 0.68 ± 0.02 of the fishing area with depredation, $n = 96$ vessels per year, Fig. 2a) and killer whales (0.55 ± 0.02 of fishing days, 0.49 ± 0.02 of the fishing area with interactions per vessel per year, $n = 96$ vessels per year, Fig. 2b). HIMI was the only fishery where killer whale interactions were never recorded. Vessels that operated in HIMI also had the lowest mean $Pr(days)$ and $Pr(area)$ for sperm whales (0.04 ± 0.01 of fishing days, 0.05 ± 0.01 of the fishing area, $n = 20$ vessels per year, Fig. 2).

At the vessel level, significant decreases of $Pr(days)$ over time were detected in Chile, Crozet and Kerguelen for sperm whales ($t = -3.51$, $P < 0.01$; $t = -2.07$, $P = 0.04$; $t = -2.79$, $P < 0.01$ for the three fisheries, respectively, Table S1a; Fig. 3a). However, $Pr(days)$ for sperm whales significantly increased in the Falklands ($t = 2.70$, $P = 0.01$), with 0.43 ± 0.12 of the fishing days per vessel in 2003 ($n = 6$ vessels) to 0.59 ($n = 1$ vessel) in 2016 (Fig. 3a). $Pr(days)$ for killer whales decreased significantly in Chile ($t = -2.31$, $P = 0.02$) but increased in South Georgia ($t = 2.88$, $P < 0.01$, Table S1b; Fig. 3b). In Chile, $Pr(days)$ varied from 0.98 ± 0.02 of the fishing days per vessel with sperm whale interactions in 2006 ($n = 4$ vessels) to 0.22 ± 0.06 ($n = 5$ vessels) in 2016 (Fig. 3a), and from 0.60 ± 0.19 in 2006 ($n = 4$ vessels) to 0.20 ± 0.06 in 2016 ($n = 5$ vessels) for killer whales (Fig. 3b). At the fleet level, $Pr(days)$ decreased in South Georgia ($t = -3.23$, $P < 0.05$) and increased in HIMI ($t = 2.88$, $P = 0.04$) for sperm whales (Table S1a; Fig. 3a). In HIMI, $Pr(days)$ varied from 0.05 of the fishing days in 2011 to 0.17 in 2016 (Fig. 3a). No trend in $Pr(days)$ was detected at the fleet level for killer whales. No general trends were detected at either the vessel or the fleet level when using data from all fisheries combined (Table S1a,b).

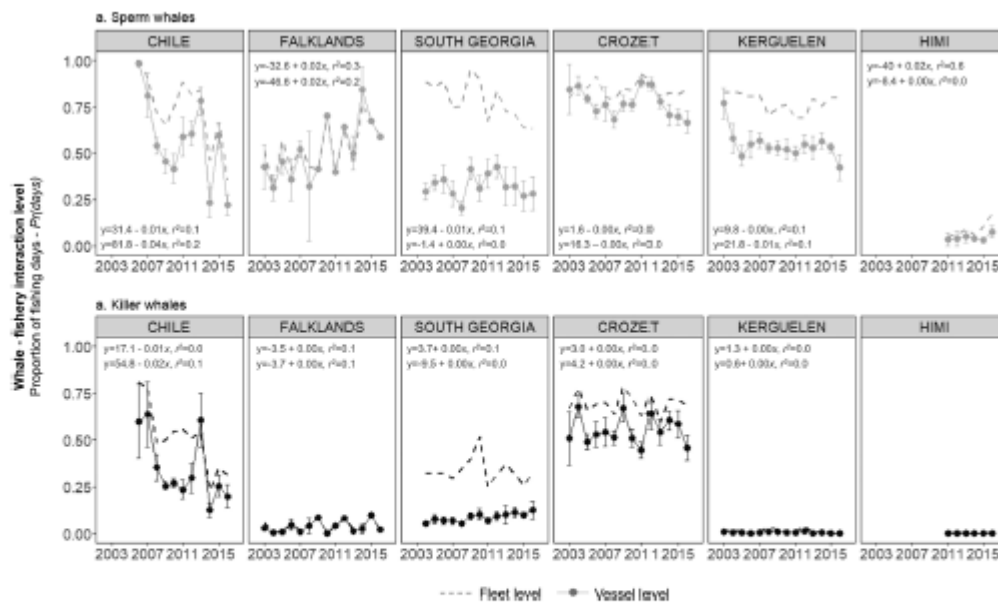


Figure 3. Observed annual variations of (a) sperm whale and (b) killer whale interaction levels with fisheries. Interaction levels ($Pr(days)$) were calculated as a proportion of fishing days during which at least one interaction was recorded out or all fishing days in a year, at the vessel level (mean \pm SE per vessel per year, points and solid lines) and at the fleet level (dashed lines). Equations and r^2 values of the linear regressions conducted at the fleet level (upper line) and at the vessel level (lower line) are also provided for each plot.

Fisheries could be categorized into two groups based on the slope (β_1) of the linear correlation between the spatial spread of fishing operations and the cumulative proportion of the full fishing area where interactions occurred during the study (Fig. 4). The spatial spread of sperm whale interactions increased at a rate of $\beta_1 > 0.5$ with the spatial spread of fishing operation in all fisheries but HIMI ($\beta_1 = 0.1$). For killer whales, the spatial spread of interactions correlated with that of fishing operations at a rate of $\beta_1 > 0.5$ in Chile, South Georgia and Crozet and at a rate $\beta_1 < 0.5$ in the Falklands and Kerguelen (Fig. 4).

Influence of fishing patterns on interaction probabilities. Models best fitting the level of sperm whale interactions, at both the vessel and the fleet levels, included all predictors including the interaction between fishery and mobility (Data S1, Table 1, Table S2.1 & S2.2). These models indicated that $Pr(days)$ of sperm whales decreased with increasing size of the fishing area, proportion of effort in winter and depth of sets, and decreasing mobility of vessels and proportion of sets using trawls equipped with cachaoteria (Table 1). The density of vessels in fisheries decreased $Pr(days)$ at the vessel level (GLM $P = 0.04$) but increased $Pr(days)$ at the fleet level (GLM $P < 0.01$, Table 1).

For killer whales at the vessel level, $Pr(days)$ was best explained by the model including the fishery, the size of fishing areas, the density of vessels, their mobility, the depth of sets and an interaction between fishery and mobility (Data S2, Table 2, Table S2.3). The model without the interaction term was within 2 AIC of the optimal model (Table S2.3), however, trends in the common covariates were identical to the optimal model so it is not further discussed. At the vessel level, $Pr(days)$ decreased with increasing size of fishing areas (GLM $P < 0.01$), increasing mobility of vessels (GLM $P < 0.01$) and increasing density of vessels (GLM $P < 0.01$, Table 2). At the fleet level for $Pr(days)$ six models were within 2 AIC of the optimal model (Data S2, Table S2.4) which included the fishery, the density of vessels and the depth of sets and mobility (Data S2, Table 2, Table S2.4). All models within 2 AIC of the optimal model included fishery and the depth of sets, while the density of vessels was significant in five of the six models. Mobility of vessels was included in one model other than the optimal model, while the size of the fishing area, proportion of effort in winter and proportion of cachaoteria errors were significant in one model each. For all models at the vessel level within 2 AIC of the optimal model, $Pr(days)$ increased with the density and mobility of vessels and decreased with the depth of sets (Data S2, Table 2, Table S2.4).

Discussion

The present study demonstrated large variations in the level of killer whale and sperm whale interactions with Patagonian toothfish fishing vessels between commercial fisheries in the Southern Ocean, and indicated that some of this variation can be explained by the fishing patterns of vessels. These findings suggest that the level of whale-fisheries interactions may primarily depend upon the extent to which fisheries provide whales with

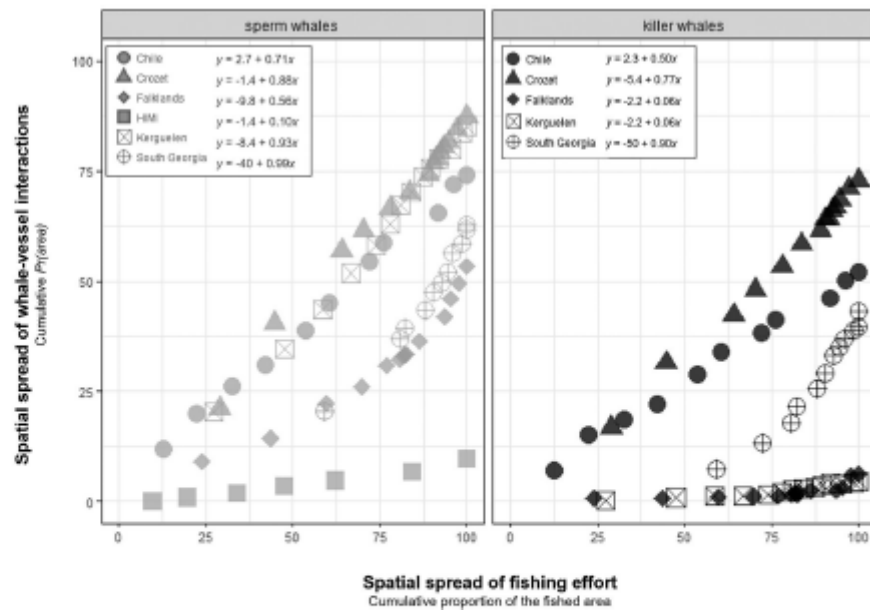


Figure 4. Relationship between the spatial spread of fishing effort and the spatial spread of whale-vessel interactions in fisheries ($Pr(area)$). The spatial spread of fishing effort and whale vessel interactions were calculated as the cumulative proportion of $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ cells over the full fished area in which fishing occurred and interactions were recorded, respectively, per year per fishery for sperm whales (grey) and killer whales (black). Linear regression equations are shown for each species and fishery.

opportunities to deplete in space and time. However, the present study also demonstrated that some of the variability around whale-vessel interaction levels was attributed to as yet unknown area-specific factors that are further discussed here as potential directions for future research on odontocete depredation in the Southern Ocean.

Over the last 14 years, Patagonian toothfish fisheries operating in Chile, the Falklands, South Georgia, PEMI, Crozet, Kerguelen and HIMI all experienced sperm whale interactions, and six of them experienced killer whale interactions. In most fisheries, the level of interaction has remained stable. Interactions, which were reported as soon as demersal longlining started in the Southern Ocean in the 1980s and 1990s, are now an established behaviour for the majority of local whale populations. The exception is sperm whale interactions at HIMI which were first reported in 2010 despite longlining for Patagonian toothfish commencing in 2003⁴⁰.

Increased fishing effort by vessels in winter coincided with decreased sperm whale interaction levels. This decrease is likely explained by seasonal shifts in the local abundance of mature male sperm whales, possibly driven by ecological and/or reproduction factors, with smaller numbers of individuals found at high latitudes in winter months^{41–45}. As a result, lower densities of sperm whales in winter months may contribute to interaction levels being the lowest with vessels at HIMI and South Georgia, which are both primarily winter fisheries. As the fishing season at HIMI has extended in recent years, vessels concentrating increasing proportions of their effort in spring may also explain the emergence of sperm whale interactions in this fishery since 2010⁴⁰.

Larger fishing areas were associated with decreased levels of both killer and sperm whale interaction with vessels. A larger fishing area is likely to decrease the probability of vessels being detected by whales^{46–48}, to decrease the predictability of the fishing activity^{29,49} and to increase the effectiveness of move-on strategies which have been implemented to avoid/escape depredation^{27,49,50}. However, these effects may be also driven by the density of vessels operating simultaneously in fishing areas. At the fleet level, greater densities of vessels were associated with higher interaction levels (present study). Increased number of vessels combined with a small fishing area may increase the detectability of fleets as a whole. This combination is, therefore, likely to contribute to the high interaction levels observed at Crozet, which, with 7 vessels operating in an area of 17,900 km², hosts one of the largest fleets and one of the smallest fishing areas of the Southern Ocean.

Interestingly, increased density of vessels in fishing areas was associated with decreased sperm whale and killer whale interactions at the individual vessel level. This effect may result from a limited number of depredating specialist individuals which, once they have found a vessel, may keep interacting with its fishing gear until this vessel leaves and travels over distances sufficiently large to outrun the whales. Consequently, increased numbers of vessels operating simultaneously in the same region may generate a “dilution” effect decreasing the level of whale interaction per vessel⁵⁰.

Predictors	Vessel level			Fleet level		
	Est. [95% CI]	z	P	Est. [95% CI]	z	P
Fishery						
Chile	0.59 [0.55–0.63]	3.99	<0.01	0.99 [0.98–0.99]	12.57	<0.01
Crozet	0.66 [0.61–0.71]	2.56	0.01	0.78 [0.61–0.89]	−7.74	<0.01
Falklands	0.39 [0.35–0.43]	−9.35	<0.01	0.76 [0.59–0.87]	−8.85	<0.01
HIMI	0.06 [0.05–0.08]	−19.77	<0.01	0.12 [0.06–0.24]	−16.30	<0.01
Kerguelen	0.67 [0.61–0.71]	2.75	0.01	0.82 [0.71–0.90]	−8.85	<0.01
PEMI	0.04 [0.03–0.07]	−13.36	<0.01	0.14 [0–0.85]	−3.54	<0.01
South Georgia	0.36 [0.31–0.42]	−7.79	<0.01	0.63 [0.41–0.80]	−9.11	<0.01
Total size of fishing area	0.48 [0.46–0.50]	−11.50	<0.01	0.99 [0.98–0.99]	−2.65	0.01
Density of vessels	0.57 [0.56–0.59]	−2.09	0.04	0.99 [0.99–0.99]	3.75	<0.01
Mobility of vessels	0.70 [0.67–0.72]	8.19	<0.01	1.00 [1.00–1.00]	9.85	<0.01
Depth	0.58 [0.57–0.59]	−2.13	0.03	0.99 [0.99–0.99]	−5.29	<0.01
Proportion of effort in winter	0.56 [0.54–0.57]	−5.34	<0.01	0.99 [0.99–0.99]	−3.30	<0.01
Proportion of effort using trolllines and cachalotera	0.62 [0.61–0.62]	5.52	0.00	0.99 [0.99–0.99]	1.95	0.05
Fishery* Mobility of vessels						
Crozet	0.49 [0.45–0.53]	−5.08	<0.01	0.74 [0.55–0.81]	−8.18	<0.01
Falklands	0.50 [0.46–0.55]	−4.08	<0.01	0.89 [0.79–0.94]	−6.38	<0.01
HIMI	0.57 [0.46–0.66]	−0.48	0.63	0.82 [0.70–0.90]	−8.38	<0.01
Kerguelen	0.49 [0.46–0.52]	−6.10	<0.01	0.75 [0.60–0.86]	−9.57	<0.01
PEMI	0.39 [0.20–0.42]	−4.36	<0.01	0.77 [0.14–0.99]	−2.16	0.03
South Georgia	0.49 [0.45–0.53]	−5.16	<0.01	0.84 [0.71–0.92]	−7.13	<0.01

Table 1. Parameter estimates for the optimal GLMs fitted to yearly sperm whale interaction levels with fishing vessels in fisheries through index $Pr(days)$ at both the vessel and fleet level. Parameter estimates are presented as probabilities relative to the Chilean fishery which was the default fishery in all models. Covariates with interaction probabilities higher than the Chilean fishery are associated with an increase in whale interactions while those with lower with interaction probabilities are associated with a reduction in whale interactions.

Greater vessel mobility was associated with decreased interaction levels for killer whales. Increased vessel mobility may reduce interaction levels either by limiting the detectability/predictability of vessels prior to interactions and/or by working as an effective strategy to outrun depredating whales in response to the occurrence of interaction events^{50–52}. However, for sperm whales, greater mobility of vessels was associated with higher interaction levels. Firstly, this result may be due to an ineffectiveness of vessels of avoiding interactions by being mobile because of naturally large densities of sperm whales overlapping with areas of fishing operations. Varying densities of sperm whales across areas used by different fisheries may also explain the significance of the fishery-mobility interaction terms in models. For instance, vessels were more mobile at Crozet and Kerguelen than in any of the other fisheries, but these two areas were recently described as hosting densities of depredating sperm whales substantially larger than densities of killer whales^{17,53}. In such areas, the probabilities of interaction with any sperm whale may be high across large proportions of fishing areas and vessels may, therefore, experience high levels of interaction regardless of their mobility. Secondly, this result may also be explained by sperm whales actively following vessels, and vessels not moving on distance great enough to outrun these whales. In a recent study, Janc *et al.*⁵¹ showed a drop in the probability of sperm whale interaction when vessels travelled over a range of 40 to 60 km between sets. While this distance is lower than the distance estimated for killer whale (100 km⁵⁰), it is likely that vessels are less inclined to implement costly strategies of avoidance of sperm whales given the lower impact of that species on catch rates compared to that of killer whales^{15,27}.

Interestingly, the use of trollline equipped with cachalotera, a fishing system designed to prevent whales from accessing fish caught on longlines³², did not significantly influence the level of killer whale-vessel interactions, and was associated with higher levels of sperm whale-vessel interactions. Therefore, it is unlikely that the significant decrease in both sperm and killer whale interaction levels observed in Chile since 2006, when vessels switched from the autoline to the trollline and the cachalotera system^{23,32}, may be attributed to that change in fishing system. While cachaloteras may increase the difficulty for whales to remove fish from hooks^{24,35}, this study suggests that whales still gain benefit from feeding off longlines equipped with such a system. In addition, if cachaloteras are effective means to lower depredation and maintain high catch rates, vessels may be more likely to stay and keep fishing despite the presence of depredating sperm whales, further increasing interactions with this species. Further research is therefore needed to identify the causes of the decrease in killer and sperm whale interactions in the Chilean fishery. As this fishery has undergone substantial decreases in both quotas and fleet size⁵⁶, it is possible that lower numbers of vessels paired with the implementation of fishing strategies being more effective in avoiding depredation have contributed to this decrease.

Part of the variability in interaction rates across fisheries was due to unexplained area-specific factors. The importance of such local factors was further emphasized by different levels of correlation between the spatial spread of interactions and the spatial spread of fishing operations between fisheries. Spatial variations in the

Predictors	Vessel level			Fleet level		
	Est. [95% CI]	z	P	Est. [95% CI]	z	P
Fishery						
Chile	0.31 [0.28–0.35]	–9.37	<0.01	0.66 [0.61–0.70]	6.37	<0.01
Crozet	0.37 [0.32–0.42]	2.15	0.03	0.63 [0.56–0.70]	–0.78	0.44
Falklands	0.02 [0.01–0.02]	–23.25	<0.01	0.05 [0.04–0.06]	–25.23	<0.01
HIMI	0.00 [0.00–1.00]	–0.04	0.97	0.00 [0.00–1.00]	–0.02	0.98
Kerguelen	0.01 [0.01–0.02]	–16.46	<0.01	0.01 [0.01–0.02]	–24.98	<0.01
PEMI	0.09 [0.07–0.12]	–8.54	<0.01	0.23 [0.18–0.29]	–12.03	<0.01
South Georgia	0.08 [0.07–0.10]	–14.19	<0.01	0.28 [0.23–0.33]	–11.51	<0.01
Total size of fishing area	0.17 [0.15–0.19]	–11.43	<0.01	NS		
Density of vessels	0.26 [0.24–0.27]	–6.78	<0.01	0.68 [0.66–0.70]	2.51	0.01
Mobility of vessels	0.28 [0.26–0.30]	–2.70	0.01	NS		
Depth	0.26 [0.25–0.27]	–8.51	<0.01	0.58 [0.56–0.61]	–5.79	<0.01
Proportion of effort in winter						
Proportion of effort using trollines and cachalotera	NS			NS		
Fishery * Mobility of vessels						
Crozet	0.33 [0.29–0.36]	0.72	0.47	NS		
Falklands	0.42 [0.35–0.49]	2.90	<0.01			
HIMI	0.36 [0.00–1.00]	0.00	1.00			
Kerguelen	0.40 [0.31–0.51]	1.79	0.07			
PEMI	0.36 [0.27–0.45]	0.94	0.35			
South Georgia	0.36 [0.32–0.41]	2.18	0.03			

Table 2. Parameter estimates for the optimal GLMs fitted to yearly killer whale interaction levels with fishing vessels in fisheries through index $Pr(days)$ at both the vessel and fleet level. Parameter estimates are presented as probabilities relative to the Chilean fishery which was the default fishery in all models. Covariates with interaction probabilities higher than the Chilean fishery are associated with an increase in whale interactions while those with lower with interaction probabilities are associated with a reduction in whale interactions.

natural presence and density of whales in the Southern Ocean are likely to contribute to these differences. The depth at which longlines were set on the seafloor had a negative influence on the levels of both killer and sperm whale interactions with vessels, suggesting that depredating individuals in the Southern Ocean may be generally naturally distributed on the shallowest part of the bathymetric range used by fishing vessels. However, the natural distribution of the depredating whales is likely to be influenced by a number of other habitat drivers that have characteristics which may differ between areas where fisheries operate. For instance, the distribution of mature male sperm whales at high latitudes was found to be highly correlated with oceanographic variables, such as frontal zones, bathymetric slope and primary productivity likely to drive the abundance and availability of their natural prey items^{42,44,45}. These prey items may include Patagonian toothfish but also cephalopods, a resource with a distribution and abundance that is highly influenced by oceanographic processes. The variability of these processes across the Southern Ocean⁵⁷ may, therefore, greatly influence the degree of overlap between sperm whales and fishing operations.

Among other unexplained area-specific factors, local ecological specializations may also influence the natural distribution patterns and movements and, therefore, the degree of overlap of whales with fishing operations. Such specializations have been extensively described across killer whale populations, including among those involved in interactions in the Southern Ocean^{58,59}. For instance, killer whales interacting with fisheries are all fish specialists or generalist foragers whereas individuals feeding exclusively on marine mammals have never been observed undertaking this behaviour^{14,60–62}.

In addition, the probability of whales to switch from natural foraging to depredation may also depend upon the level of experience to this behaviour and, therefore, on the history of the fisheries and the number of years whales have been exposed to fishing operations⁶³. Depredation is assumed to be a learnt artificial behaviour and likely transmitted across individuals of populations through social pathways⁶³. As such, and paired with natural individual heterogeneity in foraging behaviours, the experience of depredating whales, their propensity to find/follow vessels and to efficiently remove fish from longlines may vary between fisheries.

Finally, the influence of the fishing vessel itself on the occurrence of depredation interactions was not examined in this study and would require a dedicated investigation. From previous studies, odontocetes were found to detect fishing vessels through specific acoustic cues produced by the engine, such as cavitation noise generated during the hauling phase of longlines^{46,47}. While Patagonian toothfish commercial fishing vessels operating in the Southern Ocean are similar in size and design to those in previous studies, there may be variation in the type and the level of acoustic signals vessels produce during fishing operations. As these signals may be intrinsic to the vessel itself (type of engine and propulsion, features of the hull), and/or determined by the way fishers operate the engine, further studies should examine whether variation in the acoustic detectability of vessels for whales may also contribute to differences of depredation levels reported between fishing areas of the Southern Ocean.

In summary, sperm whale and killer whale interaction with Patagonian toothfish fishing vessels is a widespread and established issue in the Southern Ocean. The drivers of these interactions include the spatio-temporal patterns of fishing operations and the extent to which these operations give opportunities for whales to feed on fish caught on fishing gear. Changing the simple operational aspects of fishing could, therefore, mitigate the issue. However, further research is needed to identify the factors driving whale habitat selection, distribution, movements and the mechanisms leading these whales to switch from natural foraging to depredation interactions. These drivers, which depend upon the ecology of local whale populations, could be used to better predict the occurrence of interactions and may, therefore, be used to implement effective strategies of avoidance in the future.

Methods

Data collection and standardisation. Fishing and whale interaction data from the seven study fisheries were collected by fishery observers and/or crews over periods ranging from 3 to 14 years. These fisheries are all fully controlled by local and/or international (Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources – “CCAMLR”) management authorities and all fishing operations are monitored. Data from Chile and the Falklands, regions which are not part of the CCAMLR Convention Area, were collected by fishery observers following protocols based on those used by CCAMLR observers in the other fisheries of the study. Data from all vessels legally operating in these fisheries and all fishing trips of these vessels were therefore accessed for the study. In all fisheries, the base unit was the longline set *i.e.* a mainline bearing series of hooks (autoline) or clusters of hooks (trotline) with, at each end, one anchor at the bottom connected to a buoy at the surface by a downline. For each longline set, fishery observers and/or crews collected the same data on the date and time, as well as GPS coordinates, at setting (*i.e.* deployed at sea) and at hauling (*i.e.* retrieved and landed on-board), in the same way in all seven fisheries.

The occurrence of whale depredation interactions with longline sets was recorded during hauling operations by visual cues. An interaction was confirmed when one of these two species, or the two species co-occurring with a typical depredation behaviour were sighted within a 500 m range from the vessel. During depredation, individuals made repeated dives towards the line being hauled and throughout the hauling process, they were usually surrounded by birds when surfacing after long dives, and slicks of fish oil were visible at the surface. When all these cues were observed, true depredation interaction events (recorded as 1) were monitored in a standardised way across all fisheries. However, only the Crozet, Kerguelen and South Georgia fishery observers distinguished between longline sets with confirmed non-occurrence of depredation (recorded as 0) and sets with lacking information due to insufficient or impossible monitoring effort (recorded as “N/A”) caused by poor weather (*e.g.* fog), sea or light conditions. As Chile, Falklands and HIMI recorded zeros for sets with either a true non-occurrence of depredation and/or a set for which the occurrence of depredation was unknown, we consider all the Crozet, Kerguelen and South Georgia sets with N/As as zeros for the sake of between-fisheries standardisation needed for this study. As a result, the estimates of depredation should to be considered as minimum estimates.

Differences in spatial and temporal frequencies of killer whale and sperm whale interactions were estimated using two indices, which were both calculated annually for each fishery per vessel (one value for each vessel that operated in a given fishery during a given year), and per fleet (one value for all data collected in a given fishery during a given year regardless of the vessel identity). Firstly, we calculated the proportion of fishing days (days of hauling operations only) with a minimum of one depredated longline set during the day out of all fishing days per year ($Pr(days)$). Secondly, we calculated a proportion of the fishing area for which depredation interactions occurred as the number of 0.1° latitude \times 0.1° longitude cells in which a minimum of one longline set was depredated out of the total number of cells in which fishing occurred ($Pr(area)$).

Statistical analyses. Annual trends of whale-fishery interaction levels over the study periods were examined using linear regressions. PEMI was excluded from this analysis due to the limited time series ($n = 3$ years of data) available for that fishery. Trends were tested on $Pr(days)$ calculated per vessel (several values per year depending on the number of vessels) or per fleet (a single value per year), separately for killer whales and sperm whales, in each fishery and across all fisheries. In addition, a regression analysis was conducted to investigate the inter-annual changes in $Pr(area)$ in relation to inter-annual changes in the spatial spread of the fishing effort. For this analysis $Pr(area)$ was calculated annually as a cumulative number of new $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ cells in which interactions occurred every year, out of the total number of $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ cells fished during the respective study periods in the respective fisheries. The spatial spread of fishing effort was calculated annually as the cumulative number of new $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ cells in which fishing occurred every year, out of the total number of $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ cells fished during the respective study periods in the respective fisheries.

The influence of fishing operations on $Pr(days)$ was investigated using Generalised Linear Models (GLMs). GLMs were developed for each species at both the vessel (using individual $Pr(days)$ values per vessel per year per fishery) and the fleet (using individual $Pr(days)$ values per year per fishery) levels. As fisheries differed in fleet size and study periods, the number of $Pr(days)$ values per vessel per year varied between fisheries and ranged from 1.5 ± 0.3 vessels per year ($n = 5$ values) in PEMI to 8.4 ± 0.8 ($n = 109$ values at South Georgia, Table 3).

A series of binomial GLMs with logit link functions were fitted using the function `glm` in R 3.3.0⁵⁹ to the proportion of total fishing days for each vessel, in each year (Table 3) where depredation was observed. To account for variability in the number of days each vessel/fleet fished the total number of days fished each year was used as the model weights (*i.e.* equivalent to using the `weights` argument in the `glm` function in R) for each vessel/fleet. The fishery was included in models as a categorical variable with seven levels for each of the studied fisheries, with Chile being the fishery compared to each one of the others. The other predictors included were all continuous and were calculated as annual values, either at the vessel or at the fleet level, as follows 1) the spatial spread of fishing effort calculated as the total number of $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ spatial cells in which at least one set was hauled by vessels; 2) the mean density of vessels per fishing day, calculated as the mean number of different vessels operating

Term	Unit	Chile	Falklands	South Georgia	PEMI	Crozet	Kerguelen	HIMI
	vessels per year	$N_{total} = 60$	29	109	5	96	102	20
		mean = 5.5 ± 0.5	2.1 ± 0.4	8.4 ± 0.8	1.5 ± 0.3	6.9 ± 0.2	7.3 ± 0.2	3.3 ± 0.6
range = [3–8]	[1–6]	[6–16]	[1–2]	[5–8]	[7–9]	[2–6]		
Fishing effort	n days	116 ± 9	101 ± 11	75 ± 2	83 ± 19	38 ± 2	131 ± 3	128 ± 8
Spatial spread of effort	n $0.1 \times 0.1^\circ$ cells	308 ± 12	248 ± 15	303 ± 3	127 ± 19	205 ± 4	750 ± 10	450 ± 37
Density of vessels	n vessels/100 cells	1.04 ± 0.05	0.59 ± 0.05	2.00 ± 0.04	1.04 ± 0.2	1.19 ± 0.05	0.06 ± 0.02	0.06 ± 0.02
Seasonal spread of effort	proportion of days in winter	0.03 ± 0.02	0.24 ± 0.04	0.63 ± 0.02	0.31 ± 0.09	0.16 ± 0.02	0.10 ± 0.01	0.47 ± 0.05
Mobility of vessels	n cells/day	0.87 ± 0.03	1.2 ± 0.05	0.85 ± 0.02	1.07 ± 0.12	1.55 ± 0.03	1.43 ± 0.03	1.02 ± 0.04
Depth of sets	meters	1580 ± 20	1341 ± 25	1248 ± 14	1339 ± 43	1099 ± 19	1186 ± 14	1311 ± 51
Fishing technique	proportion of sets with trolline & cachalotera	0.88 ± 0.04	0.48 ± 0.09	0 ± 0	0.52 ± 0.17	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0

Table 3. Summary of terms used as fishing patterns variables and considered in GLMs fitted on the level of whale-vessels interaction levels. Mean \pm SE per vessel per year are here presented for each of the seven studied Patagonian toothfish fisheries of the Southern Ocean. N_{total} (total number of vessel per year values), the mean and the range of the number of vessels operating in fisheries per year are provided.

during the same day in the same fishery out of the spatial spread of fishing effort previously calculated; iii) the seasonal spread of fishing effort, measured as the proportion of fishing days during winter months (from 1 June to 31 Aug) out of all fishing days during a given year; iv) the mobility of vessels, calculated as the ratio between the spatial spread of fishing effort and the total number of fishing days during a given year; v) the mean depth at which longlines were set; and vi) the fishing system, calculated as the proportion of sets using trollines equipped with cachalotera out of all sets (Table 3). In addition to the single predictors described above, we also tested an interaction between fishery and mobility, when both were present in the optimal model. Collinearity between continuous predictors was checked using Pearson tests and predictors were retained if $r < 0.8$ (Table S3). All continuous predictors were centred then scaled using the *scale* function in R and variable selection was conducted using stepwise forward selection of models with the lowest Akaike Information Criterion (AIC)⁶⁴. When multiple models were within 2 AIC of the model with the lowest AIC (i.e. the optimal model) we considered all of them. The proportion of the total variance explained was quantified for each model using the pseudo r^2 statistic⁶⁵. Model estimates are presented as probabilities with 95% confidence intervals by applying an inverse logit transformation.

Guidelines and regulations. All methods were carried out in accordance with relevant ethical guidelines and regulations of Deakin University, Australia. Data used in this manuscript were collected by national and international fishery observers under the authority of CCAMLR, Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) and the Fisheries Department of the Falkland Islands Government.

Data Availability

The datasets generated during and/or analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

References

- Swartz, W., Sala, E., Tracey, S., Watson, R. & Pauly, D. The spatial expansion and ecological footprint of fisheries (1950 to present). *PLoS One* 5, e15143 (2010).
- Myers, R. A. & Worm, B. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423, 280–283 (2003).
- Tuck, G. N., Polachek, T. & Bulman, C. M. Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. *Biol. Conserv.* 114, 1–27 (2003).
- Watson, J. W. & Kerstetter, D. W. Pelagic longline fishing gear: a brief history and review of research efforts to improve selectivity. *Mar. Technol. Soc. J.* 40, 6–11 (2006).
- Northridge, S. P. An updated world review of interactions between marine mammals and fisheries. (Food & Agriculture Org., 1991).
- Northridge, S. P. & Hofman, R. J. Marine mammal interactions with fisheries. *Conserv. Manag. Mar. Mamm.* 99–119 (1999).
- DeMaster, D. P., Fowler, C. W., Perry, S. L. & Richlen, M. E. Predation and competition: the impact of fisheries on marine-mammal populations over the next one hundred years. *J. Mammal.* 82, 641–651 (2001).
- Gilman, E., Brothers, N., McPherson, G. & Dalzell, P. A review of cetacean interactions with longline gear. *J. Cetacean Res. Manag.* 8, 215 (2007).
- Gilman, E. *et al.* Shark interactions in pelagic longline fisheries. *Mar. Policy* 32, 1–18 (2008).
- Harmer, D. J., Childerhouse, S. J. & Gales, N. J. Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: a review of available literature and of potential solutions. *Mar. Mammal Sci.* 28 (2012).
- Lewison, R. L., Crowder, L. B., Read, A. J. & Freeman, S. A. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends Ecol. Evol.* 19, 598–604 (2004).
- Lewison, R. L. *et al.* Global patterns of marine mammal, seabird, and sea turtle bycatch reveal taxa-specific and cumulative megafauna hotspots. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 5271–5276 (2014).
- Forney, K. A., Kobayashi, D. R., Johnston, D. W., Marchetti, J. A. & Marstik, M. G. What's the catch? Patterns of cetacean bycatch and depredation in Hawaii-based pelagic longline fisheries. *Mar. Ecol.* 32, 380–391 (2011).

14. Peterson, M. J., Mueter, F., Crtiddle, K. & Haynte, A. C. Killer whale depredation and associated costs to Alaskan sablefish, Pacific halibut and Greenland turbot longliners. *PLoS One* 9, e88906 (2014).
15. Gasco, N., Tixier, P., Duhamel, G. & Guinet, C. Comparison of two methods to assess fish losses due to depredation by killer whales and sperm whales on demersal longlines. *CCAMLR Sci.* 22, 1–14 (2015).
16. Werner, T. B., Northridge, S., Press, K. M. & Young, N. Mitigating bycatch and depredation of marine mammals in longline fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1576–1586 (2015).
17. Tixier, P. *et al.* Demographic consequences of fisheries interaction within a killer whale (*Orcinus orca*) population. *Mar. Biol.* 164, 170 (2017).
18. Tixier, P., Authier, M., Gasco, N. & Guinet, C. Influence of artificial food provisioning from fisheries on killer whale reproductive output. *Antm. Conserv.* 18, 207–218 (2015).
19. Esteban, R. *et al.* Dynamics of killer whale, bluefin tuna and human fisheries in the Strait of Gibraltar. *Biol. Conserv.* 194, 31–38 (2016).
20. Esteban, R. *et al.* Maternal kinship and fisheries interaction influence killer whale social structure. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 70, 111–122 (2016).
21. Towers, J. R. *et al.* Movements and dive behaviour of a toothfish-depredating killer and sperm whale. *ICES J. Mar. Sci.* (2018).
22. Nolan, C. P., Liddle, G. M. & Elliot, I. Interactions between killer whales (*Orcinus orca*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*) with a longline fishing vessel. *Mar. Mammal Sci.* 16, e58–e64 (2000).
23. Hucke-Gaete, R., Moreno, C. A. & Arata, J. Operational interactions of sperm whales and killer whales with the Patagonian toothfish industrial fishery off southern Chile. *Coastal Sci.* 11, 127–140 (2004).
24. Kock, K.-H., Purves, M. G. & Duhamel, G. Interactions between cetacean and fisheries in the Southern Ocean. *Polar Biol.* 29, 379–388 (2006).
25. Roche, C., Guinet, C., Gasco, N. & Duhamel, G. Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones: an assessment of depredation levels. *CCAMLR Sci.* 14, 67–82 (2007).
26. Yates, O. & Brickley, P. On the relative abundance and distribution of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and killer whales (*Orcinus orca*) in the Falkland Islands. *J. Cetacean Res. Manag.* (2007).
27. Tixier, P. *et al.* Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet Islands Exclusive Economic Zone: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. *CCAMLR Sci.* 17, 179–195 (2010).
28. Arango, R. Minimising whale depredation on longline fishing. *Aust. Gov. Fish. Res. Dev. Corp.* (2012).
29. Guinet, C., Tixier, P., Gasco, N. & Duhamel, G. Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1587–1597 (2014).
30. Croxall, J. P. & Nicol, S. Management of Southern Ocean fisheries: global forces and future sustainability. *Antarct. Sci.* 16, 569–584 (2004).
31. Collins, M. A., Brickley, P., Brown, J. & Belcher, M. The Patagonian toothfish: biology, ecology and fishery. *Adv. Mar. Biol.* 58, 227–300 (2010).
32. Moreno, C. A., Castro, R., Mújica, L. J. & Reyes, P. Significant conservation benefits obtained from the use of a new fishing gear in the Chilean Patagonian toothfish fishery. *Coastal Sci.* 15, 79–91 (2008).
33. Agnew, D. J. The illegal and unregulated fishery for toothfish in the Southern Ocean, and the CCAMLR catch documentation scheme. *Mar. Policy* 24, 361–374 (2000).
34. Nel, D. C., Ryan, P. G. & Watkins, B. P. Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around the Prince Edward Islands, 1996–2000. *Antarct. Sci.* 14, 151–161 (2002).
35. Delord, K., Gasco, N., Wetterskirch, H., Barbraud, C. & Micol, T. Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. *Coastal Sci.* 12, 53–80 (2005).
36. Sumalla, U. R., Alder, J. & Keith, H. Global scope and economics of illegal fishing. *Mar. Policy* 30, 696–703 (2006).
37. Agnew, D. J. *et al.* Estimating the worldwide extent of illegal fishing. *PLoS One* 4, e4570 (2009).
38. Poncelet, E., Barbraud, C. & Guinet, C. Population dynamics of killer whales (*Orcinus orca*) in the Crozet Archipelago, southern Indian Ocean: a mark-recapture study from 1977 to 2002. *J. Cetacean Res. Manag.* 11, 41–48 (2010).
39. Duhamel, G. La légende, pêcheur et conflit. Pêche légale et braconnage organisé. Cas du secteur indien de l'océan Austral. *Exploit. Surexploitation Ressour. Mar. Vivantes Rapp. Sur Sci. Technol.* 177–187 (2003).
40. WG-FSA-15/53 | CCAMLR. Available at: <https://www.ccamlr.org/en/wg-fsa-15/53>. (Accessed: 13th March 2018).
41. Mellinger, D. K., Stafford, K. M. & Fox, C. G. Seasonal occurrence of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) sounds in the Gulf of Alaska, 1999–2001. *Mar. Mammal Sci.* 20, 48–62 (2004).
42. Wong, S. N. & Whitehead, H. Seasonal occurrence of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) around Kelvin Seamount in the Sargasso Sea in relation to oceanographic processes. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 91, 10–16 (2014).
43. Whitehead, H. Sperm whale: *Physeter macrocephalus*. In *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)* 1091–1097 (Elsevier, 2009).
44. Jaquet, N., Dawson, S. & Slooten, E. Seasonal distribution and diving behaviour of male sperm whales off Kalkoura: foraging implications. *Can. J. Zool.* 78, 407–419 (2000).
45. Stantstreet, J. E. *et al.* Spatial and seasonal patterns in acoustic detections of sperm whales *Physeter macrocephalus* along the continental slope in the western North Atlantic Ocean. *Endanger. Species Res.* 35, 1–13 (2018).
46. Thode, A. *et al.* Cues, clicks, and decoys: using passive acoustic monitoring as a tool for studying sperm whale depredation. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1621–1636 (2015).
47. Thode, A., Straley, J., Tiemann, C. O., Folkert, K. & O'Connell, V. Observations of potential acoustic cues that attract sperm whales to longline fishing in the Gulf of Alaska. *J. Acoust. Soc. Am.* 122, 1265–1277 (2007).
48. Cruz, M. J., Menezes, G., Machete, M. & Silva, M. A. Predicting interactions between common dolphins and the pole-and-line tuna fishery in the Azores. *PLoS One* 11, e0164107 (2016).
49. Tixier, P. *et al.* Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with blue-eye trevalla (*Hyperoglyphe antarctica*) longline fisheries. *PeerJ* 6, e5306 (2018).
50. Tixier, P., Vacque Garcia, J., Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet, C. Mitigating killer whale depredation on demersal longline fisheries by changing fishing practices. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1610–1620 (2014).
51. Janc, A. *et al.* How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries? *Fish. Res.* 206, 14–26 (2018).
52. Richard, G., Guinet, C., Bonnel, J., Gasco, N. & Tixier, P. Do commercial fisheries display optimal foraging? The case of longline fishers in competition with odontocetes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1–13 (2017).
53. Labadie, G. *et al.* First demographic insights on historically harvested and poorly known male sperm whale populations off the Crozet and Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Mar. Mammal Sci.* (2018).
54. Goetz, S., Laporla, M., Martínez Portela, J., Santos, M. B. & Pierce, G. J. Experimental fishing with an "umbrella-and-stones" system to reduce interactions of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and seabirds with bottom-set longlines for Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the Southwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 228–238 (2010).

55. Brown, J., Brickje, P., Hearne, S. & French, G. An experimental investigation of the 'umbrella' and 'Spanish' system of longline fishing for the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the Falkland Islands: Implications for stock assessment and seabird by-catch. *Fish. Res.* 106, 404–412 (2010).
56. de Pesca, S. A (SUBPESCA). 2016. *Estado Situac. Las Princ. Pesq. Chil. Subsecr. Pesca Acuat. Valparaiso* (2013).
57. Arrigo, K. R., van Dijk, G. L. & Bushinsky, S. Primary production in the Southern Ocean, 1997–2006. *J. Geophys. Res. Oceans* 113 (2008).
58. Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet, C. Depredation of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) by two sympatrically occurring killer whale (*Orcinus orca*) ecotypes: Insights on the behavior of the rarely observed type D killer whales. *Mar. Mammal Sci.* 32, 983–1003 (2016).
59. Sjöfker, M. *et al.* The impact of predation by marine mammals on Patagonian toothfish longline fisheries. *PLoS One* 10, e0118113 (2015).
60. Guinet, C. Intentional stranding apprenticeship and social play in killer whales (*Orcinus orca*). *Can. J. Zool.* 69, 2712–2716 (1991).
61. Matkin, C. O. & Saultis, E. *Killer whale (Orcinus orca): Biology and management in Alaska*. (Marine Mammal Commission, 1994).
62. Fearnbach, H. *et al.* Spatial and social connectivity of fish-eating "Resident" killer whales (*Orcinus orca*) in the northern North Pacific. *Mar. Biol.* 161, 459–472 (2014).
63. Schakner, Z. A., Lunsford, C., Straley, J., Eguchi, T. & Mesnick, S. L. Using models of social transmission to examine the spread of longline depredation behavior among sperm whales in the Gulf of Alaska. *PLoS One* 9, e109079 (2014).
64. Burnham, K. P. & Anderson, D. R. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. (Springer Science & Business Media, 2003).
65. Swartzman, G., Huang, C. & Kaluzny, S. Spatial analysis of Bering Sea groundfish survey data using generalized additive models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 1366–1378 (1992).

Acknowledgements

The contribution of captains, crews and fishery observers who collected the data is gratefully acknowledged. We thank the Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Paris (Charlotte Chazeau, Patrice Pruvost, Alexis Martin - PECHER database), the Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (CEFAS, Chris Darby), the Government of South Georgia, the Falkland Islands Fisheries Department/Department of Natural Resources (Alex Blake), the Australian Antarctic Division (AAD, Tim Lamb), the Australian Fisheries Management Authority (AFMA), the Magellan Industrial Toothfish Fishing operators Association (AOBAC in Spanish: <http://home.aobac.cl/>) and the Instituto de Fomento Pesquero (IFOP - Renzo Taschert) for managing, consolidating and sharing the data. Support was also provided by the fishing companies and by the Coalition of Legal Toothfish Operators (COLTO).

Author Contributions

P.T., P.B., G.R., K.O., M.S. and J.A. conceived the study. P.T. performed the primary analysis. P.T., P.B., G.R., K.O., D.W., M.A.L., M.H., C.G., A.J., N.G., G.D., M.C.V., L.S., R.A., M.S. and J.A. were involved in developing the manuscript and P.T. took a lead role in writing.

Additional Information

Supplementary information accompanies this paper at <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36389-x>.

Competing Interests: The authors declare no competing interests.

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



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons license and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2019

Annexe 8 : Richard et al. (2019)

Ambio
<https://doi.org/10.1007/s13280-019-01182-1>



RESEARCH ARTICLE

Evidence of deep-sea interactions between toothed whales and longlines

Gaëtan Richard, Julien Bonnel, Paul Tixier, John P. Y. Arnould, Anaïs Janc, Christophe Guinet

Received: 20 July 2018 / Revised: 31 January 2019 / Accepted: 3 April 2019

Abstract Toothed whales (odontocetes) feeding on fish caught on hooks in longline fisheries is a growing issue worldwide. The substantial impacts that this behaviour, called depredation, can have on the fishing economy, fish stocks and odontocetes populations, raise a critical need for mitigation solutions to be developed. However, information on when, where and how odontocete depredation occurs underwater is still limited, especially in demersal longline fisheries (fishing gear set on the seafloor). In the present study, we investigated depredation by killer whales (*Orcinus orca*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*) on demersal longlines in the French Patagonian toothfish fishery (Southern Ocean). Using a combination of animal-borne behavioural and longline-attached data loggers, we demonstrated that both species are able to depredate longlines on the seafloor. This study, therefore, suggests that odontocetes whales–longline interaction events at depth may be unrecorded when assessing depredation rates from surface observations during hauling phases only. This result has implications for the management of fisheries facing similar depredation issues as underestimated depredation rates may result in unaccounted fish mortality in fish-stock assessments. Therefore, while further research should be conducted to assess the extent of deep-sea whale–longline interaction events during soaking, the evidence that depredation can occur at any time during the whole fishing process as brought out by this study should be considered in future developments of mitigation solutions to the issue.

Keywords Bio-logging · Demersal longlines · Depredation · Killer whales · Patagonian toothfish · Sperm whales

INTRODUCTION

The intensification of fishing activity over the last few decades has been associated with an increase in direct interactions between fisheries and marine top predators worldwide (Northridge 1991; Northridge and Hofman 1999; Read et al. 2006; Read 2008). Depredation, which occurs when marine predators remove or damage fish from fishing gear, is a type of interaction often resulting in substantial impacts on fishing activity, depredating species and fish stocks (Donoghue et al. 2002; Gilman et al. 2006; Read 2008). Longlines are fishing systems composed of a main line with baited hooks. The main line is either deployed in the water column, *i.e.* pelagic longlines, or on the seafloor, *i.e.* demersal longlines. Therefore, longlining is a fishing technique that makes caught fish easily accessible for depredating animals. It has been reported to be the fishing technique most impacted by depredation, especially by toothed whales, *i.e.* odontocetes (Northridge and Hofman 1999; Donoghue et al. 2002; Gilman et al. 2006; Hamer et al. 2012). Indeed, at least 31 species of odontocetes have been reported to interact (either through depredation or bycatch) with longline fisheries worldwide (Werner et al. 2015).

Depredation on fisheries leads to greater costs for fisheries. This is due to the cost of damaged fishing gear, damaged fish losing economical value, and increased effort to both avoid competition and reach quota limits (Peterson and Carothers 2013; Peterson et al. 2014; Tixier et al. 2015c; Werner et al. 2015). For odontocetes, interactions

Electronic supplementary material The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s13280-019-01182-1>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

Published online: 04 May 2019

© Royal Swedish Academy of Sciences 2019
www.kva.se/en

Springer

with longlines may increase risks of mortality, either by entanglement in fishing gear, *i.e.* bycatch (Northridge 1991; Trites et al. 1997; Read et al. 2006; Hamer et al. 2012), or by the use of lethal methods by illegal fisheries to eliminate competitors (Poncelet et al. 2009; Guinet et al. 2015). Also, depredation often involves access to new and easy-to-catch prey resource for predators, which may modify both the energy balance of odontocetes and the natural predator–prey dynamics of local ecosystems (Trites et al. 1997; Northridge and Hofman 1999; Boyd 2002; Guénette et al. 2006; Morissette et al. 2012; Tixier et al. 2017). For fish stocks, depredation may result in biased assessments and over-exploitation if the amount of depredated fish is not precisely estimated (Roche et al. 2007; Read 2008). Together, these multiple impacts of depredation may jeopardize the sustainability of local fishing activity, urging the need for mitigation solutions.

Depredation has been described to occur during both soaking and hauling phases for pelagic longlines (Dalla Rosa and Secchi 2007; Forney et al. 2011; Rabearisoa et al. 2012; Passadore et al. 2015; Thode et al. 2016), whereas this behaviour has only been assumed to occur during hauling phases for demersal longlines (*e.g.* Mathias et al. 2012; Tixier 2012; Werner et al. 2015). In demersal longline fisheries, depredation rates are mostly assessed from the difference in fishing efficiency in the absence and in the presence of odontocetes. Importantly, the presence/absence of odontocete is visually evaluated, while animals are at the surface, and this evaluation is performed from fishing boats during hauling (Hucke-Gaete et al. 2004; Purves et al. 2004; Roche et al. 2007; Rabearisoa et al. 2012; Gasco et al. 2015; Passadore et al. 2015; Söffker et al. 2015; Straley et al. 2015; Tixier et al. 2019a). However, there are still large knowledge gaps on the underwater depredation behaviour of odontocetes. Specifically, it is not known if the odontocetes depredate on demersal longlines soaking on the seafloor, while the fishing vessel is potentially hundreds of kilometres away. This unknown factor introduces serious uncertainties in the depredation rate evaluation.

In the present study, we approached this problem using fine-scale bio-logging technology deployed on both depredating odontocetes (ARGOS satellite tracking loggers equipped with depth sensors) and longline sets (accelerometers paired with depth sensors) from commercial demersal longline fisheries. By combining these two approaches, our primary aim was to investigate the occurrence of odontocetes depredation events on demersal longlines in the underwater dimension during both soaking and hauling phases of the fishing process. The initial objective was to use the two methods to study both killer whales and sperm whales. Unfortunately, this turns out to be impossible. In the following, we will see that

accelerometers deployed on longlines have been useful to study sperm whales (“Longline accelerometry” section), while tags deployed on animals were useful to study killer whales only (“Odontocetes tracking data loggers” section).

MATERIALS AND METHODS

Research context

The study focused on a depredation conflict involving the French Patagonian toothfish fishery with killer whales and sperm whales. The Patagonian toothfish is a long-lived (> 50 years) and a large (> 200 cm in length and > 200 kg in weight) species (Collins et al. 2010), with high-quality flesh making the species economically highly valuable (Collins et al. 2010; Grilly et al. 2015). The French longline fishery is of particular scientific interest since it holds the largest Patagonian toothfish quota in the Southern Ocean (COLTO 2016) allocated between the subantarctic islands of the Crozet Archipelago (46°25'S, 51°59'E) and Kerguelen Islands (49°20'S, 70°20'E, see Fig. 1). In addition, this fishery also experiences the highest depredation levels of all toothfish fisheries, with more than 30% and 9% of the total annual catch taken at Crozet and Kerguelen, respectively, by killer and sperm whales (Roche et al. 2007; Tixier et al. 2010; Gasco et al. 2015; Jane et al. 2018). Interaction levels are fundamentally different between the two EEZs with sperm whales being present around both islands but at different densities (Labadie et al. 2018) and killer whales being almost exclusively found at Crozet (Tixier et al. 2010; Guinet et al. 2015).

Fishing seasons last a year, starting in September and ending in August. A fishing season consists of three or four trips of approximately 3 months each. During a trip, vessels fish continuously through a diel pattern. Longlines are set at night and primarily hauled during the day, since fishing regulations prohibit setting at daylight to avoid seabird bycatch (Weimerskirch et al. 2000). During trips, all longline positions (latitude and longitude), bathymetry at deployments (500–2000 m), and setting and hauling times are recorded. Fishing in waters shallower than 500 m is prohibited to avoid the capture of juvenile toothfish (Collins et al. 2010; Gasco 2011). Vessels use auto-weighted longlines set between two anchors and linked to buoys at the surface for retrieval. The lines are composed of sections of 750 hooks, with 1.2 m between hooks. The length of the longlines varies from 1 to 40 km, with an average of approximately 8 km. For each longline hauled, the presence of cetaceans (killer whales and/or sperm whales) is monitored according three classes: (i) whales absent (condition suitable for a confident observation); (ii) whales present; and (iii) uncertain observation (conditions

Ambio

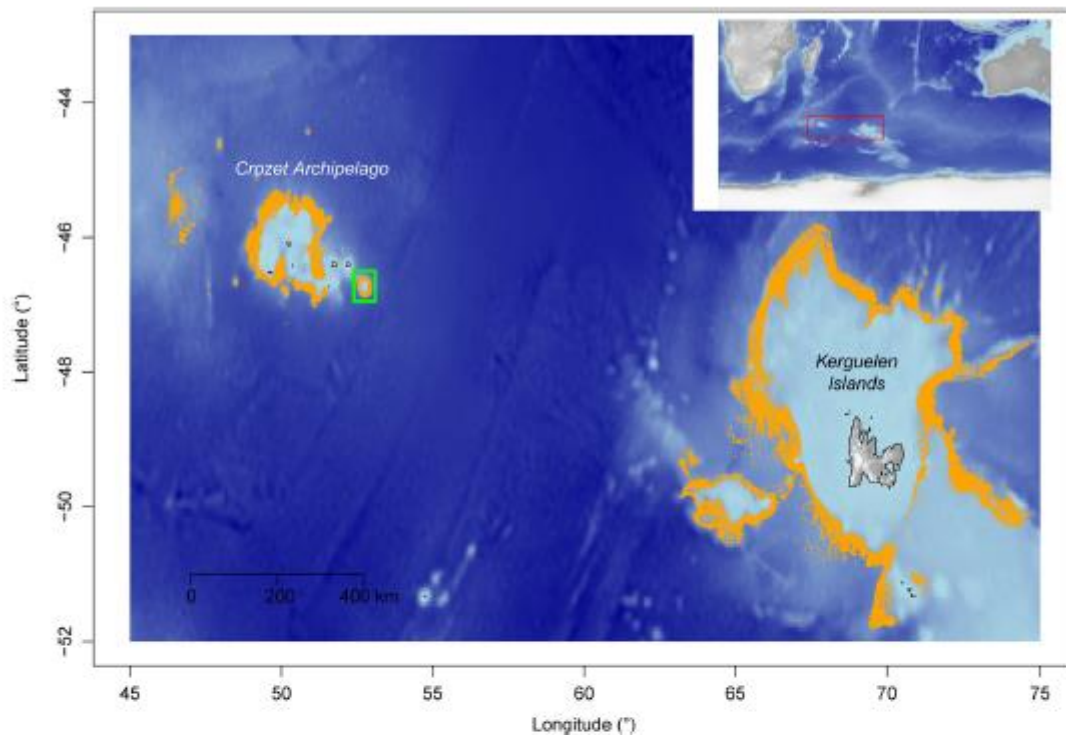


Fig. 1 Map of the study area with the locations of the fishing activity (orange dots) around Crozet and Kerguelen. The green rectangle indicates the seamount where the deployment of instruments on killer whales occurred

unsuitable and/or no observation undertaken). Data were available through the PECHEKER database (Museum National d'Histoire Naturelle de Paris; Martin and Pruvost 2007).

Data collection for this study was conducted from two commercial demersal longline fishing vessels during two summer trips (December–March) in 2016–2017 and in 2017–2018.

Odontocetes tracking data loggers

We deployed six ARGOS satellite tracking tags equipped with depth sensors (2 SPLASH10-292A units and 4 SCOUT-DSA units, Wildlife Computers, Redmond, Washington, USA) on three killer whales and three sperm whales. The six loggers were deployed from the fishing boat during longline hauling operations using modified crossbow arrows (Wildlife Computers) and fired from a 68-kg draw weight crossbow (Barnett Rhino, Barnett Outdoors Inc., Tarpon Springs, Florida, USA). The devices recorded diving depths using a pressure sensor every 2.5 min, with an associated error band. Between dives, the

instruments were set to transmit geographical positions and depth data every 2 h through the ARGOS system (Collecte Localisation Satellites, Toulouse, France).

Position estimates were categorized into five estimated accuracies: (i) class with no estimate; (ii) class 0: ≥ 1 500 m; (iii) class 1: 500–1500 m; (iv) class 2: 250–500 m; and (v) class 3: ≤ 250 m (Collecte Localisation Satellites, Toulouse, France). These accuracies were used to determine a confidence area around the ARGOS positions. Position without uncertainty estimates (class i) were removed from the dataset. ARGOS positions were processed using the software R (version 3.4.4, R Development Core Team 2015). We mapped every position using a buffer function (*create.buffer*, package *marmap* version 1.0.2) to account for potential location accuracy errors. Bathymetric data were obtained from the ETOPO1 dataset (NOAA) and plotted using a custom R code. For a given ARGOS position and associated date/time, all longlines at sea and their statuses (soaking, hauling) were also plotted on the map. We then estimated the distance from the instrumented animal to the closest longline using the ARGOS positions and the longline coordinates.

From there, we defined interactions between an individual and the fishing gear based on the geographical proximities of both entities. We used a method that defines odontocete interactions with fishing vessels at hauling in other studies (Roche et al. 2007; Tixier et al. 2010; Mathias et al. 2012). Animals were considered to be interacting with a longline if they were within a 1.5 km proximity, independent of the fishing activity. Thus, we determined two behavioural states for every individual's ARGOS position: (i) 'interaction' with a longline; and (ii) 'no interaction' with any longline. Simultaneously, we monitored the individual's depth profile of every ARGOS position. We also added the depths of the closest longlines to the diving profile when the individual was in 'interaction'. Moreover, if the closest longline was being hauled, we also monitored bathymetry under the boat during the hauling. As the equipped individual was in interaction with the boat at this time, we considered it to be in waters with the same bathymetry rather than the fishing vessel.

All instrument deployments followed the ethics policies of the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) and were authorized by the Réserve Naturelle Nationale (RNN des TAAF) through approval A-2017-154.

Longline accelerometry

We deployed 3-axis accelerometer/pressure sensor data loggers (Sextant Technology, New Zealand) on longlines to detect activity events at the hooks (fish catch and/or depredation events) and the depth at which they occurred during soaking and hauling. Accelerometer/depth data loggers were deployed singularly on snoods (*i.e.* short lines connecting individual hooks to the main longline; Fig. S1). In the 2016/2017 field season, the data loggers were attached to snoods by a snap connector fixed on the mainline (Fig. S1), while in 2017/2018 they were attached with a thick rope to the swivel between the snood and the main line (Fig. S1), allowing the data loggers to roll around the mainline as normal snoods do. We used two different versions of data logger: 2016/2017 recorded acceleration at 10 Hz with a precision of 10 bits; 2017/2018 recorded acceleration at 12.5 Hz with a precision of 12 bits. In both versions, the acceleration range was set at ± 16 g per axis and, to conserve battery life and memory capacity, an acceleration threshold (2016/2017 0.03 g, 2017/2018 0.01 g) was set to start recording when a movement occurred on the hook. The pressure sensor recorded continuously at 0.2 Hz.

Sets of accelerometers were deployed along a longline on every hook (*i.e.* every 1.2 m), or separated by 3, 5, or 10 unequipped hooks. When the equipped longline was retrieved on the vessel, the presence of a captured fish (and its species) on an equipped snood was recorded. For

equipped hooks without any capture, we recorded whether the bait was still present and the condition of hook (undamaged, twisted or ripped off the snood).

To assess the potential for detecting events on non-equipped snoods, the distance from equipped hooks to the nearest capture along the longline was recorded, counting 0 when a catch occurred on the equipped hook. Simultaneously, we monitored the amplitude of the movement received on the loggers nearby. Thus, we estimated the norm of the acceleration vector using the equation:

$$\text{Norm} = \sqrt{ax^2 + ay^2 + az^2} \quad (1)$$

with ax , ay and az , being the three components of the acceleration vector. Acceleration data were extracted using the software Hermes DeepG (Sextant Industry, New Zealand). Accelerometer data and pressure profiles were processed using custom-built routines in Matlab (version R2015, The MathWorks, Natick, MA, USA).

We then examined how the acceleration norm (Eq. 1) varied with respect to the distance (in number of hooks) of the closest capture. To do so, we produced boxplots depicting the median with the 25th and 75th percentiles (McGill et al. 1978). Also a 95% of confidence interval was represented (the two whiskers) with the outlying points shown individually (McGill et al. 1978). The dataset did not allow for linear regressions to be assessed because of a violation of independence when a same catch was monitored on several accelerometers nearby. The low number of accelerometers recording signals from a same catch did not allow for nested linear models to be used to correct the violation of independence. Boxplots were developed per season because of the difference in the sampling schedule of the loggers and their method of attachment to the longlines between the two field seasons.

Finally, we assessed the depth profile of each accelerometer and mean norm acceleration. We manually looked for any depth anomalies and assessed the distance of closest capture to equipped hooks. Our aim was to determine if the acceleration/depth data could reveal depredation events for hooks that were hauled without fish.

RESULTS

Odontocetes tracking data loggers

Only two loggers of the six deployed transmitted correctly. The other four loggers failed to transmit, most likely because of an on-board software issue. The two operational loggers were deployed on two adult female killer whales in February 2018 near the seamount located 40 km south-east from East Island, Crozet Archipelago (Fig. 1). The two

instruments provided 28 and 65 ARGOS locations during 3 and 7 days, respectively, before they stopped transmitting (*i.e.* fell off the animal or battery expired). Of these locations, 20 and 31, respectively, had an accuracy estimates and, thus, were included in further analyses.

Out of the 20 useful locations from the first logger, nine locations were identified as “interactions” with five different longlines. For the second logger, 14 points were identified as “interactions” with 11 different longlines. Among the ‘interactions’ positions of the first individual, three were recorded during the hauling of three different longlines, and six were recorded as overlapping with two different longlines during soaking. For the second individual, six positions were recorded during the hauling of five different longlines and eight positions overlapped with six different soaking longlines.

The dive data corresponding to the nine ‘interaction’ positions on longlines being hauled indicated that killer whales started diving at the beginning of hauling activities and stopped diving once all hooks were landed onboard the vessel (Fig. 2 and Figs. S3–S7). Interestingly, during the hauling operations, the diving depths of the killer whales ranged throughout the entire water column (from the surface to the sea-floor).

The dive data corresponding to the 14 “interaction” positions on soaking longlines indicated that the killer whales mostly performed shallow dives (< 50 m). An exception to this behaviour occurred for one “interaction” position, where a killer whale performed a dive to 502 ± 22 m only 1:30 h after the “interaction” position time (Fig. 3). This “interaction” position was the last of a series of six consecutive positions recorded within a 4.5-h window and all overlapping with the same cluster of longlines soaking within a 6 km radius (Fig. 3). The next position was recorded 20 h later and at 4 km from the last position of previous series. During this 20-h time window, the killer whale conducted eight dives deeper than 450 m in < 6 h, with five of these being consecutive dives to the same estimated depth (502 ± 22 m) within 2 h (Fig. 3). These dive depths correspond to the bathymetry at the extremity of the closest longline (set at 515; Fig. 3). All these events occurred around the soaking longlines (*i.e.* the ARGOS positions and the recorded dives within the 15-h window; Fig. 3) while no vessel was in the area. Indeed, after setting the longlines, the fishing vessel left the area and travelled a distance of 140 km away. It then returned to haul the considered longline, 3 h after the last deep dive (502 ± 22 m) was recorded. In addition, no other fishing vessel was active in this sector.

We observed with the two loggers that 68% of the ARGOS positions with ‘no interaction’ were associated

with shallow dives (< 50 m) and occurred between two positions with ‘interaction’. However, for one of the two instrumented individuals, nine “no interaction” positions coincided with seven relatively deep dives. The maximum depths were between 200 and 325 m, and three of these dives were performed within a 3-h period (Figs. 4, S8). This specific event occurred on a seamount. The area is characterized by steep slopes reaching a plateau at depths of approximately 200–300 m, with two peaks rising to depths of up to 100 m. As fishermen are not allowed to set longlines on the seafloor shallower than 500 m, these deep dives could not be associated to longline depredation.

Longline accelerometry

Accelerometer/depth data loggers were deployed on 556 hooks across 126 sections for 115 longline sets. Equipped hooks captured 38 fish, including 19 Patagonian toothfish. Other captures included grenadier (*Macrourus* spp.), antimora (*Antimora rostrata*) and skate species (*Bathyraja* spp.). The catch rate of Patagonian toothfish on the equipped hooks (3.42%) was similar to the catch rate of all longlines for the whole fleet for the same period (3.85%). However, due to device malfunctions, accelerometer data were obtained for only 13 toothfish captures.

Acceleration norms recorded during the second season were higher than those recorded during the first season (Fig. 5). This is likely due to modifications in the newer generation of accelerometers that were used on the second year of the study, and to modifications in the way accelerometers were attached to longlines. In the second year, a smoother attachment was used, allowing a complete rotation of the snood around the mainline. However, for both field seasons, the accelerometer data showed the same feature: the accelerometer norm globally decreases when the distance of the closest capture increases (Fig. 5).

Over the total 126 sections of data logger deployments, we observed three events of significant depth variation during three separate longline soaking phases, one at Kerguelen in January 2017, one at Crozet in February 2017 and one at Crozet in February 2018 (Fig. 6). These events occurred at depths of 600, 1600 and 1800 m, respectively, while the lines were soaking on the seafloor. The elevation events lasted 6, 9 and 52 min, respectively (Fig. 6). The first event in Kerguelen occurred 1 h before the arrival of the fishing vessel at the longline (Fig. 6a, b). The second event happened just after fishermen stopped hauling the longline half way through and let it fall back to the seafloor (Fig. 6c, d). The third event occurred 1 day after the longline was set and 3 days before the hauling (Fig. 6e, f). During these events, longlines were elevated by 30, 40 and

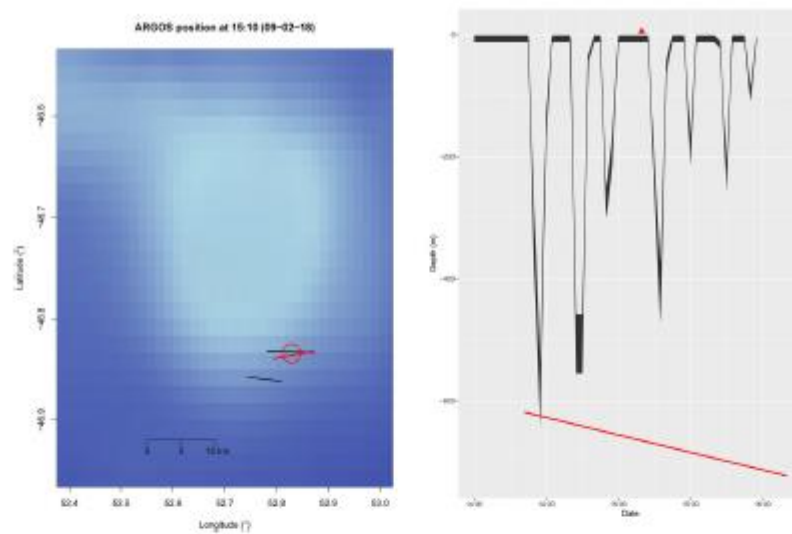


Fig. 2 ARGOS position (left panel) of an ‘interaction during hauling’ with its associate dive profile (right panel). The ARGOS position is indicated on the map by the red circle with the diameter representing the location estimate error buffer (cf. CLS classes). The colour shade depicted the bathymetry. The soaking longlines are shown in black, and the longline being hauled is shown in red at the given transmission time of the ARGOS position (left panel). The dive profile assessed the depth range estimated by the tag through the thickness of the drawing (right panel). On the dive profile, the transmission time of the ARGOS position is represented by the red triangle, and the bathymetry recorded by the boat during the hauling session is indicated by the red line, as the killer whale was interacting with the boat, the red line represented then the bathymetry below the individual for a given time (right panel)

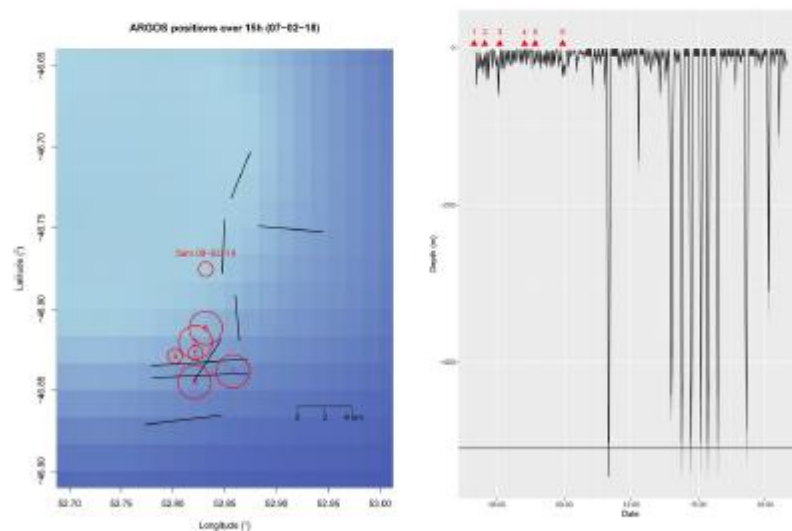


Fig. 3 ARGOS positions (left panel) of an ‘interaction before hauling’ with their associate dive profile (right panel) within a 15-h window. The ARGOS positions are indicated on the map by the red circles (numbered chronologically along track) with the diameter representing the location estimate error buffer (cf. CLS classes). The soaking longlines are indicated by the black lines on the map, and the closest soaking longlines to the most recent transmitted positions are in green (left panel). The dive profile assessed the depth range estimated by the tag through the thickness of the drawing (right panel). On the dive profile, the transmission times of the ARGOS positions are represented by the red triangles and the bathymetry of the closest longlines (at their extremities) at the time of the most recent ARGOS determined positions are outlined in green (right panel)

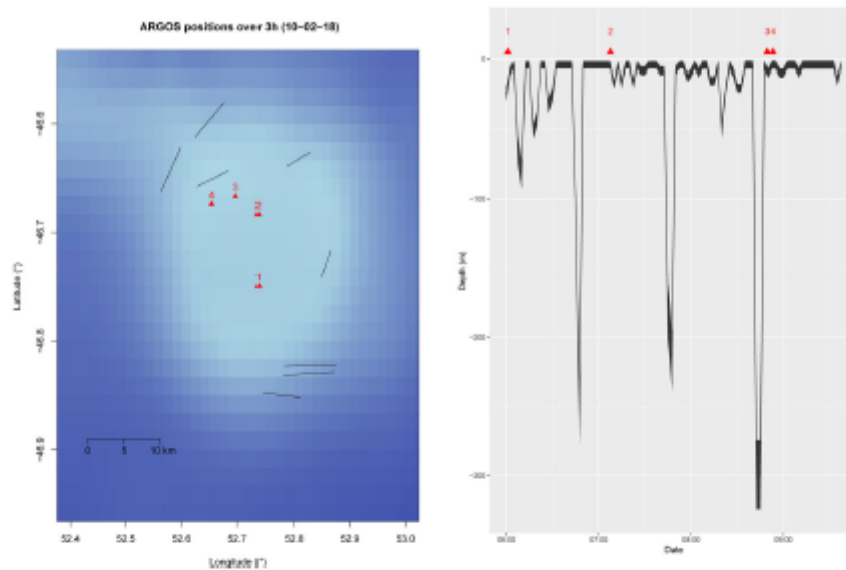


Fig. 4 ARGOS positions (left panel) within a 3-h window of ‘no interaction’ with the associate dive profile (right panel). The ARGOS positions are represented on the map by the red buffers with the diameter standing for the estimate error (*cf.* CLS classes) and the numbers assessed the chronology of the track. The longlines at sea during these 3 h are plotted in black on the map (left panel). The dive profile assessed the depth range estimated by the tag through the thickness of the drawing. On the dive profile the four transmission times of the ARGOS positions are represented by the red triangles (right panel)

300 m, respectively, above the seafloor (Fig. 6). Sperm whale presence was confirmed on the first event (Fig. 6a, b) by visual observations and passive acoustic recordings (obtained as part of concurrent studies). No such cues of

sperm whale presence were detected near the set during the second event, though no passive acoustic monitoring occurred in the area at that time (Crozet 2016–2017, Fig. 6c, d). However, a sperm whale was found entangled and dead (Fig. S2) on the longline of the third event (Fig. 6e, f). The logger was located 1 km from the dead sperm whale. During the three events, all equipped hooks were hauled without caught fish and one of the equipped hooks was hauled in a row of ten hooks twisted or ripped off the snood.

The accelerometer of the third elevation event (*i.e.* with the dead sperm whale) did not reveal any acceleration activity while the longline was on the sea floor. This suggests that no fish were captured on any of the hooks located near the logger. However, the loggers monitoring the two other events revealed acceleration occurring before each elevation event and then stopped recording any activity until the hauling process began. This indicates the occurrence of a fish capture and then depredation. We then compared the mean acceleration norm of the equipped hook during the soaking phase until these elevation events with the boxplot of mean acceleration norm per closest capture (Fig. 7). These comparisons allowed for the distances of the activities recorded on the accelerometers to be roughly estimated before the elevation events occurred. We observed that the mean acceleration norm before the second elevation event (Crozet 1617) was higher than the

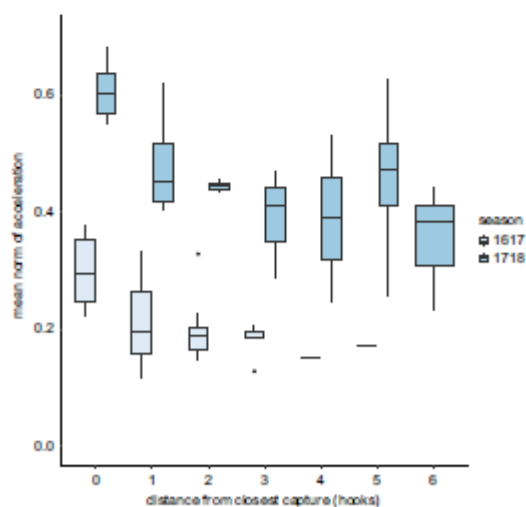


Fig. 5 Boxplots of the mean acceleration norm recorded during the bottom phase on accelerometers with the closest distance and for the two different seasons

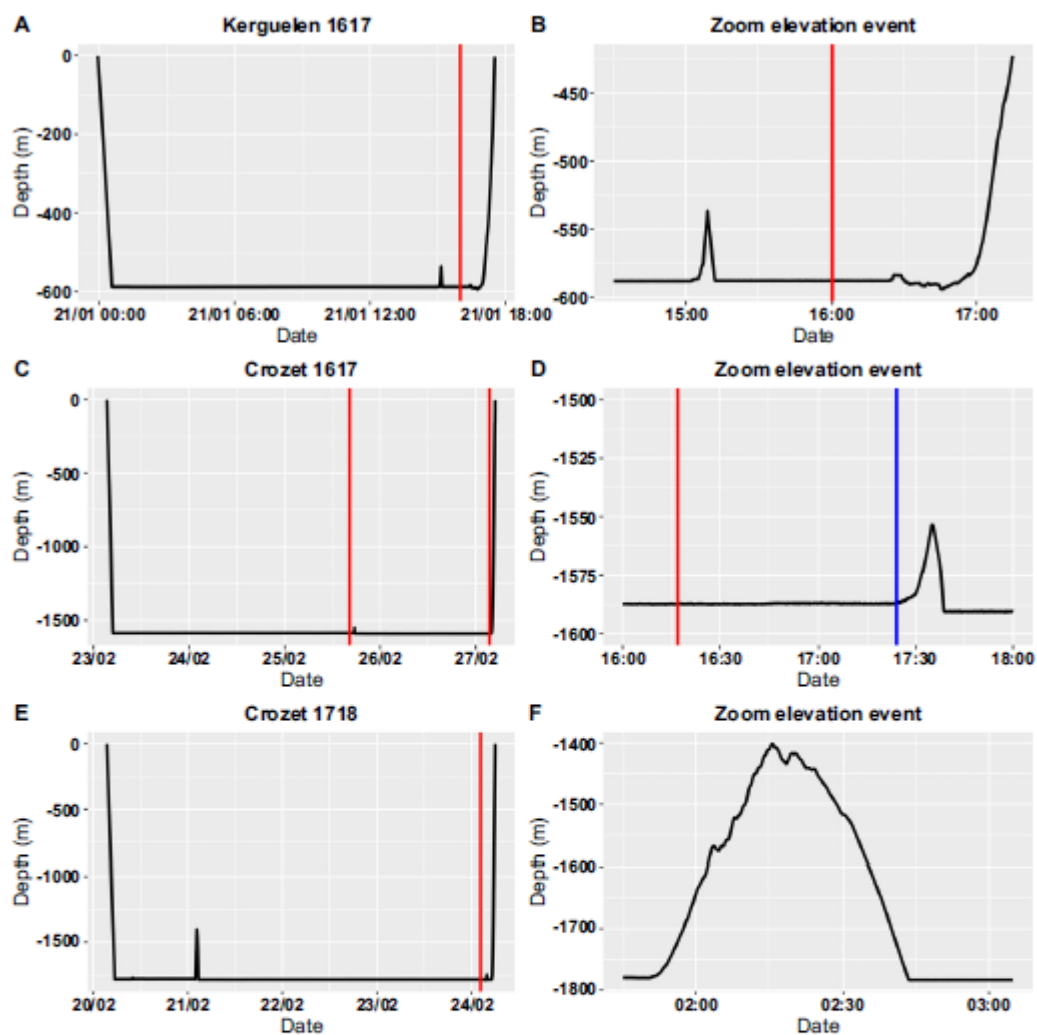


Fig. 6 Dive profiles (a, c, e) of three accelerometers hauled without any fish and showing some depth anomalies, zoomed on the right column (b, d, f). Each row represent a different logger monitoring a precise event: the first line represents the event which occurred at Kerguelen during the first field season (2016–2017); the second line represents the event which occurred at Crozet the same field season (2016–2017); and the third line represents the event with the dead sperm whale hauled at Crozet in February 2018. We assessed on the depth profiles and elevation zooms the arrival time of the fishing boat on the longline (red line), and for the second event (d) we also monitored the time at which fishermen stopped the fishing activity and cut the longline (blue line) before leaving

lower quartile of the boxplot at a distance of 0, *i.e.* fish hauled on the equipped hook (Fig. 7). This revealed that the equipped hook, hauled undamaged and with no fish, probably caught a fish during the soaking and before the elevation event. In contrast, the mean acceleration norm before the elevation first event (Kerguelen 1617) was too low to indicate a capture on the equipped hook, suggesting some activity further away (Fig. 7).

DISCUSSION

Insights into depredation behaviour during hauling and soaking phases of longlines

The diving behaviour of instrumented killer whales showed that individuals actively and repeatedly dived to depths matching those of longlines while they were being hauled

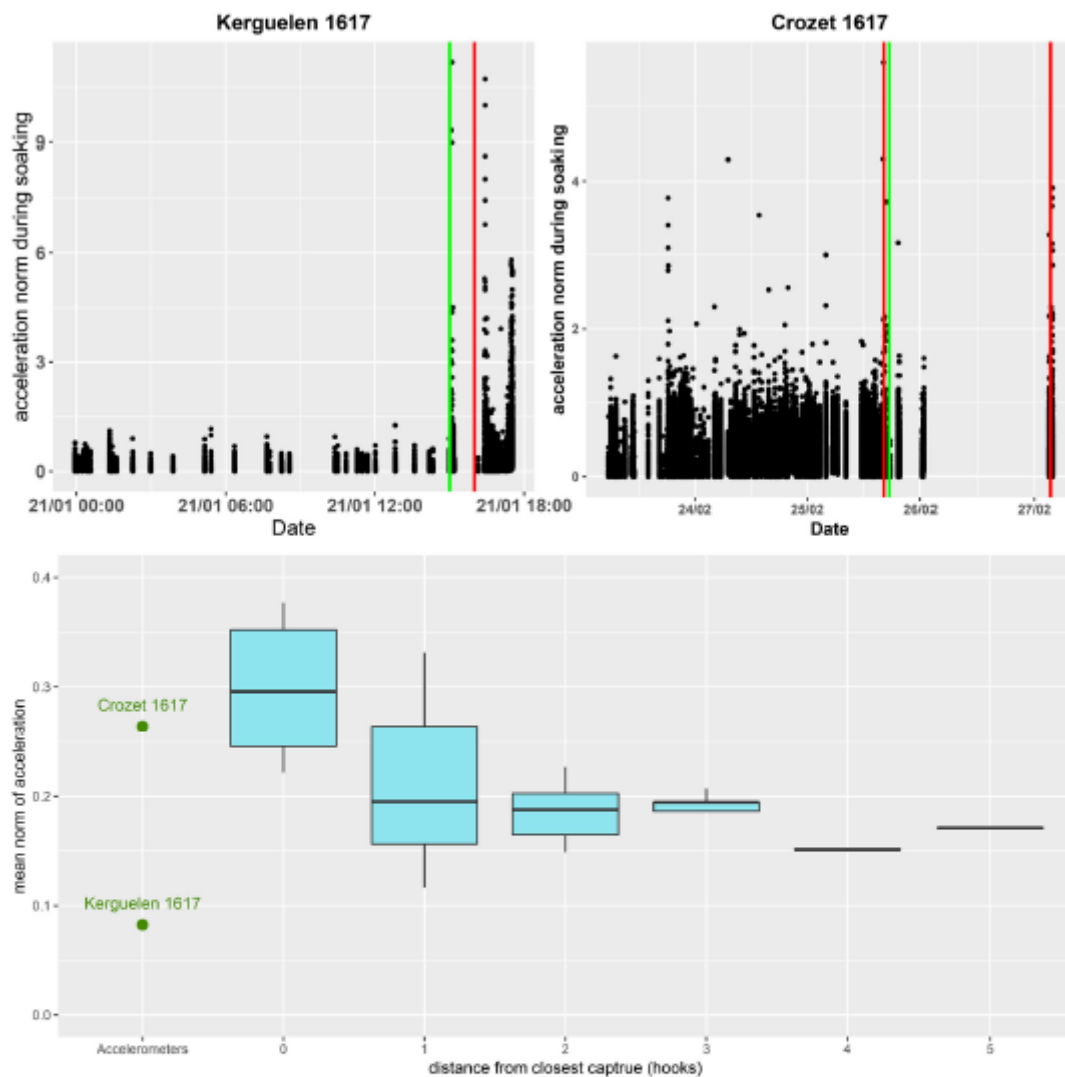


Fig. 7 The first row depicts acceleration norm over the dive of the two equipped hooks showing activity before the elevation event (green line). The mean acceleration norm before the elevation event (green line) was compared for each accelerometer with mean acceleration norm estimated with the distance of the closest toothfish capture

onto vessels. Interestingly, these dives were performed as soon as hauling was initiated by fishermen, with the first dives being the deepest (on occasions > 600 m) and matching the seafloor depth. Together, these findings suggest that depredating killer whales readily spend high amounts of energy in deep, short-spaced successive dives and that these costs are likely outweighed by the benefits gained from feeding on toothfish caught on hooks. These

benefits may be maximized if individuals are the first to access the resource offered on the hooks, potentially with a choice of bigger fish. It may therefore be hypothesized that deep dives performed at the beginning of hauling is a response to both intra- and inter-specific competition. Competition is likely generated by a highly localized, short-term availability of easy-to-catch resource, such as toothfish caught on longlines. The large concentrations of

both killer whales and sperm whales (sometimes co-occurring) around fishing vessels suggests such competition (Roche et al. 2007; Tixier et al. 2010). Deep diving behaviour while depredating on longlines being hauled has also been reported for killer whales off South Georgia (Towers et al. 2019) and for sperm whales in Alaska (Mathias et al. 2012), suggesting competition for the hauled resource in both cases.

In the present study, the diving/tracking data for the killer whales and the longline accelerometry/depth data for the sperm whales suggest that these species also interact with longlines during soaking. For killer whales, interactions with longline sets on the seafloor during soaking phases are suggested by the matched maximum dive depths and bathymetry when positions of individuals overlapped with those of longlines. In addition, the repeated deep dives within a short duration (5 dives in 2 h) to the same depth, strongly suggests a foraging activity on a highly localized resource remaining available at the same depth for extended periods of time, strengthening the idea that the killer whale was foraging on the soaking longlines. While more data are required to fully address these interactions, our dataset demonstrates that killer whales can forage on soaking longlines and suggests that they do.

The unfortunate by-catch of a sperm whale entangled in a longline equipped with a logger confirms the species does depredate on soaking longline. The event also helps the interpretation of the other longline logger data. The elevation signals detected on loggers were identified as interaction events and confirmed by additional cues such as toothfish capture events on the same portion of sets, wrested and twisted hooks, and the presence of sperm whales in the vicinity of sets. While such cues were undetected for one of the nominally identified events, the depth of the event (1600 m) makes it unlikely to be the result of killer whales as they are not known to dive deeper than 1100 m (Reisinger et al. 2015; Towers et al. 2019). In contrast, sperm whales are known to be able to reach depths of 1500–2000 m (Teloni et al. 2008; Fais et al. 2015; Guerra et al. 2017).

In addition, the variation in depth data obtained during longline soaking suggests how depredation events may occur. The two elevations of longlines up to 30 and 40 m off the seafloor indicate a significant pull must have been exerted directly on the line, and not on a hooked toothfish. Pulling on a hook or a fish may only support an elevation of 1 or 2 m, as observed in video data obtained by Van den Hoff et al. (2017) showing an elephant seal pulling a toothfish to unhook it. Furthermore, sperm whales depredating hauled lines near Alaska appear to bite and scrape sections of lines in order to remove fish instead of directly targeting hooked fish (Mathias et al. 2009, 2012). In the present study, the observation of twisted and wrested hooks

in a row, even if no fish captures were recorded in the accelerometry record, suggests that sperm whales rake the mainline while lifting it from the seafloor. Such a hypothesis may also explain why the dead sperm whale hauled on a longline with equipped hooks had the mainline wrapped around its jaw. It is also known from subsurface video data that killer whales are more likely to pull fish to remove them from lines (Guinet et al. 2015) such that it is unlikely this species was involved in elevation events of soaking longlines.

Fisheries management and odontocetes conservation implications

This study has major implications for the way depredation is estimated and incorporated into fish-stock assessment as well for the conservation of depredating odontocete populations. Our results demonstrate that visual observations from fishing vessels are not enough to correctly quantify depredation rates. Indeed, depredation rates are estimated by the difference between catch per unit effort on longlines in absence of cetacean and longlines in presence of cetaceans (e.g. Hucke-Gaete et al. 2004; Purves et al. 2004; Roche et al. 2007; Gasco et al. 2015). Within cases that seafloor depredation occurs on longlines hauled in the absence of cetaceans, depredation rates will be underestimated. This insight has significant implications for fish-stock management, since even with the recent efforts to consider depredation in quota management (Roche et al. 2007; Gasco et al. 2015), our study shows that the fishing stock might be more impacted than previously assumed. Furthermore, to clearly estimate the impact of depredation on the fish stock, it is essential to know whether the targeted fish belong to the natural diet of the depredating odontocetes.

In the present study, we observed killer whales diving to the seafloor of a seamount, where no longlines were set. As Patagonian toothfish was recently confirmed as a natural prey of Crozet killer whales (Tixier et al. 2019b), these bottom dives may be associated with foraging events on this fish species. In addition, similar behaviour has been observed with killer whales at Marion Island while foraging on the seafloor of a seamount at 800 m depth, where they were considered as preying upon squids or Patagonian toothfish (Reisinger et al. 2015). Under this assumption, depredation may therefore have a limited impact on the toothfish stocks but it nonetheless suggests that fishermen and odontocetes are clearly in competition for the same resource.

The dead sperm whale found entangled in the gear and reported here highlights the potential risk of bycatch. This incident is the fifth of its kind reported at Crozet between 2007 and 2018, which represents a bycatch rate of 0.04%

individual per longline over that period. Among these five bycatch events, three resulted in the death of a sperm whale, which represents 2.6% of the 114 known individuals of the Crozet population (Labadie et al. 2018). While this proportion is low, it still may significantly impact this low fecundity, long-lived marine mammal (Whitehead 2009). In addition, the increase of sperm whale bycatch rate in recent years (4 of the 5 reported events occurred in the past 3 years) raises concern about a potentially increased competition between the fishing activity and the local whale populations, which may be due to a greater dependency to depredation and/or a depletion of the toothfish stock. Although the easy-to-get food provided by longlines may complement an individual's energy intake and improve reproduction (Tixier et al. 2015b, 2017), seafloor depredation may pose serious threats to odontocete populations by an increase in entanglement risk.

Previous efforts to minimize odontocetes depredation on demersal longline fisheries have primarily relied on the assumption that fish were removed from hooks only during hauling of longlines (Gilman et al. 2006; Werner et al. 2015). However, if both killer and sperm whales depredate fish on the seafloor as suggested by the present study, efforts to develop new mitigation techniques should be re-orientated to the development of deterrence/protection systems of the longline/hooks throughout the whole soaking and hauling periods. Until now, solutions have mostly been targeted at hauling operations where it might be easier to apply systems to protect the caught fish, such as acoustic deterrent devices to switch on while hauling longline, e.g. the 'OrcaSaver' system (Tixier et al. 2015a), or floating net sleeves sliding down over individual caught fish when the longline is hauled to protect it from depredating whales, e.g. the 'Cachalotera' (Moreno et al. 2008). Another example is the SAGO, a catching pod going down the longline to collect the fish during hauling (Arangio 2012). However, these mitigation solutions may be costly and difficult to implement if they require changing fishing gear, or they may be efficient only for a while before odontocetes understand how to bypass these devices (Tixier et al. 2015a). Rather, our results suggest changing the fishing system with a global protection of the targeted fish, such as fishing pots, may be needed. However, new fishing methods may not be as efficient as the conventional fishery. For instance, in Alaska, pot fisheries have been approved and seem to be effective in preventing sperm whale depredation, but they are more expensive compared to conventional longlines (Sullivan 2015; Peterson and Hanselman 2017). The same conclusion has been drawn after a preliminary trial performed as part of the ORCASAV program in 2010 around Crozet Archipelago (captains' communications, personal observations and see Bavouzet et al. 2011; Gasco 2013).

Further investigations should examine whether the occurrence of sea-floor depredation is negligible compared to depredation during hauling. Such quantification would allow for the extent to which depredation rates are underestimated to be assessed and this information would help in determining whether efforts should be put to develop mitigation devices that protect the hooks during hauling only or during the whole fishing process to reduce the economic losses caused by depredation. This study provided preliminary insights to this aspect by suggesting that seafloor depredation might occur more sporadically for killer whales than for sperm whales. With three interaction events recorded for sperm whales over a low coverage of the fishing effort by accelerometers ($\sim 0.02\%$ of hooks set by fishermen), we might assume that depredation on longlines on the seafloor during soaking may be relatively frequent for that species. Increasing the bio-logging effort on individuals with longer logger deployment might bring more cues on the occurrence of this behaviour. Alternatively, the use of passive acoustic monitoring may help quantifying depredation at seafloor, since killer whales and sperm whales are vocal animals and use echolocation to forage (Norris 1968; Barrett-Lennard et al. 1996; Madsen et al. 2002; Miller et al. 2004; Watwood et al. 2006; Zimmer 2011). Thus, the clicks can be used as an acoustic proxy of the depredation behaviour, which can help to assess the depredation rates during interactions between soaking and hauling (Thode et al. 2014).

CONCLUSION

Using bio-logging technology on both odontocetes and demersal longlines, this study brought new behavioural insights into sperm whale and killer whale depredation behaviour on demersal longlines. Depredation was confirmed during hauling phases from the observations of killer whales diving behaviour around the fishing gear in the water column during that phase as described at South Georgia (Towers et al. 2019). More importantly, although the capabilities of sperm whales to interact with the longline on the seafloor has been previously suggested (Jane et al. 2018) our results confirm that sperm whales do, and that killer whales very likely also, depredate on longlines while they are soaking on the seafloor. Although seafloor depredation still needs to be accurately quantified, we have demonstrated the occurrence of this behaviour which has major implications both for past depredation assessment and management, and for future mitigation developments.

Acknowledgements We are particularly grateful to the captains and their crew of the Mascareignes 3, the Ile de La Réunion and the Albus for their assistance in the field. We thank Dominique Filipi for

providing the accelerometer and for his help with the devices. We are also grateful to fishery observers operating from the vessel and especially to Gabriel Devique for sharing his picture of the dead sperm whale. We thank also the Museum National d'Histoire Naturelle de Paris for providing access to the PechKer Database. This study was part of the OrcaDepred program supported by the ANR, the Fondation d'Entreprise des Mers australes, the Syndicat des Armements Réunionnais des Palangriers Congélateurs, fishing companies, the Direction des Pêche Maritimes et de l'Aquaculture, Terres Australes et Antarctiques Françaises (the Natural Reserve and Fishery units) and the Australian Research Council grant. The first author was financially supported by a departmental and regional grant (Deux-Sèvres and Poitou-Charentes).

REFERENCES

- Arangio, R. 2012. Minimising whale depredation on longline fishing. *Australian Government-Fisheries Research and Development Corporation*.
- Barrett-Lennard, L.G., J.K. Ford, and K.A. Heise. 1996. The mixed blessing of echolocation: differences in sonar use by fish-eating and mammal-eating killer whales. *Animal Behaviour* 51: 553–565.
- Bavouzet, G., F. Morandea, M. Mouchel, S. Méhault, G. Duhamel, C. Guinet, J. Roullot, J.-P. Kinoo, et al. 2011. *Rapport de la campagne casier Orcasud: Une campagne innovante de pêche aux casiers dans la ZEE de Crozet pour lutter contre la déprédation des orques et la mortalité aviaire*.
- Boyd, L.L. 2002. Integrated environment-prey-predator interactions off South Georgia: Implications for management of fisheries. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12: 119–126. <https://doi.org/10.1002/aqc.481>.
- Collins, M.A., P. Brickle, J. Brown, and M. Belchier. 2010. Chapter four—The Patagonian toothfish: Biology, ecology and fishery. In *Advances in marine biology*, vol. 58, ed. M. Lesser, 227–300. New York: Academic Press.
- Colto. 2016. TAC under MSC full assessment.
- Dalla Rosa, L., and E.R. Secchi. 2007. Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with the tuna and swordfish longline fishery off southern and south-eastern Brazil: A comparison with shark interactions. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87: 135–140. <https://doi.org/10.1017/s0025315407054306>.
- Donoghue, M., R. Reeves, and G.S. Stone. 2002. *Report of the workshop on interactions between cetaceans and longline fisheries, Apia, Samoa*. In: New England Aquarium Press.
- Fais, A., N. Aguilar Soto, M. Johnson, C. Pérez-González, P.J.O. Miller, and P.T. Madsen. 2015. Sperm whale echolocation behaviour reveals a directed, prior-based search strategy informed by prey distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69: 663–674. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1877-1>.
- Forney, K.A., D.R. Kobayashi, D.W. Johnston, J.A. Marchetti, and M.G. Marsik. 2011. What's the catch? Patterns of cetacean bycatch and depredation in Hawaii-based pelagic longline fisheries: Patterns of cetacean bycatch and depredation in Hawaii. *Marine Ecology* 32: 380–391. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00454.x>.
- Gasco, N. 2011. Contributions to marine science by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen. by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen. In *Proceedings of the 1st international Science Symposium on the Kerguelen Plateau (Concarneau, 2010). The Kerguelen Plateau, Marine Ecosystem and Fisheries*.
- Gasco, N. 2013. Déprédation de la légine (*Dissostichus eleginoides*) par les orques (*Orcinus orca*), les cachalots (*Physeter macrocephalus*) et les otaries (*Arctocephalus* spp.) à Kerguelen et Crozet (Océan indien sud). Conséquences sur la gestion de la pêche et évaluation de solutions. *Diplôme de l'École Pratique des Hautes Etudes*.
- Gasco, N., P. Tixier, G. Duhamel, and C. Guinet. 2015. Comparison of two methods to assess fish losses due to depredation by killer whales and sperm whales on demersal longlines. *CCAMLR Science* 22: 1–14.
- Gilman, E., N. Brothers, G. McPherson, and P. Dalzel. 2006. A review of cetacean interactions with longline gear. *Journal of Cetacean Research and Management* 8: 215–223.
- Grilly, E., K. Reid, S. Lenel, and J. Jabour. 2015. The price of fish: A global trade analysis of Patagonian (*Dissostichus eleginoides*) and Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*). *Marine Policy* 60: 186–196. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2015.06.006>.
- Guénette, S., S.J. Heymans, V. Christensen, and A.W. Trites. 2006. Ecosystem models show combined effects of fishing, predation, competition, and ocean productivity on Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 2495–2517. <https://doi.org/10.1139/06-136>.
- Guerra, M., L. Hickmott, J. van der Hoop, W. Rayment, E. Leunissen, E. Skooten, and M. Moore. 2017. Diverse foraging strategies by a marine top predator: Sperm whales exploit pelagic and demersal habitats in the Kaikōura submarine canyon. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 128: 98–108. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.08.012>.
- Guinet, C., P. Tixier, N. Gasco, and G. Duhamel. 2015. Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. *ICES Journal of Marine Science* 72: 1587–1597. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fts221>.
- Hamer, D.J., S.J. Childerhouse, and N.J. Gales. 2012. Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: A review of available literature and of potential solutions. *Marine Mammal Science* 28: E345–E374.
- Hucke-Gaete, R., C.A. Moreno, J. Arata, and B.W. Ctr. 2004. Operational interactions of sperm whales and killer whales with the Patagonian toothfish industrial fishery off southern Chile. *Ccamlr Science* 11: 127–140.
- Janc, A., G. Richard, C. Guinet, J.P.Y. Arnould, M.C. Villanueva, G. Duhamel, N. Gasco, and P. Tixier. 2018. How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries? *Fisheries Research* 206: 14–26. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.04.019>.
- Labadie, G., P. Tixier, C. Barbraud, R. Fay, N. Gasco, G. Duhamel, and C. Guinet. 2018. First demographic insights on historically harvested and poorly known male sperm whale populations off the Crozet and Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Marine Mammal Science*. 34: 595–615. <https://doi.org/10.1111/mms.12469>.
- Madsen, P.T., M. Wahlberg, and B. Møhl. 2002. Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in a high-latitude habitat: Implications for echolocation and communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53: 31–41. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0548-1>.
- Martin, A., and P. Pruvost. 2007. Pechker, relational database for analysis and management of fisheries and related biological data from the French Southern Ocean fisheries monitoring scientific programs. *Muséum National d'Histoire Naturelle*.

- Mathias, D., A. Thode, J. Straley, and K. Folkert. 2009. Relationship between sperm whale (*Physeter macrocephalus*) click structure and size derived from videocamera images of a depredating whale (sperm whale prey acquisition). *The Journal of the Acoustical Society of America* 125: 3444. <https://doi.org/10.1121/1.3097758>.
- Mathias, D., A.M. Thode, J. Straley, J. Calambokidis, G.S. Schorr, and K. Folkert. 2012. Acoustic and diving behavior of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) during natural and depredation foraging in the Gulf of Alaska. *The Journal of the Acoustical Society of America* 132: 518–532.
- McGill, R., J.W. Tukey, and W.A. Larsen. 1978. Variations of box plots. *The American Statistician* 32: 12. <https://doi.org/10.2307/2683468>.
- Miller, P.J.O., M.P. Johnson, and P.L. Tyack. 2004. Sperm whale behaviour indicates the use of echolocation click buzzes “creaks” in prey capture. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 2239–2247. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2863>.
- Moreno, C.A., R. Castro, L.J. Mújica, and P. Reyes. 2008. Significant conservation benefits obtained from the use of a new fishing gear in the Chilean Patagonian toothfish fishery. *Ceamb Science* 15: 79–91.
- Morissette, L., V. Christensen, and D. Pauly. 2012. Marine mammal impacts in exploited ecosystems: Would large scale culling benefit fisheries? Edited by Steven J. Bograd. *PLoS ONE* 7: e43966. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043966>.
- Norris, K.S. 1968. *The echolocation of marine mammals*, 391–423. H.T. Andersen: In *The Biology of Marine Mammals*.
- Northridge, S. 1991. An updated world review of interactions between marine mammals and fisheries.
- Northridge, S. P., and R. J. Hofman. 1999. Marine mammal interactions with fisheries. *Conservation and Management of Marine Mammals*: 99–119.
- Passadore, C., A. Domingo, and E.R. Secchi. 2015. Depredation by killer whale (*Orcinus orca*) and false killer whale (*Pseudorca crassidens*) on the catch of the Uruguayan pelagic longline fishery in Southwestern Atlantic Ocean. *ICES Journal of Marine Science* 72: 1653–1666. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu251>.
- Peterson, M.J., and C. Carothers. 2013. Whale interactions with Alaskan sablefish and Pacific halibut fisheries: Surveying fishermen perception, changing fishing practices and mitigation. *Marine Policy* 42: 315–324.
- Peterson, M.J., and D. Hanselman. 2017. Sablefish mortality associated with whale depredation in Alaska. *ICES Journal of Marine Science* 74: 1382–1394. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw239>.
- Peterson, M.J., F. Mueter, K. Criddle, and A.C. Haynie. 2014. Killer whale depredation and associated costs to Alaskan Sablefish, Pacific Halibut and Greenland Turbot Longliners. Edited by Daniel E. Duplisea. *PLoS ONE* 9: e88906. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088906>.
- Poncelet, E., C. Barbraud, and C. Guinet. 2009. Population dynamics of killer whales (*Orcinus orca*) in Crozet Archipelago, southern Indian Ocean: A mark recapture study from 1977 to 2002. *Journal of Cetacean Research and Management* 11: 41–50.
- Purves, M.G., D.J. Agnew, E. Balguerías, C.A. Moreno, and B. Watkins. 2004. *Killer whale (*Orcinus orca*) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) interactions with longline vessels in the Patagonian toothfish fishery at South Georgia*, 11. Ceamb Science: South Atlantic.
- R Development Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. (version R version 3.2.3).
- Rabearisoa, N., P. Bach, P. Tixier, and C. Guinet. 2012. Pelagic longline fishing trials to shape a mitigation device of the depredation by toothed whales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 432–433: 55–63. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.07.004>.
- Read, A.J. 2008. The looming crisis: Interactions between marine mammals and fisheries. *Journal of Mammalogy* 89: 541–548. <https://doi.org/10.1644/07-mamm-s-315r1.1>.
- Read, A.J., P. Drinker, and S. Northridge. 2006. Bycatch of marine mammals in U.S. and global fisheries: Bycatch of marine mammals. *Conservation Biology* 20: 163–169. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00338.x>.
- Reisinger, R.R., M. Keith, R.D. Andrews, and P.J.N. de Bruyn. 2015. Movement and diving of killer whales (*Orcinus orca*) at a Southern Ocean archipelago. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 473: 90–102. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.08.008>.
- Roche, C., C. Guinet, N. Gasco, and G. Duhamel. 2007. Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones: An assessment of depredation levels. *CCAMLR Science* 14: 67–82.
- Söffner, M., P. Trathan, J. Clark, M.A. Collins, M. Belchier, and R. Scott. 2015. The impact of predation by marine mammals on Patagonian toothfish longline fisheries. Edited by Grant Ballard. *PLoS ONE* 10: e0118113. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118113>.
- Straley, J., V. O’Connell, J. Liddle, A. Thode, L. Wild, L. Behnken, D. Falvey, and C. Lunsford. 2015. Southeast Alaska sperm whale avoidance project (SEASWAP): A successful collaboration among scientists and industry to study depredation in Alaskan waters. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 72: 1598–1609. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv090>.
- Sullivan, S. 2015. North Pacific Fishery Management Council: 5.
- Teloni, V., J.P. Mark, M.J.O. Patrick, and M.T. Peter. 2008. Shallow food for deep divers: Dynamic foraging behavior of male sperm whales in a high latitude habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 354: 119–131. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.10.010>.
- Thode, A., L. Wild, J. Straley, D. Barnes, A. Bayless, V. O’Connell, E. Oleson, J. Sarkar, et al. 2016. Using line acceleration to measure false killer whale (*Pseudorca crassidens*) click and whistle source levels during pelagic longline depredation. *The Journal of the Acoustical Society of America* 140: 3941–3951.
- Thode, A.M., L. Wild, D. Mathias, J. Straley, and C. Lunsford. 2014. A comparison of acoustic and visual metrics of sperm whale longline depredation. *The Journal of the Acoustical Society of America* 135: 3086–3100.
- Tixier, P. 2012. Déprédation par les orques (*Orcinus Orca*) et les cachalots (*Physeter Macrocephalus*) sur les palangriers à la légine australe dans la ZEE de l’archipel de Crozet. Aix-Marseille.
- Tixier, P., N. Gasco, G. Duhamel, M. Viviant, M. Authier, and C. Guinet. 2010. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet islands Exclusive Economic Zone: An assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. *CCAMLR Science* 17: 179–195.
- Tixier, P., N. Gasco, G. Duhamel, and C. Guinet. 2015a. Habituation to an acoustic harassment device (AHD) by killer whales depredating demersal longlines. *ICES Journal of Marine Science* 72: 1673–1681. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv166>.
- Tixier, P., M. Authier, N. Gasco, and C. Guinet. 2015b. Influence of artificial food provisioning from fisheries on killer whale reproductive output: Artificial food provisioning and killer whale reproduction. *Animal Conservation* 18: 207–218. <https://doi.org/10.1111/acv.12161>.
- Tixier, P., J. Vacquie Garcia, N. Gasco, G. Duhamel, and C. Guinet. 2015c. Mitigating killer whale depredation on demersal longline

- fisheries by changing fishing practices. *ICES Journal of Marine Science* 72: 1610–1620. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu137>.
- Tixier, P., C. Barbraud, D. Pardo, N. Gasco, G. Duhamel, and C. Guinet. 2017. Demographic consequences of fisheries interaction within a killer whale (*Orcinus orca*) population. *Marine Biology* 164: 170. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3195-9>.
- Tixier, P., P. Burch, G. Richard, K. Olsson, D. Welsford, M.-A. Lea, M.A. Hindell, C. Guinet, et al. 2019a. Commercial fishing patterns influence odontocete whale-longline interactions in the Southern Ocean. *Scientific Reports* 9: 1904. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36389-x>.
- Tixier, P., J. Giménez, R. Reisinger, P. Méndez-Fernandez, J.P.-Y. Arnould, Y. Chérel, and C. Guinet. 2019b. Importance of toothfish in the diet of generalist subantarctic killer whales: Implications for fisheries interactions. *Marine Ecology Progress Series* 613: 197–210. <https://doi.org/10.3354/meps12894>.
- Towers, J.R., P. Tixier, K.A. Ross, J. Bennett, J.P.Y. Arnould, R.L. Pitman, and J.W. Durban. 2019. Movements and dive behaviour of a toothfish-depredating killer and sperm whale. *ICES Journal of Marine Science* 76: 298–311. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy118>.
- Trites, A.W., V. Christensen, and D. Pauly. 1997. Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 22: 173–187.
- Van den Hoff, J., R. Kilpatrick, and D. Welsford. 2017. Southern elephant seals (*Mirounga leonina* Linn.) depredate toothfish longlines in the midnight zone. *PLoS ONE* 12: e0172396. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172396>.
- Watwood, S.L., P.J.O. Miller, M. Johnson, P.T. Madsen, and P.L. Tyack. 2006. Deep-diving foraging behaviour of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Journal of Animal Ecology* 75: 814–825. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01101.x>.
- Weimerskirch, H., D. Capdeville, and G. Duhamel. 2000. Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biology* 23: 236–249. <https://doi.org/10.1007/s003000050440>.
- Werner, T.B., S. Northridge, K.M. Press, and N. Young. 2015. Mitigating bycatch and depredation of marine mammals in longline fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 72: 1576–1586. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv092>.
- Whitehead, H. 2009. Sperm Whale. In *Encyclopedia of marine mammals*, 1091–1097 pp. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-373553-9.00248-0>.
- Zimmer, W.M.X. 2011. *Passive acoustic monitoring of cetaceans*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bretagne in France. His research interests focus on marine mammals' ecology and bioacoustics.
Address: Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372 – CNRS & Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France.
Address: Lab-STICC UMR 6285, ENSTA Bretagne, 2 rue François Verny, 29806 Brest Cedex 9, France.
Address: School of Life and Environmental Sciences (Burwood Campus), Deakin University, Geelong, VIC, Australia.
 e-mail: gaetan-gs.richard@laposte.net
- Julien Bonnel** is an Associate Professor at the Woods Hole Oceanographic Institution in the United States. His research interests focus on underwater acoustics including signal processing and passive monitoring.
Address: Woods Hole Oceanographic Institution, 266 Woods Hole Rd, Woods Hole, MA 02543-1050, USA.
 e-mail: jbonnel@whoi.edu
- Paul Tixier** is an Associate Research Scientist at the Deakin University in Australia. His research interests focus on marine mammals' ecology and fisheries management.
Address: School of Life and Environmental Sciences (Burwood Campus), Deakin University, Geelong, VIC, Australia.
 e-mail: p.tixier@deakin.edu.au
- John P. Y. Arnould** is a Professor at the Deakin University. His research interests include conservation and management of marine mammals.
Address: School of Life and Environmental Sciences (Burwood Campus), Deakin University, Geelong, VIC, Australia.
 e-mail: john.arnould@deakin.edu.au
- Anais Janc** is a Doctoral Candidate of the University of La Rochelle and working at the Centre d'Études Biologiques de Chizé in France. Her research interests include marine mammals' ecology and assessment of interaction with fisheries/economy of aquaculture development.
Address: Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372 – CNRS & Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France.
 e-mail: anais.janc@cebc.cnrs.fr
- Christophe Guinet** is a Professor at the Centre d'Études Biologiques de Chizé in France. His research interests include marine mammal ecology and marine ecosystems management/economy of aquaculture development.
Address: Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372 – CNRS & Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France.
 e-mail: guinet@cebc.cnrs.fr

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

AUTHOR BIOGRAPHIES

Gaëtan Richard (✉) is a Doctoral Candidate at the University of La Rochelle (France) and the Deakin University (Australia) and working in the Centre d'Études Biologiques de Chizé and the ENSTA



Role of sociality in the response of killer whales to an additive mortality event

Marine Busson^{a,1}, Matthieu Authier^{b,c}, Christophe Barbraud^a, Paul Tixier^d, Ryan R. Reisinger^{a,e}, Anaïs Janc^a, and Christophe Guinet^a

^aCentre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS, La Rochelle Université, 79170 Villiers en Bois, France; ^bADERA, 33600 Pessac, France; ^cObservatoire PELAGIS (CRMM), UMS 3462, CNRS-La Rochelle Université, 17000 La Rochelle, France; ^dSchool of Life and Environmental Sciences, Deakin University, Geelong, VIC 3125, Australia; and ^eCentre de Synthèse et d'Analyse sur la Biodiversité, Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (CESAB-FRB), Bâtiment Henri Poincaré, Domaine du Petit Arbois, 13100 Aix-en-Provence, France

Edited by James A. Estes, University of California, Santa Cruz, CA, and approved April 17, 2019 (received for review October 9, 2018)

In highly social top predators, group living is an ecological strategy that enhances individual fitness, primarily through increased foraging success. Additive mortality events across multiple social groups in populations may affect the social structure, and therefore the fitness, of surviving individuals. This hypothesis was examined in a killer whale (*Orcinus orca*) population that experienced a 7-y period of severe additive mortality due to lethal interactions with illegal fishing vessels. Using both social and demographic analyses conducted on a unique long-term dataset encompassing periods before, during, and after this event, results indicated a decrease in both the number and the mean strength of associations of surviving individuals during the additive mortality period. A positive significant correlation between association strength and apparent survival suggested that the fitness of surviving individuals was impacted by the additive mortality event. After this event, individuals responded to the loss of relatives in their social groups by associating with a greater number of other social groups, likely to maintain a functional group size that maximized their foraging success. However, these associations were loose; individuals did not reassociate in highly stable social groups, and their survival remained low years after the mortality event. These findings demonstrate how the disruption of social structure in killer whales may lead to prolonged negative effects of demographic stress beyond an additive mortality event. More importantly, this study shows that sociality has a key role in the resilience of populations to human-induced mortality; this has major implications for the conservation of highly social and long-lived species.

sociality | survival | social structure | anthropogenic disturbances | killer whales

Sociality, or group living, is widespread in mammals. To persist, this propensity to engage with conspecifics must enhance individual fitness (1–6). Group living may benefit individuals through food sharing, cooperative foraging, defense against predators, and caring for juveniles; thus sociality has an adaptive value, enhancing survival and other demographic parameters such as reproductive success (7–14).

Natural selection for group living should maximize individual fitness and result in an optimal group size which maximizes the net average energy gain per individual. Optimal group size can depend on the quality of the environment (resource availability, type of prey), on demographic parameters like the numbers of potential partners, or on the abundance of predators (1, 6, 8, 12, 15–17). In social mammals, sociality usually enhances the survival of group members (4, 6, 18–23), and individuals try to maintain the optimal size of the group (8, 16, 17). However, anthropogenic activities can dramatically alter the social organization of group-living species and thus counterbalance the benefits of group living; this might affect the fitness of individuals (24–26). The loss of individuals within groups caused by hunting or harvesting can indirectly affect the survival of remaining members (21, 26–29). For example, the poaching-related mortality of African elephants (*Loxodonta africana*), a highly social species with a matrilineal social system,

greatly disrupted association patterns, increasing calf mortality and male reproductive skew, ultimately leading to local population extinctions (24, 30).

In the marine environment, social species such as odontocetes (toothed whales) may experience additive mortality events caused by anthropogenic activities, primarily through harvesting or lethal interactions with fisheries. These interactions involve incidental bycatch or lethal responses from fishers when odontocetes directly remove and consume fish caught on fishing gear (31–36). Such behavior, known as depredation, may cause fishers to use firearms or explosives to repel odontocetes from fishing gear. This type of response has been primarily documented in poorly regulated legal fisheries and illegal unregulated unreported fisheries (37, 38), generating severe additive mortality of individuals within depredating populations (39, 40). While the effects of additive mortality events have been primarily examined with respect to the demography of odontocete populations, little is known about the consequences of these events for the social organization of individuals, or about how a disrupted social organization may further impact demography after these events.

These two questions were here investigated on the killer whales (*Orcinus orca*) of the Crozet Islands (South Indian Ocean; 46°S, 51°E), which have been monitored since the 1970s.

Significance

Sociality provides various demographic and ecological benefits to animals. However, social systems can be greatly disrupted if populations experience an additive mortality event. Here, we investigated how the social structure of a highly social species, the killer whale, was impacted by a human-induced mortality event (lethal interactions with illegal fisheries), and how these social impacts affected the survival of individuals. Using a unique long-term dataset, we showed that the loss of individuals in social groups resulted in weaker associations among surviving individuals, which may have modified their fitness during and after the additive mortality event. This study therefore highlights the importance of sociality in the resilience of populations to demographic stress and has major implications for the conservation of highly social species.

Author contributions: M.B. and C.G. designed research; M.B., M.A., C.B., and P.T. performed research; M.B., M.A., C.B., P.T., R.R.R., and A.J. contributed new reagents/analytic tools; M.B., M.A., C.B., P.T., R.R.R., and A.J. analyzed data; and M.B., M.A., C.B., P.T., R.R.R., A.J., and C.G. wrote the paper.

The authors declare no conflict of interest.

This article is a PNAS Direct Submission.

Published under the PNAS license.

Data deposition: The datasets analyzed in this study have been deposited in Figshare at <https://figshare.com/s/1147c49815b57963144>.

*To whom correspondence should be addressed. Email: marine.busson94@gmail.com.

This article contains supporting information online at www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1817174116/-DCSupplemental.

The killer whale is a highly social odontocete species, with individuals organized into stable social groups (41–43). This social system involves alloparental care and cultural inheritance of ecological knowledge, foraging preferences, and hunting strategies (42, 44–48). Killer whales often forage in groups, and in some populations, group size was shown to determine the success of prey capture and the size of the prey (11, 16, 49). The killer whale is also one of the species most involved in depredation interactions with fisheries worldwide (50). At the Crozet Islands, early studies initiated in the 1970s and 1980s showed that killer whales associated in stable social groups with limited dispersal from these units. The social groups' structure was assumed to be matrilineal based on long-term observations (42, 43). These studies described the social groups as composed of two to seven individuals, with a generalist diet including seals, birds, cetaceans, and fish, and using unique group hunting strategies such as intentional stranding, which was shown to be socially transmitted from old females to offspring (11, 42, 47, 49). Later, these killer whales were reported to depredate Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) from the local commercial longline fisheries that began in the mid-1990s, with a high level of interactions with fishing vessels ($42 \pm 14\%$ of longline sets on average) (37, 38, 51–53). From 1996 to 2002, the Crozet killer whale population experienced substantial additive mortality, with the death of individuals from multiple social groups, mainly caused by lethal responses from illegal fishing vessels that used firearms and explosives to deter killer whales during depredation interaction events (37–40, 54).

Leveraging a unique long-term photoidentification dataset, the present study elucidates the impact of additive mortality events on the social structure of a long-lived, highly social species using longitudinal individual life histories. Using social network analyses, we investigated association patterns among individuals over time to assess how a period of severe demographic stress impacted the survival and sociality of Crozet killer whales. Under the assumption of optimal group size, we hypothesized that the rapid loss of individuals due to lethal responses of illegal fishers decreased the survival of remaining individuals and forced these individuals to interact with other social groups. The acute fisheries-induced additive mortality that took place at the Crozet Islands provides an opportunity to test this hypothesis and to assess the importance of sociality on the survival of a highly social predator.

Methods

Photoidentification Data. Individual photoidentification data have been collected since 1964 from two zones: Possession Island (46°24'S, 51°46'E) in the Crozet Archipelago and aboard longliners operating in the Crozet Exclusive Economic Zone (55). Photographs were checked for quality, georeferenced, and archived with an observation number. An observation corresponded to a period of continuous presence of killer whales in the same area paired with photoidentification effort, which ended either because the whales left or because photoidentification was stopped (e.g., due to bad weather). Individual killer whales were identified from unique fin shapes, saddle patches, and the presence of any natural marks (56). Photographs were assigned a quality index (Q) ranging from 0 (low) to 2 (high) based on distance, focus, lighting, and angle criteria. Individuals were assigned a distinctiveness index (M), ranging from 0 (not distinctive) to 2 (highly distinctive), depending on the number and the size of marks. Only photographs with $Q \geq 1$ and $M \geq 1$ were used to avoid bias due to uncertain identifications (40, 51). However, for each observation, the total number of photographs taken was used as an index of the photographic effort, which may influence the proportion of individuals identified out of all individuals present during that observation. Individuals photographed only once during the study were excluded. The number of usable individual identifications varied between years, primarily because the photographic effort was opportunistic. As a result, years with negligible photographic effort (<10 photographs, i.e., all years before 1987, and years 1991, 1992, and 1995) were excluded. In total, 6,087 observations between 1987 and 2014 were analyzed.

Social Analyses. To investigate social relationships among individuals, we used the half weight index (HWI), which is buffered against bias caused by undetected individuals during an observation period (57–59). The HWI quantifies the association frequency between a pair of individuals and ranges from 0 (never together) to 1 (always together). Two individuals were considered associated when they were identified in the same observation. Permutation tests (with 20,000 permutations of group membership within sampling periods) were used to assess the statistical significance of association (random, preferred, or avoided) (58). This procedure was repeated thrice to ensure the stability of the P value. When the SD of the observed HWI was significantly higher than that of the permutation HWI, associations were preferred (58). The mean HWI (the sum of the HWI of an individual divided by the number of individuals it had associated with) and the mean sum of the associations (equivalent to an index of gregariousness) were calculated for each individual over the study period (1987–2014; 221 identified killer whales) and for three subperiods depending on periods of presence of illegal vessels fishing Patagonian toothfish in Crozet. These subperiods are: (i) preillegal fishing (1987–94; 71 identified killer whales); (ii) illegal fishing (1996–2002; 57 identified killer whales); and (iii) postillegal fishing (2002–14; 147 identified killer whales). Social analyses were performed using the software SOCPROG 2.7 (60).

Generalized additive mixed models (GAMM) were used to investigate changes in the mean HWI over the study period with a beta likelihood, which is adapted for continuous variables bounded between 0 and 1 (61). Photographic effort was included in all models with an interaction with the year (62). Year was added as a fixed variable to test for difference over time, and individual identity was included as a random variable. Periods (preillegal fishing, illegal fishing, and postillegal fishing) were also added as a fixed variable. GAMMs were fitted with package mgcv version 1.8–22 in the software R 3.4.2 (63, 64). The best model was then determined by Akaike Information Criterion (65).

Demographic Analyses. To investigate the effects of social relationships, social group composition, and size on survival probability we used capture–mark–recapture (CMR) models. Apparent survival rates (i.e., the complement of mortality and emigration out of the study area) and recapture probabilities of marked individuals over the whole study period (1987–2014) were estimated using the Cormack–Jolly–Seber model (CJS) (66). Sampling occasions were defined as years ($n = 25$) and an individual was considered captured in a sampling occasion if it was photoidentified during at least one observation conducted in the corresponding year. The CMR dataset included 221 individuals. The CJS model $\Phi(t)p(t)$ is a time-dependent one, where the survival probability (Φ) and the recapture probability (p) vary over time. The underlying assumptions of the CJS model are (67, 68): (i) recapture probability (p) is the same for each individual at occasion t ; (ii) survival probability (Φ) is identical for all of the marked individuals between occasion t and $t + 1$; (iii) individual markings do not change and are not overlooked; (iv) observations (capture occasions) are short compared with the time interval between successive observations (capture occasions); (v) emigration is permanent; and (vi) individuals are independent regarding survival and capturability.

Accurate inferences from the CJS model require that these underlying assumptions hold. Assumptions (iii) and (iv) were considered validated because of the photoidentification protocol. Temporary emigration is documented in the Crozet population, but these events are believed to be short compared with the intervals between capture occasions. Furthermore, only six individuals have been sighted in another population and resighted in the Crozet population, representing 2.7% of the total population studied. Therefore, assumption (v) was considered validated and analyses were not considered biased by temporary emigration (69). Goodness-of-fit tests were used to check assumptions (i) and (ii). These tests were performed on the CJS model $\Phi(t)p(t)$ with the program U-CARE 2.3.4 (70) and did not reveal transience effects (Test 3.SR: $\chi^2 = 13.72$, $df = 16$, $P = 0.620$), indicating that assumption (ii) was fulfilled. Goodness-of-fit tests, however, revealed a trap-dependence effect (Test 2.CT: $\chi^2 = 44.09$, $df = 18$, $P < 0.001$), suggesting violation of assumption (i): animals were more likely to be resighted if they have already been sighted once. This “trap happiness” was accounted for in our starting model by differentiating the recapture probabilities of individuals captured at time $t - 1$ from those not captured at time $t - 1$.

Since killer whales live in social groups and form clusters, individuals cannot be assumed independent, and assumption (vi) was potentially violated. To model this dependence within social groups, we investigated the dependence of fate (apparent survival and recapture probabilities) between members of social groups using social groups as a random effect (71). To quantify between-social groups variation in survival or recapture probabilities, we considered the following model: $\text{logit}(\theta_i) = \beta_0 + a_j$, where β_0 is the

Table 1. Social parameters of the Crozet Islands killer whale population before, during, and after illegal fishing

Period	HWI	Sum of the associations
Preillegal fishing (1987–94)	0.10 ± 0.05	7.80 ± 3.46
Illegal fishing (1996–2002)	0.05 ± 0.03	4.14 ± 1.88
Postillegal fishing (2003–14)	0.04 ± 0.02	7.54 ± 3.21

Values are mean ± SD

mean survival or recapture probability on the logit scale and the α_5 are independent and identically distributed as a univariate normal distribution $\mathcal{N}(0, \sigma^2)$, where σ^2 is the variance of the social group random effect.

Because capture probability may be effort dependent, we added annual photographic effort as a time-varying covariate on capture probability. We tested for the effects of association frequency between pairs of individuals (HWI) and social group size on apparent survival. For the effect of HWI, we built a model where survival Φ between 1987 and 2014 was modeled as a function of HWI using a logit link function: $\text{logit}(\phi_{ij}) = \beta_0 + \beta_1 \times \text{HWI}$, where β_0 is an intercept, β_1 is a slope, and HWI is the HWI for individual i calculated between 1987 and 2014. When $\beta_1 < 0$ or $\beta_1 > 0$, the covariate HWI has a negative or positive effect, respectively, on survival probability. For the effect of social group size, we built a model where social group size was included as a group effect since social group size was an integer variable ranging from 1 to 9. The inclusion of fixed (observation effort, HWI, and social group size) and random effects (time and group ID) was assessed using a Bayesian model selection approach and the widely applicable information criterion (WAIC). All models (see complete model list in Table 2) were fitted with Jags version 4–8 and package rjags (jags code in *SI Appendix*, ref. 72). We used weakly informative priors: normal priors centered on zero with scale set to 1.5 for intercept parameters and scale set to 0.5 for slope parameters. Half-normal priors with scale set to 0.5 were used for SD parameters. Three chains were run with a warmup of 10,000 iterations, followed by another 10,000 iterations (with a thinning factor of 10). Parameter convergence was assessed with Gelman–Rubin \hat{r} statistics. Posterior inferences were based on the pooled sample of 3,000 values (1,000 per chain).

Data Availability. The datasets analyzed in this study are available in Figshare at <https://figshare.com/works/11470498/15b57963144>.

Results

Social Analyses. Permutation tests indicated that associations between individuals were not random ($P < 0.0001$). The generalized additive mixed model including the period dummy variable (three levels: preillegal fishing, illegal fishing, and postillegal fishing) had a lower AIC (AIC = $-3,432.84$) than the model including the year (AIC = $-3,427.16$). Both the mean HWI and the mean sum of associations decreased from the preillegal fishing period (0.10 ± 0.05 and 7.80 ± 3.46 , respectively) to the illegal fishing period (0.05 ± 0.03 and 4.14 ± 1.88 respectively; Table 1).

While the mean HWI decreased further during the postillegal fishing period (0.04 ± 0.02), the mean sum of associations during the postillegal fishing period (7.54 ± 3.21) returned to values close to the preillegal fishing period level (7.80 ± 3.46).

Demographic Analyses. Recapture probability was time dependent, and trap dependence was best modeled as an additive effect (Table 2). There was no effect of photographic effort on recapture probability (Table 2). Survival declined from 0.959 ± 0.032 during the preillegal fishing period down to 0.868 ± 0.034 during the illegal fishing period. This corresponded to a threefold increase in mortality rate (from 0.041 to 0.132). Since the killer whale population during the preillegal fishing period was estimated at 98 individuals (95% confidence interval: 70–156; 39), this corresponded to the disappearance of 61 (44–98) killer whales during the period of illegal fishing. Survival probability was positively related to HWI (Fig. 1 and Table 2). Social group size positively affected survival (standardized effect size: 0.29 [0.11–0.48]), but variation in survival was best explained by HWI (standardized effect size: 0.65 [0.44–0.85]; Table 2). Model with a social group random effect on survival was not supported by WAIC: survival probabilities of individuals associated in social groups could be assumed independent once the effect of HWI was considered. For recapture, there was high heterogeneity in recapture rates between social groups (estimated group-level SD: 1.26 [0.92–1.68]).

Discussion

This study shows the significant consequences of an additive mortality event on the social structure of a highly social species. The rapid loss of individuals across multiple social groups resulted in a lower survival of the remaining individuals paired with a disruption of the existing social organization. Together, these findings demonstrated the important link between demographic parameters and sociality, and how the disruption of social systems may lead to prolonged negative effects for years after a period of demographic stress.

The additive mortality generated through lethal responses during interactions of killer whales with illegal fishing vessels in Crozet waters resulted in the decrease of two key sociality parameters in killer whales. After this additive mortality event, the surviving individuals had a low HWI (an index of associations among individuals), but a high sum of associations (an index of gregariousness). These results suggest that the surviving Crozet killer whales may have increased their number of associations with other individuals opportunistically (i.e., through weaker bonds) in response to losing individuals from their social groups. For example, before illegal fishing took place, the C001 social

Table 2. Model selection for the survival and recapture of Crozet killer whales using data between 1987 and 2014

Model	Survival	Recapture	k (SE)	WAIC (SE)	Slope (SE)
M0	I	t * m	59.8 (2.8)	1,449.8 (46.4)	
M1	I	t + m	48.9 (2.7)	1,437.4 (47.6)	
M2	I	effort + m	20.7 (1.0)	1,852.9 (45.2)	
M3	HWI	t + m	45.4 (2.7)	1,370.2 (46.7)	+0.774 (0.100)
M4	Size	t + m	46.4 (2.7)	1,393.3 (46.6)	
M5	r(socialgroup)	t + m	57.8 (3.0)	1,377.2 (47.6)	
M6	HWI + r(socialgroup)	t + m	53.0 (2.8)	1,340.6 (46.8)	+0.925 (0.133)
M7	size + r(socialgroup)	t + m	55.5 (2.9)	1,362.0 (47.1)	
M8	I	t + m + r(socialgroup)	94.9 (4.3)	1,314.1 (45.2)	
M9	HWI	t + m + r(socialgroup)	81.8 (3.9)	1,261.8 (45.3)	+0.731 (0.100)
M10	HWI + size	t + m + r(socialgroup)	80.0 (3.8)	1,252.7 (45.2)	+0.645 (0.103)

Fixed effects considered were: i, constant parameter; t, time effect; m, trap-dependence effect; HWI, association index effect; size, social group size effect. r(socialgroup) represents the social group random effect; k is the estimated number of parameters in the model; + is an additive effect; * is an interaction effect.

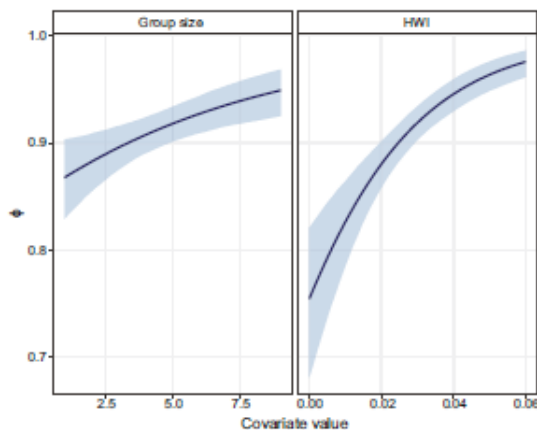


Fig. 1. Relationship between apparent survival probability (ϕ) of Crozet killer whales and group size or the HWI over 25 y. The light blue area represents the 95% confidence interval.

group was composed of five individuals, including four females and one male (Fig. 2). One of the oldest females (C003) of the group died in 1998 during the illegal fishing period. This event was followed by remaining individuals creating new, but weak, bonds with individuals from other social groups. Toward the end of the illegal fishing period in 2000, male C001 and female C005 died. In 2010, C002, the second oldest female of the initial unit C001, died too, leaving C004 as the only individual remaining in that unit. In recent years, C004 associated with others new individuals, through strong bonds with C006 and weak bonds with C189 and C190 (Fig. 2).

This behavioral response of increased interactions with out-group individuals, which was reported in other social mammals such as baboons (*Papio hamadryas ursinus*) (73), may be explained by in-group individuals trying to maintain a functional group size. As reported in many social predators, group size is a critical driver

of foraging success, net energetic gain, and therefore survival. In group-foraging African wild dogs (*Lycaon pictus*), increased group size increased both prey size and the success of prey capture attempts (74). False killer whales (*Pseudorca crassidens*) are social animals whose cooperative hunting techniques may fail to sustain a high enough foraging success following a social disruption such as an additive mortality event (75, 76). Cooperative hunting techniques are also found in killer whales, which often forage in groups using various techniques including coordinated attacks (9, 11, 16, 49, 77–79). Group foraging is common among the Crozet killer whales, whose diet includes large prey such as southern elephant seals (*Mirounga leonina*) and baleen whales (42, 43).

However, in the present study, group size was not the primary determinant of adult killer whale survival. Models indicated that the strength of associations was a better predictor of survival, suggesting a major influence of other sociality factors. Among these, alloparental care is assumed to play an important role in the survival of juveniles. In group-living mammals like meerkats (*Sauroscaptes strobilata*), the growth of pups is positively correlated to the number of carers per pup, demonstrating the importance of a sufficient group size (22). In sperm whales (*Physeter macrocephalus*), sociality was shown to be primarily driven and maintained by kinship selection and the alloparental care function provided by closely related adult females to calves within matrilineal females/immatures social units (80, 81). The likely alteration of this female sociality caused by the rapid loss of individuals was proposed as one of the factors potentially contributing further to the decline of some populations (80, 82, 83). Female killer whales are also known to take care of their kin, protect them during attacks, transmit ecological knowledge like hunting techniques, and share prey with them (9, 47, 84–87). These factors may have driven the remaining Crozet killer whales to try to restore an efficient group size.

While individuals may have increased their interactions with individuals from other groups to overcome reduced group size, these interactions were loose and individuals in the social groups most impacted by illegal fishing did not reassociate in stable groups. The positive correlation between HWI and survival suggests that the inability of these individuals to rebuild long-term high association levels with others after the additive mortality event decreased their survival, likely through a decrease in their foraging

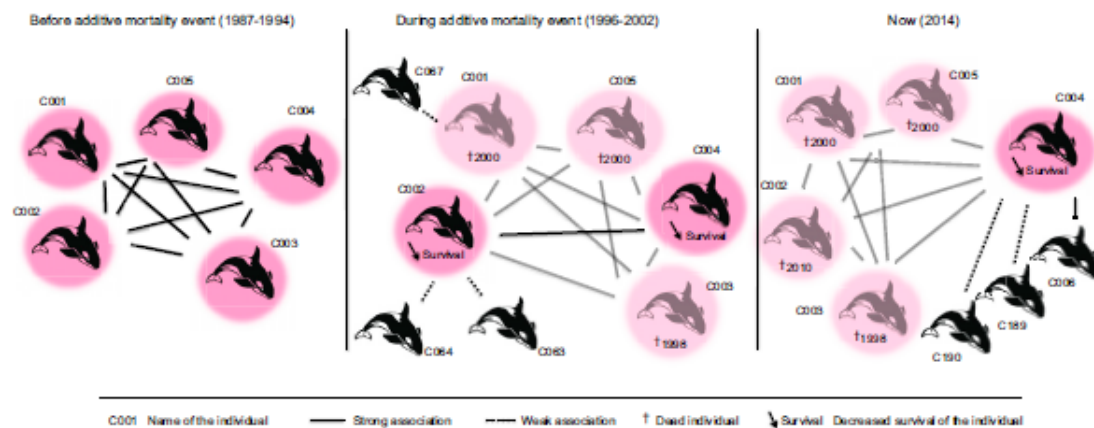


Fig. 2. Graphical summary of the findings: consequences of an additive mortality event on the social structure and survival of killer whales (example of the C001 social unit). Individuals are named with the code "C00X". The social unit is represented with pink color; full lines represent strong associations, whereas dashed lines represent weak associations. Dead individuals are represented in faded color with a cross and the year of their death. An arrow labeled with "Survival" next to an individual indicates a decrease in the survival of that individual.

success. We speculate that the surviving individuals did not reassociate in stable groups for two reasons. First, reassociating with other social groups may disrupt an already-optimal group size and increase costs such as intraspecific competition (8, 17) or disease transmission (88). Second, in a kin-based social system such as a matrilineal system, kin selection—which implies enhancing fitness of relatives (5)—may prevent new individuals from permanently joining other groups with which they share low relatedness. Such kin selection processes were reported in killer whales and translated into group-specific dialects and apprenticeship or prey sharing behaviors directed toward relatives only (45, 49, 88–94).

Consequently, the decreased survival of lone individuals, or those in reduced groups, that were unable to reassociate in stable groups, may have contributed to the low overall adult apparent survival of the Crozet population after illegal fishing (40). Survival may have been further decreased by the loss of individuals with key roles in the demographic performance and functionality of groups (28, 29). For instance, in matrilineal social systems of African elephants, the leadership and ecological knowledge of matriarchs influences the survival of other group members (24, 28, 30). In killer whales, leadership by postreproductive females was found to positively affect the fitness of kin, probably through the transfer of ecological knowledge, and this effect was especially prominent during periods of food shortage (44, 46). The age of most female killer whales that died during the period of illegal fishing at Crozet and the role of these females in groups are not known. However, with a 60% decline in killer whale abundance from 1988 to 2000 (39), it is likely that some groups did lose key individuals, further decreasing the fitness of surviving individuals

in the Crozet population. Additionally, factors such as age, sex, body size, dominance, or presence/absence of close kin may also have played a role in the variation in HWI and survival during the study period. However, we did not have sufficient information on these factors to allow their inclusion in the analyses.

In summary, this study (i) highlighted the critical role of social structure in the response of highly social species to additional mortality events; and (ii) stressed the importance of stable associations and group size in social animals. The disruption of the latter two features directly affected the survival of individuals, likely through a decrease of foraging success. Together, these results have major conservation implications as they indicate that the recovery of small populations of highly social species is conditioned on both the severity of an additive mortality event and the extent to which social units are disrupted.

ACKNOWLEDGMENTS. We thank the fieldworkers of Possession Island, the fishery observers, and crews of fishing vessels for their help in collecting photo-ID data. We are also grateful to the fishery observers who collected sighting data from fishing vessels and to the Museum National d'Histoire Naturelle (Prof. Guy Duhamel, Nicolas Gasco, and Charlotte Chazeau) for facilitating access to these data. This work was conducted as part of the 109 program (Principal Investigator, Henri Weimerskirch) with the Institut Polaire Français. Funding and logistic support were provided by the Terres Australes et Antarctiques Françaises, the Réserve Naturelle des Terres Australes, and the Reunion Island Fisheries Companies as part of the ORCADEPRED research program. R.R.R. and C.G. are supported by the International Whaling Commission's Southern Ocean Research Partnership (Agence Nationale de la Recherche, Fondation d'Entreprise des Mers Australes, Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture). P.T. is supported by the Australian Research Council (Linkage Project 160100329).

- Alexander RD (1974) The evolution of social behavior. *Annu Rev Ecol Syst* 5:325–388.
- Axelrod R, Hamilton WD (1981) The evolution of cooperation. *Science* 211:1390–1396.
- Choe JC, Crespi BJ (1997) *The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids* (Cambridge Univ Press, Cambridge, UK).
- Ellis S, et al. (2017) Mortality risk and social network position in resident killer whales: Sex differences and the importance of resource abundance. *Proc R Soc B* 284: 20171313.
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I. *J Theor Biol* 7:17–52.
- Silk JB (2007) The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 362:539–559.
- Albert SC (2019) Social influences on survival and reproduction: Insights from a long-term study of wild baboons. *J Anim Ecol* 88:47–66.
- Brown JL (1982) Optimal group size in territorial animals. *J Theor Biol* 95:79–810.
- Ford JK, Ellis GM (2005) Selective foraging by fish-eating killer whales *Orcinus orca* in British Columbia. *Mar Ecol Prog Ser* 316:185–199.
- Guimarães PR, Jr, et al. (2007) Vulnerability of a killer whale social network to disease outbreaks. *Phys Rev E Stat Nonlin Soft Matter Phys* 76:042901.
- Guinet C, Barrett-Lennard LG, Loner B (2000) Co-ordinated attack behavior and prey sharing by killer whales at Crozet Archipelago: Strategies for feeding on negatively-buoyant prey. *Mar Mammal Sci* 16:829–834.
- Macdonald DW (1983) The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301:379–384.
- Terhune JM, Brillant SW (1996) Harbour seal vigilance decreases over time since haul out. *Anim Behav* 51:757–768.
- Wilkinson GS (1990) Food sharing in vampire bats. *Sci Am* 262:76–83.
- Archetti M (2009) The volunteer's dilemma and the optimal size of a social group. *J Theor Biol* 261:475–480.
- Baird RW, Dill LM (1996) Ecological and social determinants of group size in transient killer whales. *Behav Ecol* 7:408–416.
- Caraco T, Wolf LL (1975) Ecological determinants of group sizes of foraging lions. *Am Nat* 109:348–352.
- Cohen S (2004) Social relationships and health. *Am Psychol* 59:676–684.
- Durant SM, Kelly M, Caro TM (2004) Factors affecting life and death in Serengeti cheetahs: Environment, age, and sociality. *Behav Ecol* 15:11–22.
- House JS, Landis KR, Umberson D (1988) Social relationships and health. *Science* 241: 540–545.
- Nuñez CM, Adelman JS, Rubenstein DI (2014) Sociality increases juvenile survival after a catastrophic event in the feral horse (*Equus caballus*). *Behav Ecol* 26:138–147.
- Russell AF, et al. (2002) Factors affecting pup growth and survival in co-operatively breeding meerkats *Suricata suricatta*. *J Anim Ecol* 71:700–709.
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J (2008) Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science* 302:1231–1234.
- Archie EA, Chiyo PJ (2012) Elephant behaviour and conservation: Social relationships, the effects of poaching, and genetic tools for management. *Mol Ecol* 21:765–778.
- Jackson JB, et al. (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629–637.
- Lemieux AM, Clarke RV (2009) The international ban on ivory sales and its effects on elephant poaching in Africa. *Br J Criminol* 49:451–471.
- Poole JH, Thomsen JB (1989) Elephant are not beetles: Implications of the ivory trade for the survival of the African elephant. *Oryx* 23:188–198.
- McComb K, Moss C, Durant SM, Baker L, Sayialeli S (2001) Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science* 292:491–494.
- Williams R, Lusseau D (2005) A killer whale social network is vulnerable to targeted removals. *Biol Lett* 2:497–500.
- Wittemyer G, Douglas-Hamilton I, Getz WM (2005) The socioecology of elephants: Analysis of the processes creating multitiered social structures. *Anim Behav* 69:1357–1371.
- Azevedo AF, et al. (2017) The first confirmed decline of a delphinid population from Brazilian waters: 2000–2015 abundance of *Sotalia guianensis* in Guanabara Bay, southeastern Brazil. *Ecol Indic* 79:1–10.
- Avila JC, Kaschner K, Dormann CF (2018) Current global risks to marine mammals: Taking stock of the threats. *Biol Conserv* 221:44–58.
- Dans SI, Koen Alonso M, Pedraza SN, Crespo EA (2008) Incidental catch of dolphins in trawling fisheries off Patagonia, Argentina: Can populations persist? *Ecol Appl* 18:754–762.
- Fraker MA (2013) Killer whale (*Orcinus orca*) deaths in Prince William Sound, Alaska, 1985–1990. *Hum Ecol Risk Assess* 19:28–52.
- Lewisohn RL, Crowder LB, Read AJ, Freeman SA (2004) Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends Ecol Evol* 19:598–604.
- Moore JE, et al. (2009) A review of marine mammal, sea turtle and seabird bycatch in USA fisheries and the role of policy in shaping management. *Mar Policy* 33:435–451.
- Roche C, Guinet C, Gasco N, Duhamel G (2007) Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen exclusive economic zones: An assessment of depredation levels. *CCAMLR Sci* 14:67–82.
- Tixier P, et al. (2010) Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet Islands exclusive economic zone: An assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. *CCAMLR Sci* 17:179–195.
- Poncelet E, Barbraud C, Guinet C (2010) Population dynamics of killer whales (*Orcinus orca*) in the Crozet Archipelago, southern Indian ocean: A mark-recapture study from 1977 to 2002. *J Cetacean Res Manage* 11:41–48.
- Tixier P, et al. (2017) Demographic consequences of fisheries interaction within a killer whale (*Orcinus orca*) population. *Mar Biol* 164:170.
- Bigg MA, Oleskiuk PF, Ellis GM, Ford JB, Balcomb KC (1990) Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington state. *Rep Int Whaling Comm* 12:383–405.
- Guinet C (1991) L'orque (*Orcinus orca*) autour de l'Archipel Crozet comparaison avec d'autres localités. *Rev Ecol* 46:321–337.
- Tixier P (2012) Déprédation par les orques (*Orcinus orca*) et les cachalots (*Physeter macrocephalus*) sur les palangriers à la ligne australe dans la ZEE de l'Archipel de Crozet. PhD thesis (Aix-Marseille).
- Brent LJN, et al. (2015) Ecological knowledge, leadership, and the evolution of menopause in killer whales. *Curr Biol* 25:746–750.
- Ford JK (1991) Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Can J Zool* 69:1484–1488.

46. Foster EA, et al. (2012) Adaptive prolonged postreproductive life span in killer whales. *Science* 337:1313.
47. Guinet C, Bouvier J (1995) Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale (*Orcinus orca*) calves at Crozet Archipelago. *Can J Zool* 73:27–33.
48. Rendell L, Whitehead H (2001) Culture in whales and dolphins. *Behav Brain Sci* 24: 309–324, discussion 324–382.
49. Guinet C (1992) Comportement de chasse des orques (*Orcinus orca*) autour des îles Crozet. *Can J Zool* 70:1656–1667.
50. Hamer DJ, Childhouse SJ, Gales NJ (2012) Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: A review of available literature and of potential solutions. *Mar Mammal Sci* 28:346–374.
51. Tkler P, Gasco N, Duhamel G, Guinet C (2016) Depredation of Patagonian toothfish (*Disostichus eleginoides*) by two sympatrically occurring killer whale (*Orcinus orca*) ecotypes: Insights on the behavior of the rarely observed type D killer whales. *Mar Mammal Sci* 32:988–1003.
52. Guinet C, Tkler P, Gasco N, Duhamel G (2014) Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. *ICES J Mar Sci* 72:1587–1597.
53. Tkler P, et al. (2015) Importance of toothfish in the diet of generalist subantarctic killer whales: Implications for fisheries interactions. *Mar Ecol Prog Ser* 612:197–210.
54. Tkler P, Authier M, Gasco N, Guinet C (2015) Influence of artificial food provisioning from fisheries on killer whale reproductive output. *Anim Conserv* 18:207–218.
55. Tkler P, Gasco N, Guinet C (2014) Killer whales of the Crozet Islands: Photoidentification catalogue 2014. (Centre d'Etudes Biologiques de Chizé-CNRS, Villiers en Bois).
56. Bigg MA (1987) *Killer Whales: A Study of Their Identification, Genealogy, and Natural History in British Columbia and Washington State* (Phantom, Nanaimo, BC).
57. Calms SJ, Schwager SJ (1987) A comparison of association indices. *Anim Behav* 35: 1454–1469.
58. Whitehead H (2008) *Analyzing Animal Societies: Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis* (Univ Chicago Press, Chicago, IL).
59. Whitehead H (1997) Analysing animal social structure. *Anim Behav* 53:1053–1067.
60. Whitehead H (2009) SOCPROG programs: Analysing animal social structures. *Behav Ecol Sociobiol* 63:765–778.
61. Oriáñ-Neto F, Zeileis A (2009) Beta regression in R. Available at <http://pub.wu.ac.at/726/>. Accessed March 6, 2017.
62. Beazzi G, Agazzi S, Bonizzoni S, Costa M, Azzellino A (2008) Dolphins in a bottle: Abundance, residency patterns and conservation of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the semi-closed eutrophic Amvrakikos Gulf, Greece. *Aquat Conserv* 18: 130–146.
63. Team RC (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing (R Foundation for Statistical Computing, Vienna), Version 3.4.2. Released September 28, 2017.
64. Wood S, Wood MS (2019) Package 'mgcv': R package version 1.29. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/mgcv.pdf>. Accessed October 9, 2018.
65. Hurvich CM, Tsai CL (1989) Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76:297–307.
66. Lebreton J-D, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecol Monogr* 62:67–118.
67. Pollock KH, Nichols JD, Brownie C, Hines JE (1990) Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildl Monogr*, 3–97.
68. Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ (2002) *Analysis and Management of Animal Populations* (Academic Press, San Diego, CA).
69. Burnham KP (1993) A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. *Marked Individuals in the Study of Bird Population*, pp 199–213.
70. Choquet R, Lebreton JD, Gimenez O, Reboulet A-M, Pradel R (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-Recapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
71. Choquet R, et al. (2013) Estimating demographic parameters from capture-Recapture data with dependence among individuals within clusters. *Methods Ecol Evol* 4:474–482.
72. Plummer M (2018) *rjags: Bayesian Graphical Models using MCMC.R package version 4-8*. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/rjags/rjags.pdf>. Accessed February 18, 2019.
73. Engh AL, et al. (2009) Behavioural and hormonal responses to predation in female chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Proc Biol Sci* 273:707–712.
74. Creel S, Creel NM (1995) Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycyon pictus*. *Anim Behav* 50:1325–1339.
75. Baird RW, et al. (2008) False killer whales (*Pseudorca cozzidensis*) around the main Hawaiian Islands: Long-term site fidelity, inter-island movements, and association patterns. *Mar Mammal Sci* 21:603–612.
76. Porter JW (1977) *Pseudorca* stranding. *Oceans* 10:8–16.
77. Ford JK, et al. (2005) Killer whale attacks on minke whales: Prey capture and anti-predator tactics. *Mar Mammal Sci* 21:603–618.
78. Hoelzel AR (1991) Killer whale predation on marine mammals at Punta Norte, Argentina: Food sharing, provisioning and foraging strategy. *Behav Ecol Sociobiol* 29:197–204.
79. Sim Ø T, Ugarte F (1993) Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway. *Can J Zool* 71:1494–1499.
80. Konrad CM, Gero S, Frazer T, Whitehead H (2018) Kinship influences sperm whale social organization within, but generally not among, social units. *R Soc Open Sci* 5:180914.
81. Gero S, Gordon J, Whitehead H (2013) Calves as social hubs: Dynamics of the social network within sperm whale units. *Proc Biol Sci* 280:20131113.
82. Gero S, Whitehead H (2019) Critical decline of the Eastern Caribbean sperm whale population. *PLoS One* 14:e0162019.
83. Whitehead H, et al. (2012) Multilevel societies of female sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Atlantic and Pacific: Why are they so different? *Int J Primatol* 33:1142–1164.
84. Baird RW, Whitehead H (2000) Social organization of mammal-eating killer whales: Group stability and dispersal patterns. *Can J Zool* 78:2096–2105.
85. McAuliffe K, Whitehead H (2005) Eusociality, menopause and information in matrilineal whales. *Trends Ecol Evol* 20:650.
86. Ward EJ, Parsons K, Holmes EE, Balcomb KC, 3rd, Ford JK (2009) The role of menopause and reproductive senescence in a long-lived social mammal. *Front Zool* 6:4.
87. Wright BM, Stredulinsky BH, Ellis GM, Ford JK (2016) Kin-directed food sharing promotes lifetime natal philopatry of both sexes in a population of fish-eating killer whales, *Orcinus orca*. *Anim Behav* 115:81–95.
88. Wald BR, Dachevsky B, Byers C, Guerra N, Taylor F (1988) Frequency and severity of infections in day care. *J Pediatr* 112:540–546.
89. Ford JK (1989) Acoustic behaviour of resident killer whales (*Orcinus orca*) off Vancouver Island, British Columbia. *Can J Zool* 67:727–745.
90. Ford JK, Fisher HD (1983) Group-specific dialects of killer whales (*Orcinus orca*) in British Columbia. *Commun Behav Whales* 76:129–161.
91. Hoelzel AR, Osborne RW (1986) Killer whale call characteristics: Implications for cooperative foraging strategies. *Behavioral Biology of Killer Whales*, eds Kirkeveld BC, Lockhard JS (Alan R. Lis, New York, NY), pp 373–403.
92. Weiss BM, Ladich F, Spong P, Symonds H (2006) Vocal behavior of resident killer whale matrilines with newborn calves: The role of family signatures. *J Acoust Soc Am* 119:627–635.
93. Relsinger RR, Hoelzel AR, de Bruyn PJ (2017) Kinship and association in a highly social apex predator population, killer whales at Marion Island. *Behav Ecol* 28:750–759.
94. Yurk H, Barrett-Lennard L, Ford JB, Matkin CO (2002) Cultural transmission within maternal lineages: Vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Anim Behav* 63:1103–1119.

Annexe 10 : Collet et al. (2017)

This authors' personal copy may not be publicly or systematically copied or distributed, or posted on the Open Web, except with written permission of the copyright holder(s). It may be distributed to interested individuals on request.

Vol. 605: 49–59, 2018 https://doi.org/10.3354/meps12757	MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES Mar Ecol Prog Ser	Published October 26
--	---	----------------------

Influence of depredating cetaceans on albatross attraction and attendance patterns at fishing boats

Julien Collet^{1,*}, Gaétan Richard^{1,2}, Anais Janc¹, Christophe Guinet¹,
Henri Weimerskirch¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé UMR 7273 CNRS – Université de la Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France

²Lab-STICC UMR 6285, ENSTA Bretagne, 2 rue François Verny, 29806 Brest Cedex 9, France

ABSTRACT: Human fisheries inadvertently attract and provide food for a range of wild organisms worldwide with important ecological consequences. Some animals directly feed on human catch ('depredators', e.g. killer whales), causing economical losses and calling for wildlife management. However the impact of depredation (and its potential management) on the behaviour of the other scavengers attracted to vessels (e.g. seabirds) is unknown. We examined how the fine-scale behavioural response of wandering albatrosses to a toothfish longline fleet was influenced by the presence of depredating killer and/or sperm whales. We hypothesized that the presence of depredating whales might facilitate detection of and/or access to food at fishing vessels for surface-feeding albatrosses. We used seabird GPS tracking together with a vessel monitoring system (GPS vessel tracking) coupled with systematic onboard records of depredator numbers during 3 fishing seasons. We found that when albatrosses 'encountered' vessels ($n = 254$), they had the same probability to start attending vessels whether or not cetaceans were present. However, once attracted, they attended the vessel longer when depredators were present. We conclude that birds are attracted to vessels independently of the presence of cetaceans, but that depredating whales probably facilitate access to food for surface-feeding birds such as the wandering albatross. Scavenging behaviour of seabirds does not appear to be strongly dependent on the presence of depredating cetaceans and is likely minimally affected by changes in cetacean behaviour. This type of data is rare and we discuss how these results for wandering albatrosses could be generalized for other seabird species.

KEY WORDS: Fisheries interactions · Seabird foraging · Depredation · Longliners · Trophic interactions · GPS tracking · Sub-Antarctic · Toothed whales

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

Human fishing activities are now important elements of marine ecosystem functioning (Gislason et al. 2000, Pikitch et al. 2004). They directly impact targeted species stocks (Pauly et al. 2002, 2005) and often have further indirect 'domino' effects on the food web (Votier et al. 2004, Ainley & Blight 2009, Smith et al. 2011) and/or direct impacts on non-targeted species through bycatch (Crowder & Mu-

rawski 1998, Lewison et al. 2004, Harrington et al. 2005). Fisheries also serve as a substantial source of food for a range of organisms that scavenge near fishing vessels (e.g. seabirds, marine mammals, benthic invertebrates; Garthe et al. 1996, Ramsay et al. 1997, Catchpole et al. 2006, Read 2008). The ecological impacts of fisheries on scavenging populations should be accounted for when making fisheries management decisions in a sustainable ecosystem-based context (Pikitch et al. 2004). In particular, some ani-

*Corresponding author: pro@colletj.fr

mal populations may be dependent upon fishing activities, and they could be severely impacted by changes in fishing practices (Furness et al. 2007, Bicknell et al. 2013, Heath et al. 2014).

Among these fisheries scavengers, some large sub-surface predators directly eat human captures before they are hauled onboard, a case termed 'depredation', and types of predators with this behaviour termed 'depredators'. Depredation, which is increasingly being reported worldwide, can have serious economic and ecological consequences (Gilman et al. 2008, Read 2008, Hamer et al. 2012). Additionally, some organisms, such as seabirds and benthic invertebrates, feed on discards, offal and baits or lost captures generated by fishing activities, with much lower direct economic consequences (Garthe et al. 1996, Ramsay et al. 1997, Catchpole et al. 2006). Among these, albatrosses and petrels are natural scavengers often attracted to fishing vessels. The conservation status of albatrosses and petrels today is of global concern (Croxall et al. 2012); the primary threat is often their incidental capture on longlines (Anderson et al. 2011, Croxall et al. 2012, Pardo et al. 2017). Ecological and/or socio-economic considerations call for management of these interactions between vessels and wildlife; however, little is known about the interactions between scavengers and depredators. If the presence of depredators influences the behaviour of scavengers like seabirds, measures aimed at reducing depredation may indirectly affect seabird populations.

Foraging associations between marine predators, including human fishermen, are frequent (Johannes 1981, Scott et al. 2012, Thiebot & Weimerskirch 2013) and often linked to facilitation of food access. Many seabirds, in particular, naturally rely on sub-surface predators to access their prey (Thiebot & Weimerskirch 2013), where they approach and follow cetaceans swimming at the surface (Ridoux 1987, Sakamoto et al. 2009, Tremblay et al. 2014). The presence of deep-living species of cephalopods in albatross diet has suggested that these birds occasionally feed on cetacean vomit (Clarke et al. 1981, Imber 1992, Croxall & Prince 1994). The depredation behaviour of cetaceans is being increasingly studied (Hamer et al. 2012, Guinet et al. 2015), but very little information is available on the importance of depredation to scavengers. Anecdotal observations onboard vessels suggest close associations between depredators and seabirds (Ashford et al. 1996, Tixier 2012). However we know of no studies that have attempted to quantify the influence of depredators on overall seabird behaviour at vessels.

Regardless of cetacean presence, the behaviour of seabirds interacting with vessels can be broken down into 2 (facultative) phases (Collet et al. 2015): a detection and approach phase followed by an 'attendance' phase. The detection/attraction of seabirds to vessels can happen from distances up to ca. 30 km, as estimated from bird flight directions biased towards vessels in several species of procellariiforms tracked by GPS (Collet et al. 2015, 2017a, Pirotta et al. 2018). In many cases however, individual birds within detection range of a vessel never approached vessels at closer distances and did not directly interact with them (Tew Kai et al. 2013, Bodey et al. 2014, Collet et al. 2017b). The probability of attraction once within detection range varies with different factors potentially affecting the detection probability (e.g. weather) and/or the bird's motivation to interact (e.g. Weimerskirch et al. 2000, Bodey et al. 2014, Collet et al. 2017b). The presence of depredating cetaceans may increase seabird motivation to approach vessels if they facilitate food access to birds. Moreover, their depredation activity and/or the seabird aggregations around depredators may further increase the probability for nearby seabirds to detect vessels.

Once birds have approached and are close to vessels ('attendance phase'), they can engage in feeding attempts. They also spend a lot of time simply sitting on the water close to vessels, resting or waiting for opportunities, with or without interaction with conspecifics and other species (e.g. Hudson & Furness 1989, Chérel et al. 1996). We will here refer to this complex mix of activities as 'attendance behaviour', i.e. behavioural patterns clearly influenced by vessel presence. Some individuals within detection range of vessels might be 'naturally foraging' independently of vessels (Torres et al. 2011, 2013, Collet et al. 2017a). However, observations from telemetry data have shown clear changes in movement patterns when seabirds are very close to vessels (Torres et al. 2011, Bodey et al. 2014, Collet et al. 2015). For instance, wandering albatrosses *Diomedea exulans* within 3 km of vessels have largely reduced apparent speeds compared to when they are further away from vessels, consistent with the above description of 'attendance behaviour' (Collet et al. 2015, 2017a). The presence of depredating cetaceans may affect how long birds keep attending the vessel. In addition, birds that appear to attend vessels may, in fact, at very fine spatial scales, be more attracted to cetacean depredators than to the vessel itself (G. Richard & A. Janc pers. obs.), and we predict that birds may be at slightly larger distances from vessels when depredators are present.

Here we examined the case of wandering albatrosses interacting with the longline fleet targeting Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* off Crozet and Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean. This fleet has been experiencing increasing depredation levels by killer whales *Orcinus orca* and sperm whales *Physeter macrocephalus* in the past decades (Roche et al. 2007, Tixier et al. 2010, Guinet et al. 2015). Fishermen, scientists and authorities are currently searching for management solutions (Guinet et al. 2015, Tixier et al. 2015, Janc et al. 2018). Several species of seabirds are also attracted to this fishery (Cherel et al. 1996, Weimerskirch et al. 2000, Delord et al. 2005). The fleet complies with mitigation measures introduced by the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR) in 1992 to reduce seabird bycatch (Delord et al. 2005), including nocturnal line setting. A previous study showed that attraction of breeding wandering albatrosses to this fleet reached its highest levels during hauling operations (Collet et al. 2017b). However, no discarding occurs during hauling, complying with mitigation measures which are enforced by onboard observers. Moreover, the lines are hauled in rapidly and their access is prevented by the use of tori lines deterring birds, so that few birds attempt to directly feed around hooks during hauling (Cherel et al. 1996). Therefore, only occasional drops of fish from the hooks or the vessel's deck are available to seabirds during hauling (G. Richard & A. Janc pers. obs.), and it is unlikely that enough food is provided for all the seabirds aggregated around the vessel. The frequent presence of depredating cetaceans during hauling may, however, facilitate access to food for seabirds and explain the strong attraction of wandering albatrosses to vessels during hauling operations.

Our objective in the present study was to determine how behavioural responses of wandering albatrosses to the toothfish longlining vessels around Crozet are impacted by the presence of depredating killer and sperm whales. To address this, we used GPS movement data collected on incubating birds during 3 consecutive breeding seasons. We intersected these tracks with Vessel Monitoring System (VMS; vessel GPS tracks) data combined with onboard cetacean census data performed each time a line was hauled. Specifically, we first tested whether birds flying within the detection range of vessels were more likely to be attracted when cetacean depredators were present (H1). Second, we tested whether bird attendance behaviour at vessels (time spent attending vessels, distance from vessels when attending) was affected by the presence and number of cetaceans (H2).

MATERIALS AND METHODS

Bird movement data

Fieldwork was carried out during the incubation period of wandering albatrosses (January to March) in 2011, 2012 and 2013 on Possession Island, Crozet Archipelago (46° S, 52° E). GPS devices (I-GotU mobile technology) encased in heat-shrinking tubing (final mass ~30 g, <0.5% of body mass) were attached to the back feathers using Tesa tape on breeding adults captured on the nest. Tags recorded foraging trips at a frequency of one location every 15 min. Birds were captured a second time to recover devices, generally after the bird had completed 1 trip, but several consecutive trips were recorded in some cases. Further details can be found in Collet et al. (2017b).

Here we restrict our analysis to the 117 trips from 100 different incubating adult birds that encountered fishing vessels (see below) during their foraging trip. Age and sex of all birds were known from the population long-term monitoring database (Weimerskirch et al. 2014, Collet et al. 2017b).

Longline vessel data

All data on fishing vessel movements and operations and on cetacean presence was provided by the Pecheker database hosted by the Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (Martin & Pruvost 2007). This database has records of all legal fishing operations within the Crozet and Kerguelen exclusive economic zones (EEZ). While illegal fishing can occur within these EEZ, it is rare and does not represent a significant proportion of albatross interactions with vessels (Weimerskirch et al. 2018). Incubating wandering albatrosses from Crozet forage from South Africa to Antarctica well beyond the limits of the EEZ (Weimerskirch et al. 2014). There they interact with vessels in various areas within the Indian Ocean (Weimerskirch et al. 2018), for which no vessel tracking data was available to us in the present study.

Each year, 7 demersal longline fishing vessels targeting mainly Patagonian toothfish are allowed to operate in the Kerguelen and Crozet EEZ (Pruvost et al. 2015). In January–March 2013, only 4 vessels operated in the EEZ, not all simultaneously, and each vessel operated for a reduced amount of time compared to other years. We treated this year separately from the other 2 years (2011 and 2012) in our models following observations that wandering albatrosses

spent less time attending vessels per encounter in 2013, and that in 2013, younger birds appeared to remain further from vessels than older birds when attending vessels (Collet et al. 2017b). All these vessels complied with the VMS, recording their GPS location every 1 hour. Moreover, the date, time and spatial coordinates of longlines at the beginning and the end of both setting and hauling operations were available. These were combined with VMS data to recreate fishing vessel tracks. During hauling operations within the Crozet EEZ, vessels cruised at $2.8 \pm 1.4 \text{ km h}^{-1}$. Longlines were $7.5 \pm 3.1 \text{ km}$ long, and hauling of a longline lasted $3.1 \pm 1.9 \text{ h}$, with sets of neighbouring lines often operated in blocks (Richard et al. 2018).

Vessels were not continuously fishing, but were sometimes travelling for extended periods in-between fishing events. Therefore, after inserting fishing event locations into VMS tracks, the sampling frequency appeared locally variable (once per hour when there was no fishing, more frequently if there were fishing events in-between VMS locations). To allow for a more accurate description of bird–boat distances, we linearly interpolated locations of longliners in between ‘real’ recorded locations, assuming straight line and constant speed, to obtain 1 location every 10 min. This allowed matching all bird GPS locations with a concurrent vessel location within a 5 min interval. Concurrent distances between bird and fishing vessel locations were then calculated for each bird GPS location. In previous studies of seabird interactions with fishing trawlers, it has been recommended to account for spatial inaccuracy in interpolated boat locations by creating circular ‘buffers of location’ of a radius size increasing with the time to the closest ‘real’ recorded location (Torres et al. 2011, 2013). This method is employed to avoid assumptions on the real path of trawlers which can be circuitous and backtracking between locations when the boat is operating. Here we did not use such a method, because we think longliners have a much more linear behaviour both when they operate at fine scale and when they move between line sets. Therefore, we believe that our linear interpolation is probably more accurate in this case than a circular buffer assumption. Analyses of interactions based on these interpolated vessel tracks are shown in the ‘Results’. See the Supplement at www.int-res.com/articles/supp/m605_p049_supp.pdf for a discussion on this choice of linear interpolation and a simplified analysis based on ‘real’ recorded vessel locations only, confirming that our conclusions are not a spurious effect of the error in interpolated vessel locations.

Cetacean data

Every time a longline was hauled, fisheries observers onboard each vessel recorded the presence or absence of (presumably depredating) killer and sperm whales, and, when present, their number and time of arrival relative to the beginning of hauling operations (minutes after the hauling started, 0 min if depredators were already present before hauling started). Cetacean presence was not assessed outside hauling events, and we treated these periods separately in the analyses. The presence and number of cetaceans were assessed from observations of fins and tails emerging from the surface (Tixier et al. 2010, Tixier 2012). Since all individuals do not necessarily surface simultaneously, observers were asked to provide estimates of the minimum and maximum group size of each cetacean species present. For our analyses we used the average of these 2 estimates.

Probability of albatross attraction to vessels (H1)

Wandering albatrosses can detect and be attracted to vessels from the studied fleet at up to 30 km (Collet et al. 2015). However it is only at much closer distances (3 km, see next section) that they show clear changes in behaviour (‘attendance’) consistent with albatrosses trying to obtain food from vessels (Collet et al. 2015). When albatrosses are between 3 km and 30 km from vessels, it is therefore challenging to know whether their behaviour is influenced by vessels or not.

Anytime an albatross entered the 30 km buffer around a vessel, we defined the whole period where it remained in this area as one ‘encounter’ (Collet et al. 2017b). When birds left the 30 km buffer for less than 1 h before re-entering it, we considered it as a single encounter (Collet et al. 2017b). This 1 h threshold is the minimum duration that ensures that at least 1 bird location is matched with a recorded, non-interpolated boat location at a distance $> 30 \text{ km}$. We thus recorded 469 ‘encounters’ of wandering albatrosses with toothfish longline vessels over the 3 studied seasons. In 44 % of encounters (including ca. 35 % of encounters that took place during hauling operations), birds were within 30 km but never sat on the water within 3 km of vessels (Collet et al. 2017b, see also Weimerskirch et al. 2018). In these cases, it is most likely that no direct interactions with boats occurred during the encounter, revealing variations in attraction and/or detection. Here we first tested whether part of this variation could be linked to the presence/absence of depredating cetaceans (H1).

For each encounter, we assessed whether or not there was at least one bird location classified as 'vessel attendance behaviour' (see next section). We could then examine whether the probability for birds to start attending vessels during an encounter increased with depredator presence. In a relatively large number of encounters of vessels by birds, we had no data on whale presence/absence. In most cases, this absence of data occurred when birds encountered boats outside of hauling operations and thus were more likely to indicate whale absence than presence. In some cases however, depredator presence/absence was not assessed during a hauling operation, mostly due to poor weather conditions and visibility (A. Janc & G. Richard pers. obs.). These encounters were not included in statistical models; however, we report on them in the 'Results' section as a potential source of noise in our analyses. We believe however this does not affect our conclusions.

Statistically, for each encounter we used the variable 'attendance or not' as a response in a binomial generalized linear mixed model (GLMM) with bird identity and trip number as random factors. Depredator presence/absence was included as an explanatory variable. We only accounted for depredator presence/absence at the beginning of the encounter, i.e. before the bird started attending the vessel or before it left detection range without attendance. In other words, if the bird started attending the vessel whilst no cetaceans were present, and depredators arrived later, i.e. while the bird was still attending the vessel, we considered this an encounter with no depredators. This allowed us to focus on the information available to the bird on depredator presence/absence when 'making the decision' to start attending the vessel or not.

Previous analyses revealed no influence of age, sex or year on this response (Collet et al. 2017b). We nevertheless included these covariates in the model and tested for the interaction between depredator presence and bird sex. Indeed, female wandering albatrosses are smaller than males, which could hypothetically affect their respective abilities to access food within seabird aggregations around boats (see Collet et al. 2017b). The time elapsed between the start of an encounter and the closest hauling operation was also included in the model, as birds were shown to be much more attracted during or soon before or after hauling operations (Collet et al. 2017b).

Attendance behaviour (H2)

Attendance behaviour was defined as birds displaying speeds $<10 \text{ km h}^{-1}$ within 3 km of a vessel.

These low speeds are consistent with birds sitting on the water for a large proportion of the 15 min interval between GPS locations, which is what is expected from onboard observations of surface-seizing albatrosses either waiting for opportunities or making feeding attempts (Cherel et al. 1996). At such low distances, it is unlikely that this behaviour is independent of vessel presence (i.e. simple 'overlap' sensu Torres et al. 2013); and indeed the proportion of bird GPS locations with apparent speeds $<10 \text{ km h}^{-1}$ dramatically increased within 3 km compared to when birds were further away from vessels (Collet et al. 2015; see also the Supplement).

When birds were not attending vessels (beyond 3 km and/or with speeds $>10 \text{ km h}^{-1}$) but within 30 km of a vessel and thus potentially detecting it, it could not be reliably determined whether their behaviour was linked to vessel presence and/or whether it represented independent foraging or resting (Collet et al. 2015, 2017a,b). Encounters (see previous subsection) containing attendance behaviour lasted longer ($14.0 \pm 12.5 \text{ h}$, mean \pm SD, median 10.4 h, range 1.0–82.2 h) than encounters without attendance behaviour ($2.0 \pm 2.7 \text{ h}$, median 1 h, range 15 min–15.3 h; Collet et al. 2017b).

For each encounter event, we established the proportion of locations that were classified as 'attendance behaviour'. This can be interpreted as the time spent attending vessels (while being within detection/attraction distance). We then examined the influence of depredator presence and number on this proportion. To calculate this proportion, we used only bird locations concurrent to vessels locations where depredator presence/absence had been assessed (i.e. only during hauling operations). We modelled this proportion with negative binomial GLMMs, including as an offset the total number of bird locations during the encounter with available data on whale presence/absence. We expected a higher proportion of locations classified as attendance behaviour when depredators were present rather than absent, and/or with an increasing number of depredators being present.

In addition, we also examined the average distance of birds from vessels when they were attending vessels (i.e. within 3 km of them). The average was calculated for each encounter using only bird locations concurrent to vessel locations where depredator presence/absence had been assessed (i.e. only hauling operations). The average distance from boats when birds were 'attending them' was necessarily bounded between 0–3 km, following our definition of attendance behaviour. However, observed values of average distances were not concentrated close to

these bounds, so we used Gaussian linear mixed models to analyze their variance. We expected that birds would be further from boats when depredators were present and/or in higher numbers if they were staying around cetaceans rather than waiting close to the vessel deck to obtain food.

For each of these response variables, we proceeded in 2 steps: first, a binary variable assessing cetacean presence was included in the model ($n = 221$), then the average number of cetaceans (killer and sperm whales pooled) was included in a model applied only to a subset of data where cetaceans were present ($n = 163$). We also checked whether including killer whale presence or sperm whale presence alone influenced the results. For each model, bird identity and trip number were included as random factors.

We included as covariates the same factors as in a previous study by Collet et al. (2017b): age, sex and year; and we tested for the interaction between depredator presence and bird sex. For the models on the attendance distance, we also included the interac-

tion between year and age, as this was found to be significant in the previous study (Collet et al. 2017b). On average in 2013, the younger the birds, the further from boats they stayed when attending those boats; however, this was not the case in other years. Because depredator presence/absence was only assessed during hauling, we did not include any covariate for fishing activity. All analyses were conducted in the R environment (R Version 3.2.2, 2015-08-14; R Core Team 2015) using packages lme4 (Bates et al. 2015) and nlme (Pinheiro et al. 2015) for statistical analyses and the geosphere package (Hijmans et al. 2015) for the calculation of geographic distance and directions.

RESULTS

We recorded 355 albatross–fishing vessel encounter events where killer and/or sperm whale presence/absence was assessed, leaving 114 events where whale presence/absence data was not recorded (Fig. 1). Of these 114 events, 32 (28.1%) occurred within 1 h of a hauling operation, of which only 3 triggered bird attendance (9.4%, Fig. 1). The remaining 82 events with no whale data contained bird attendance in 23.2% of cases ($n = 19$, Fig. 1).

Of the 355 encounter events where whale presence/absence was assessed, the assessment was made only after the bird had started attending the vessel in 101 cases (28.5%; Fig. 1), so we could not reliably assess whether the initial attraction decision was influenced by depredators. The presence/absence of whales was assessed before the bird left the attraction range and before it started attending the vessel for the remaining 254 encounter events (from 82 different individuals and 95 different foraging trips). Whales were present in 50.4% of these encounters ($n = 128$ out of 254, Fig. 1), and attendance occurred in 54.0% of these 128 encounters ($n = 68$, Fig. 1). Conversely, attendance started in 40.5% of encounters where no whales were present (51 out of 126 encounters, Fig. 1). Whether whales were present or not at the start of these encounters did not influence the probability that the bird attended the vessel ($z = -1.160$, $p = 0.25$; Fig. 1), and this was not dependent on sex ($z = 0.034$, $p = 0.97$). There was no detected effects in control variables (time to hauling operation: $z = 0.433$, $p = 0.67$; sex: $z = 0.488$, $p = 0.63$; age: $z = -0.719$, $p = 0.472$; year 2013: $z = 1.265$, $p = 0.21$).

When whales were present at the beginning of the encounter (before the bird left the attraction range and before it started attending the vessel, $n = 128$), the killer:sperm whale ratio was not different be-

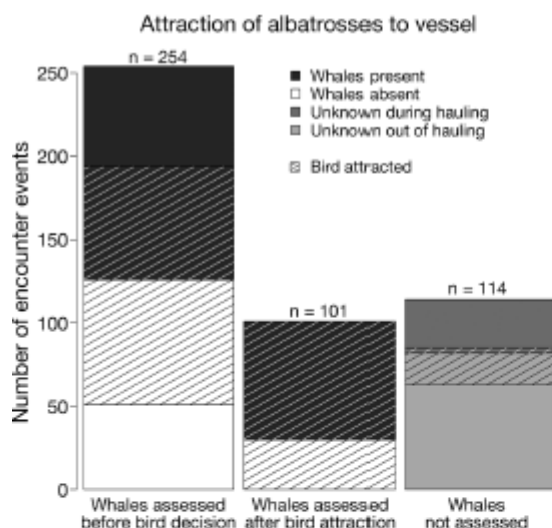


Fig. 1. Whale presence/absence and bird attendance or lack of attendance during vessel encounter events. Hatching indicates encounter events where birds attended vessels. Different shades indicate whale presence, absence or missing data. For the latter, we further categorized events where vessels were in hauling operation ('unknown during hauling', where both bird and cetacean attractions are more likely) or not ('unknown out of hauling', >1 h before or after any hauling operation). Only the events from the first bar are reliable to use for analyzing the attraction probability, whereas shaded encounters from both the first and second bars were used to analyze bird behaviour while attending vessels (Fig. 2)

tween encounters with or without bird attendance ($F_{1,67} = 1.006$, $p = 0.32$). Sperm whales were present without killer whales in 101 of these 128 encounters (78.9%; 51 out of 101 contained bird attendance: 50.5%), both killer and sperm whales were present in 23 of them (18.0%; 15 out of 23 contained bird attendance: 65.2%), and only killer whales were present in 4 encounters (3.1%; 2 out of 4 contained bird attendance).

Birds spent a higher proportion of time attending vessels per encounter when cetaceans were present (model estimator: $+10.3 \pm 1.7\%$, $z = 2.023$, $p = 0.04$; Fig. 2A). The interaction of whale presence and bird sex was marginally significant, with a tendency for a larger proportion of time spent attending vessels during whale presence in males than in females (interaction: $z = 1.692$, $p = 0.09$). The effects were not detectable when looking separately at the presence/absence of killer whales ($z = -1.027$, $p = 0.30$) or sperm whales ($z = 1.515$, $p = 0.13$). Control variables had no noticeable effects on this time spent attending vessels per encounter (sex alone: $z = -1.465$, $p = 0.14$; age: $z = 1.112$, $p = 0.27$; year 2013: $z = -0.537$, $p = 0.59$). When whales were present, group size had no effect on the proportion of time birds spent attending vessels ($z = -0.688$, $p = 0.49$; Fig. 2B).

When birds did attend vessels, they were at the same distance from vessels whether or not cetaceans were present ($t = -1.647$, $df = 135$, $p = 0.10$; Fig. 3A), with no interacting effects with sex ($t = -1.614$, $df = 134$, $p = 0.11$). However, when cetaceans were present, birds attended vessels from increasing distances with increasing numbers of cetaceans (model estimator: $+23.7 \pm 7.4$ m whale⁻¹, $t = 3.216$, $df = 89$, $p < 0.01$; Fig. 3B). This effect of increased distances with increased number of cetaceans was also detected when looking only at killer whale presence/absence ($t = 2.167$, $df = 89$, $p = 0.03$), or only at sperm whale presence/absence ($t = 3.190$, $df = 89$, $p < 0.01$). Among control variables, as noted in Collet et al. (2017b), older birds interacted closer

to vessels in 2013 (but not in other years) compared to younger birds ($t = 1.973$, $df = 80$, $p = 0.05$); but there was no effect of sex ($t = 1.496$, $df = 80$, $p = 0.14$).

DISCUSSION

Our study is the first to examine whether the presence of depredating cetaceans affects the scavenging behaviour of seabirds at fishing vessels. We showed that cetacean presence and/or number modified bird behaviour attending vessels at close distances (H2), but not the initial bird attraction to vessels (H1).

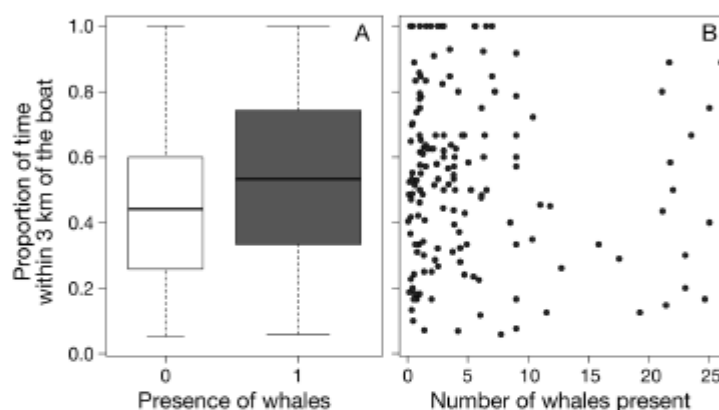


Fig. 2. Time spent by birds attending vessels (relative to total time within detection range of vessels) as a function of depredator (A) presence (1) or absence (0) or (B) number when present. Only periods where depredator presence/absence was assessed were retained to calculate the proportion of time. Boxplots—midline: median; box: interquartile range; whiskers: total range of data

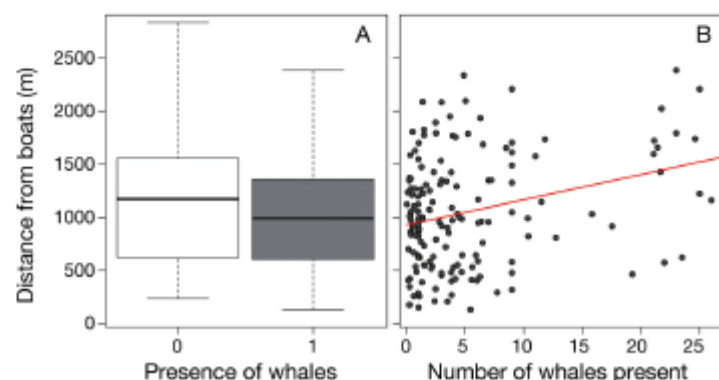


Fig. 3. Average distance from vessel when attending them (<3 km) as a function of depredator (A) presence (1) or absence (0) or (B) number when present. The red line indicates the significant average predicted effect from a linear mixed model (see 'Results'). Only periods where depredator presence/absence was assessed were retained to establish average distance during an encounter. Boxplots—midline: median; box: interquartile range; whiskers: total range of data

Depredator presence induced birds to stay longer around vessels, and larger numbers of killer and/or sperm whales induced birds from further distances to attend vessels. However birds often started to attend vessels before depredator presence (nearly 50% of attendance cases where whale presence/absence had been reliably assessed), and conversely, many vessel encounters where depredators were present were not followed by bird attendance (whale presence in nearly 50% of reliable 'missed opportunities').

The data used here (concurrent bird tracking, depredator's presence, absence and numbers, and fishing vessel records of activity) is rarely available. Onboard observations are both challenging to conduct and not well adapted to assess the larger-scale seabird approach phase (Collet et al. 2015). The coarse frequency of our GPS data (both on birds and vessels) warrants some care to interpret the fine-scale behaviour of birds close to vessels. Nevertheless, the low speeds of both birds and vessels during hauling operations and the large number of bird locations recorded within 5 min of recorded (non-interpolated) vessel locations (see the Supplement) provide support to the robustness of our estimations of bird–vessel distances. These caveats in mind, we discuss how our results may be generalized for other seabird species or fishing fleets.

Cetacean presence/absence was not a necessary criteria for albatrosses to decide to attend vessels or not. In the studied fleet, implemented mitigation measures supposedly reduced the availability of food during hauling operations for wandering albatrosses. Facilitation of food access by cetacean depredation was therefore a good candidate to explain variations in bird motivation to initially approach vessels of this fleet (Collet et al. 2017b), but we found no evidence for it. Cetacean presence might be difficult to detect at long distances when bird decisions are made. We showed previously that operating vessels were very attractive to birds (Collet et al. 2017b), and they are much more visible at a distance than whales. Our results are consistent with the view that attraction to vessels in albatrosses is mainly influenced by sight (Collet et al. 2015). In fisheries where mitigation measures are not yet implemented (i.e. illegal fishing within the EEZ and fisheries in unregulated international waters), more food should be available to seabirds, and depredation activities are thus unlikely to have more impact on the initial attraction of wandering albatrosses to vessels. Any measures reducing depredation activities should therefore minimally affect the initial attraction of wandering albatrosses to fishing vessels.

An important question is whether wandering albatrosses likely reflect other seabird species attraction responses. In a previous study, we compared the response to vessels of the same fleet between wandering and black-browed albatrosses *Thalassarche melanophrys* (Collet et al. 2017a). Attraction distances were the same between the 2 species and similar to recent estimates for northern fulmars *Fulmarus glacialis* in the North Sea (Pirodda et al. 2018). We might expect similar maximum attraction distances in other albatross species, in sulids (Thiebault et al. 2014), and maybe most diurnal, large seabird species, as it seems to coincide with the horizon distance (Thiebault et al. 2014, Collet et al. 2015). It is thus likely that detection of vessels by diurnal seabirds will be largely independent of cetacean presence, and most variations should be due to effects on motivation.

In Kerguelen waters, where depredation occurs only by sperm whales and in a lower proportion of fishing events compared to Crozet (Janc et al. 2018, Richard et al. 2018), the probability to attend a vessel within attraction distance was larger in black-browed than in wandering albatrosses (Collet et al. 2017a). Wandering albatrosses are the largest seabird species, generally dominating agonistic interactions with all other seabird species (Weimerskirch et al. 1986, Ashford et al. 1995, Cherel et al. 1996). At Kerguelen, the same mitigation measures reducing food availability apply as in Crozet waters. Hence smaller and less dominant species like black-browed albatrosses can be strongly attracted to vessels in areas where depredators are more rarely present and even though these birds likely experience higher competition costs (Collet et al. 2017a). There might thus be more essential factors of seabird attraction than cetacean presence around vessels (Bodey et al. 2014, Collet et al. 2017a).

Although we found that the initial attraction to vessels appeared to be mostly independent of depredator presence, after being attracted birds attending vessels behaved differently in the presence of cetaceans. When depredators were present, albatrosses spent comparatively more time sitting within 3 km of vessels than in the area between 3 and 30 km from vessels. This suggests a more active attendance of vessels in the presence of depredators. This increased time spent close to vessels is unlikely to have an effect on bycatch risk, even in unregulated fishing fleets. Indeed, during hauling wandering albatrosses and most seabird species do not interact with hooks (Cherel et al. 1996), and most depredation on longlines occurs during haul-

ing. This increased time spent close to vessels is likely to reflect fine-scale associations of birds with depredators and probably food access facilitation by cetaceans (Ridoux 1987, Sakamoto et al. 2009, Thiebot & Weimerskirch 2013). In a previous study, we examined the change of mass before and after a foraging trip in relation with the time spent attending boats, to see whether attendance was beneficial for birds in terms of mass gains. We found no such relationship (Collet et al. 2017b). It was not possible in the present study to examine whether variations in mass gains are related to depredator presence at attended boats because wandering albatrosses can encounter and attend different vessels several times during a single foraging trip (Collet et al. 2017b, Weimerskirch et al. 2018), and depredators are not always present at these encounters. Behavioural data at a finer scale would be required to confirm food access facilitation by cetaceans.

The size of food items that could be generated by cetacean depredation activities is unclear. Onboard observations suggest sperm whales may generate less food at the surface than killer whales (G. Richard, A. Janc, N. Gasco pers. obs.); but we did not find evidence that the 2 cetaceans caused different bird behaviour. Wandering albatrosses are large seabirds and can swallow large food items (often whole fish), whereas giant petrels, smaller albatrosses and petrels are restricted to much smaller pieces (Ashford et al. 1995, Cherel et al. 1996, G. Richard & A. Janc pers. obs.). Wandering albatrosses are dominant over all other species (Weimerskirch et al. 1986) but tend to be less active than black-browed albatrosses or giant petrels when attending fishing boats (Ashford et al. 1995, Cherel et al. 1996, Collet et al. 2017a). Often large prey items are difficult to handle and ingest for black-browed albatrosses and giant petrels, which leaves more time for wandering albatrosses to access and swallow these large prey (G. Richard & A. Janc pers. obs. and unpubl. videos). If cetaceans generate smaller size items than those usually available otherwise, we might expect smaller species than wandering albatrosses to benefit more from cetacean presence. However, this remains to be tested.

We found that birds within 3 km of vessels stayed further from vessels with an increasing number of depredators, but no effects of depredator presence/absence per se were detected. Onboard observations suggest that birds can form rafts around depredators emerging at the surface, which thus keeps from being close to the line being hauled and/or the vessel's deck (G. Richard & A. Janc pers. obs.). This effect occurs, however, at very fine spatial scale, so

that it is unlikely to be picked up by our coarse GPS frequency. However, large numbers of cetaceans may be associated with several social units, which tend to segregate spatially (Tixier 2012), and may indeed increase the spatial spread of these rafts around depredators. Other hypotheses include an increased number of birds (increased spatial competition) and/or increased bird activity with an increased number of depredators. It might also reflect an anti-predator behaviour by birds. Remains of wandering albatrosses have been found in one stranded killer whale in South Africa (Best et al. 2010). However such predation events on albatrosses seem to be very rare (Best et al. 2010, Reisinger et al. 2011) and may concern mainly 'play' or 'practice' behaviour by young or subadult individuals (Ford et al. 1998, Best et al. 2010). We are thus not convinced that our observations could be due to seabird anti-predator behaviour, but again, finer-scale behavioural studies would be needed to confirm this.

In conclusion, we found that depredator presence indeed influenced wandering albatross behaviour at vessels, but that it was not the primary determinant of their initial attraction. Birds were largely attracted during hauling operations, even in the absence of depredators. This is surprising, knowing that mitigation measures implemented in the studied fleet limits the food available to birds during hauling operations. When no such measures are implemented, it is unlikely that cetaceans have a greater influence on bird behaviour. Therefore, while management measures aimed at reducing depredation may perhaps reduce feeding opportunities for seabirds in fleets implementing seabird bycatch mitigation measures, they are unlikely to significantly affect the number of seabirds attracted to fishing vessels. Further fine-scale behavioural studies are required to better understand which seabird species really benefit from food access facilitation by depredators.

Acknowledgments. We thank Guy Duhamel, Nicolas Gasco, Charlotte Chazeau and all contributors to the Pecheker database at the Museum National d'Histoire Naturelle de Paris for providing access to the dataset used. This study would not have been possible without the onboard observations of fisheries controllers of Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). We are also indebted to all field-workers involved in the tracking of albatrosses on Crozet, through Programme 109 funded by the Institut Paul-Emile Victor (IPEV) and the TAAF. J.C. was funded by a PhD grant from the French Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. We thank Ryan Reisinger for sharing observations and knowledge of depredator foraging and 2 anonymous reviewers for constructive comments that greatly improved the manuscript.

LITERATURE CITED

- Ainley DG, Blight LK (2009) Ecological repercussions of historical fish extraction from the Southern Ocean. *Fish Fish* 10:13–38
- Anderson ORJ, Small CJ, Croxall JP, Dunn EK, Sullivan BJ, Yates O, Black A (2011) Global seabird bycatch in long-line fisheries. *Endang Species Res* 14:91–106
- Ashford JR, Croxall JP, Rubilar PS, Moreno CA (1995) Seabird interactions with longlining operations for *Dissostichus eleginoides* around South Georgia, April to May 1994. *CCAMLR Sci* 2:111–121
- Ashford JR, Rubilar PS, Martin AR (1996) Interactions between cetaceans and longline fishery operations around South Georgia. *Mar Mamm Sci* 12:452–457
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) lme4: Linear mixed-effects models using 'Eigen' and S4. R package version 1.1-9. <https://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Best PB, Meyer MA, Lockyer C (2010) Killer whales in South African waters—a review of their biology. *Afr J Mar Sci* 32:171–186
- Bicknell AWJ, Oro D, Camphuysen K (CJ), Votier SC (2013) Potential consequences of discard reform for seabird communities. *J Appl Ecol* 50:649–658
- Bodey TW, Jessopp MJ, Votier SC, Gerritsen HD and others (2014) Seabird movement reveals the ecological footprint of fishing vessels. *Curr Biol* 24:R514–R515
- Catchpole TL, Frid CLJ, Gray TS (2006) Importance of discards from the English *Nephrops norvegicus* fishery in the North Sea to marine scavengers. *Mar Ecol Prog Ser* 313:215–226
- Cherel Y, Weimerskirch H, Duhamel G (1996) Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. *Biol Conserv* 75:63–70
- Clarke MR, Croxall JP, Prince PA (1981) Cephalopod remains in regurgitations of the wandering albatross *Diomedea exulans* L. at South Georgia. *BAS Bull* 54:9–21
- Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2015) Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range. *Mar Ecol Prog Ser* 526:199–205
- Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2017a) A comparative analysis of the behavioral response to fishing boats in two albatross species. *Behav Ecol* 28:1337–1347
- Collet J, Patrick SC, Weimerskirch H (2017b) Behavioral responses to encounter of fishing boats in wandering albatrosses. *Ecol Evol* 7:3335–3347
- Crowder LB, Murawski SA (1998) Fisheries bycatch: implications for management. *Fisheries* 23:8–17
- Croxall JP, Prince PA (1994) Dead or alive, night or day: How do albatrosses catch squid? *Antarct Sci* 6:155–162
- Croxall JP, Butchart SHM, Lascelles B, Stattersfield AJ, Sullivan B, Symes A, Taylor P (2012) Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conserv Int* 22:1–34
- Delord K, Gasco N, Weimerskirch H, Barbraud C, Micol T (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. *CCAMLR Sci* 12:53–80
- Ford JKB, Ellis GM, Barrett-Lennard LG, Morton AB, Palm RS, Balcomb KC III (1998) Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Can J Zool* 76:1456–1471
- Furness RW, Edwards AE, Oro D (2007) Influence of management practices and of scavenging seabirds on availability of fisheries discards to benthic scavengers. *Mar Ecol Prog Ser* 350:235–244
- Garthe S, Camphuysen K, Furness RW (1996) Amounts of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 136:1–11
- Gilman E, Clarke S, Brothers N, Alfaro-Shigueto J and others (2008) Shark interactions in pelagic longline fisheries. *Mar Policy* 32:1–18
- Gislason H, Sinclair M, Sainsbury K, O'Boyle R (2000) Symposium overview: incorporating ecosystem objectives within fisheries management. *ICES J Mar Sci* 57:468–475
- Guinet C, Tixier P, Gasco N, Duhamel G (2015) Long-term studies of Crozet Island killer whales are fundamental to understanding the economic and demographic consequences of their depredation behaviour on the Patagonian toothfish fishery. *ICES J Mar Sci* 72:1587–1597
- Hamer DJ, Childerhouse SJ, Gales NJ (2012) Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: a review of available literature and of potential solutions. *Mar Mamm Sci* 28:E345–E374
- Harrington JM, Myers RA, Rosenberg AA (2005) Wasted fishery resources: discarded by-catch in the USA. *Fish Fish* 6:350–361
- Heath MR, Cook RM, Cameron AI, Morris DJ, Speirs DC (2014) Cascading ecological effects of eliminating fishery discards. *Nat Commun* 5:3893
- Hudson AV, Furness RW (1989) The behaviour of seabirds foraging at fishing boats around Shetland. *Ibis* 131:225–237
- Imber MJ (1992) Cephalopods eaten by wandering albatrosses (*Diomedea exulans* L.) breeding at six circumpolar localities. *J R Soc N Z* 22:243–263
- Janc A, Richard G, Guinet C, Arnould JPY and others (2018) How do fishing practices influence sperm whale (*Physeter macrocephalus*) depredation on demersal longline fisheries? *Fish Res* 206:14–26
- Johannes RE (1981) Words of the lagoon: fishing and marine lore in the Palau district of Micronesia. University of California Press, Berkeley, CA
- Lewis RL, Crowder LB, Read AJ, Freeman SA (2004) Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends Ecol Evol* 19:598–604
- Martin A, Pruvost P (2007) Pecheker, relational database for analysis and management of halieutic and biological data from the scientific survey of the TAAF fisheries, Muséum National d'Histoire Naturelle
- Pardo D, Forcada J, Wood AG, Tuck GN and others (2017) Additive effects of climate and fisheries drive ongoing declines in multiple albatross species. *Proc Natl Acad Sci USA* 114:E10829–E10837
- Pauly D, Christensen V, Guénette S, Pitcher TJ and others (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418:689–695
- Pauly D, Watson R, Alder J (2005) Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. *Philos Trans R Soc B* 360:5–12
- Pikitch EK, Santora C, Babcock EA, Bakun A and others (2004) Ecosystem-based fishery management. *Science* 305:346–347
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2015). nlme: linear and nonlinear mixed-effects models. R package version 3.1-122. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>

- ✦ Pirotta E, Edwards EWJ, New L, Thompson PM (2018) Central place foragers and moving stimuli: a hidden-state model to discriminate the processes affecting movement. *J Anim Ecol* 87:1116–1125
- Pruvost P, Duhamel G, Gasco N, Palomares MLD (2015) A short history of the fisheries of Crozet Islands. *Fish Cent Res Rep* 23:31
- R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. www.R-project.org
- ✦ Ramsay K, Kaiser MJ, Moore PG, Hughes RN (1997) Consumption of fisheries discards by benthic scavengers: utilization of energy subsidies in different marine habitats. *J Anim Ecol* 66:884–896
- ✦ Read AJ (2008) The looming crisis: interactions between marine mammals and fisheries. *J Mammal* 89:541–548
- ✦ Reisinger RR, De Bruyn PJN, Tosh CA, Oosthuizen WC, Mufanadzo NT, Bester MN (2011) Prey and seasonal abundance of killer whales at sub-Antarctic Marion Island. *Afr J Mar Sci* 33:99–105
- ✦ Richard G, Guinet C, Bonnel J, Gasco N, Tixier P (2018) Do commercial fisheries display optimal foraging? The case of longline fishers in competition with odontocetes. *Can J Fish Aquat Sci* 75:964–976
- ✦ Ridoux V (1987) Feeding association between seabirds and killer whales, *Orcinus orca*, around subantarctic Crozet Islands. *Can J Zool* 65:2113–2115
- Roche C, Guinet C, Gasco N, Duhamel G (2007) Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen exclusive economic zones: an assessment of depredation levels. *CCAMLR Sci* 14:67–82
- ✦ Sakamoto KQ, Takahashi A, Iwata T, Trathan PN (2009) From the eye of the albatrosses: a bird-borne camera shows an association between albatrosses and a killer whale in the Southern Ocean. *PLOS ONE* 4:e7322
- ✦ Scott MD, Chivers SJ, Olson RJ, Fiedler PC, Holland K (2012) Pelagic predator associations: tuna and dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 458:283–302
- ✦ Smith ADM, Brown CJ, Bulman CM, Fulton EA and others (2011) Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science* 333:1147–1150
- ✦ Tew Kai E, Benhamou S, van der Lingen CD, Coetzee JC, Pichegru L, Ryan PG, Grémillet D (2013) Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydro-acoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. *J Appl Ecol* 50:659–670
- ✦ Thiebault A, Mullers RHE, Pistorius PA, Tremblay Y (2014) Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. *Behav Ecol* 25:1302–1310
- ✦ Thiebot JB, Weimerskirch H (2013) Contrasted associations between seabirds and marine mammals across four biomes of the southern Indian Ocean. *J Ornithol* 154:441–453
- Tixier P (2012) Déprédation par les orques (*Orcinus orca*) et les cachalots (*Physeter macrocephalus*) sur les palangriers à la légine australe dans la ZEE de l'archipel de Crozet. PhD dissertation, Université d'Aix-Marseille, Aix-Marseille
- Tixier P, Gasco N, Duhamel G, Viviant M, Authier M, Guinet C (2010) Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales in the Crozet islands exclusive economic zone: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation strategies. *CCAMLR Sci* 17:179–195
- ✦ Tixier P, Garcia JV, Gasco N, Duhamel G, Guinet C (2015) Mitigating killer whale depredation on demersal longline fisheries by changing fishing practices. *ICES J Mar Sci* 72:1610–1620
- ✦ Torres LG, Thompson DR, Bearhop S, Votier SC, Taylor GA, Sagar PM, Robertson BC (2011) White-capped albatrosses alter fine-scale foraging behavior patterns when associated with fishing vessels. *Mar Ecol Prog Ser* 428:289–301
- ✦ Torres LG, Sagar PM, Thompson DR, Phillips RA (2013) Scaling down the analysis of seabird-fishery interactions. *Mar Ecol Prog Ser* 473:275–289
- ✦ Tremblay Y, Thiebault A, Mullers R, Pistorius P (2014) Bird-borne video-cameras show that seabird movement patterns relate to previously unrevealed proximate environment, not prey. *PLOS ONE* 9:e88424
- ✦ Votier SC, Furness RW, Bearhop S, Crane JE and others (2004) Changes in fisheries discard rates and seabird communities. *Nature* 427:727–730
- ✦ Weimerskirch H, Jouventin P, Stahl JC (1986) Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis* 128:195–213
- ✦ Weimerskirch H, Capdeville D, Duhamel G (2000) Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biol* 23:236–249
- ✦ Weimerskirch H, Cherel Y, Delord K, Jaeger A, Patrick SC, Riotte-Lambert L (2014) Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: life on the move! *J Exp Mar Biol Ecol* 450:68–78
- ✦ Weimerskirch H, Filippi DP, Collet J, Waugh SM, Patrick SC (2018) Use of radar detectors to track attendance of albatrosses at fishing vessels. *Conserv Biol* 32:240–245

Editorial responsibility: Rory Wilson,
Swansea, UK

Submitted: January 23, 2018; Accepted: September 12, 2018
Proofs received from author(s): October 16, 2018

Annexe 11 : Bilan d'activités de la RNN des TAAFS 2017

■ ■ ■ OrcaDepred : Programme de lutte contre la déprédation des orques et des cachalots dans les pêcheries de Kerguelen et Crozet

Depuis 1996, les chercheurs (Centre d'Études Biologiques de Chizé – CNRS/Muséum national d'histoire naturelle – MNHN), les armements de la pêche australe française, les TAAF, en leur qualité de gestionnaire de la ressource halieutique, et plus récemment la réserve naturelle nationale des Terres australes françaises, collaborent dans le cadre d'une étude visant à réduire la déprédation¹ des lignes de pêche à la légine par les mammifères marins. Deux espèces d'odontocètes emblématiques des eaux subantarctiques françaises sont plus particulièrement visées : les orques (*Orcinus orca*) en ZEE de Crozet et les cachalots (*Physeter macrocephalus*) dans les ZEE de Crozet et Kerguelen. A elles seules, ces deux espèces sont à l'origine de taux de déprédation conséquents, de l'ordre de 7% par les cachalots à Kerguelen et environ 32% pour les orques et cachalots à Crozet.



Un orque approche d'un palangrier en pêche à Crozet.

L'ampleur de ce phénomène, non seulement dans les ZEE australes mais également à l'échelle mondiale, ont conduit les différents acteurs de la pêche australe française à la mise en place du projet OrcaDepred, qui vise à améliorer les connaissances relatives à la déprédation exercée par les cétacés à Crozet et Kerguelen, et à identifier une solution pour réduire, ou idéalement supprimer, la déprédation.

¹ La déprédation se définit, à la fois, comme une interaction « opérationnelle » de la part des mammifères marins avec le matériel de pêche et une interaction « biologique », dans la mesure où les cétacés viennent raffiner et consommer la légine australe directement sur les palangres démersales.

Bien que le projet développe ses propres protocoles d'étude, il bénéficie également de nombreuses informations collectées sur chaque opération de pêche par les contrôleurs de pêche embarqués : dates et heures de mise à l'eau des palangres et de virage, profondeurs, coordonnées GPS, nombre d'hameçons, présence des orques ou des cachalots ainsi que leur nombre, nombre et biomasse des poissons pêchés, comptages et photo-identification des groupes d'orques (à partir de leurs dorsales et tâches oculaires) et des cachalots (à partir de leurs caudales, étant entendu que l'on ne trouve que les mâles solitaires dans les mers australes).

Fort de ces données, le projet OrcaDepred s'articule autour de quatre axes majeurs d'études :

1. Investigation et comparaison du comportement de recherche alimentaire naturel (en absence de pêcheries) et du comportement de déprédation (en présence de pêcheries) ;
2. Evaluation des conséquences économiques et écologiques de la déprédation ;
3. Evaluation des différences entre les navires et entre les capitaines au risque d'exposition à la déprédation ;
4. Développement de dispositifs pour réduire ou supprimer la déprédation.

En 2017, OrcaDepred a cherché à mieux comprendre les relations entre les pêcheries de Crozet et Kerguelen et leur environnement, en examinant les facteurs pouvant influencer le processus de la prise de décision des pêcheurs lorsqu'ils sont confrontés à la déprédation.

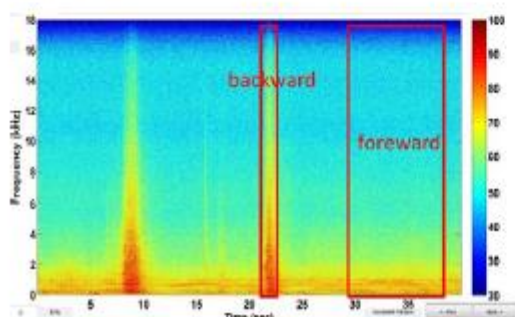
En parallèle, OrcaDepred a cherché à identifier les pratiques de pêche pouvant influencer la probabilité de déprédation des cachalots et la quantité de légines retirées des palangres². Il s'avère que la probabilité de déprédation de ces grands plongeurs est minimale pendant l'hiver, augmente avec la profondeur et diminue lorsque les navires parcourent plus de 60 km après avoir été confrontés à une première déprédation. Si la quantité de légines retirées augmente avec le nombre de cachalots présents et avec le temps de pêche de la palangre, elle diminue avec la vitesse de remontée des palangres, ce qui suggère que les cachalots exercent de la déprédation à la fois pendant la remontée et durant le temps de pêche de la palangre au fond.

Par ailleurs, l'effort de photo-identification des campagnes a montré qu'il existait de « nouveaux » individus de cachalots qui n'étaient pas encore recensés en catalogue. Des biopsies ont été effectuées sur certains d'entre eux (deux) mais d'autres sont à effectuer, afin d'obtenir un échantillonnage suffisant pour pouvoir mener des analyses.

² Les cachalots interagissent avec 60% des palangres à Crozet et 40% des palangres à Kerguelen.

Des premiers enregistrements acoustiques ont également été réalisés sur deux palangriers, révélant ainsi une différence de signature acoustique des navires, notamment au niveau des bandes tonales³ de leurs hélices. Cette première observation laisse à penser que si nous pouvons faire la différence acoustique entre deux navires, il doit en être de même pour les cétacés. Ces enregistrements permettent de déterminer la portée de ces signatures et ainsi d'estimer la distance à laquelle les cétacés peuvent repérer un navire. Les premières analyses révèlent qu'un navire en marche avant propage est audible des cétacés jusqu'à une trentaine de kilomètres.

D'autres signaux acoustiques, tels que la remontée de palangres, ont également été étudiés. Les données montrent qu'au moment du virage, la décélération à l'approche d'une palangre augmente le bruit et que certains événements, telle qu'une marche arrière, ont une portée cinq fois plus importante qu'une marche avant. La compréhension de la détectabilité de ces signaux par les cétacés pourrait apporter de nouveaux éléments dans la réflexion de la lutte contre la déprédation.



Mise en évidence de la signature acoustique d'un palangrier lors des changements d'allure : marche arrière (backward) et marche avant (forward).

Enfin, la mise place d'accéléromètres sur les palangres a permis de mettre en évidence des actions de déprédation de poissons au fond, avant même que les palangres ne soient remontées. Un déploiement plus important de ce dispositif permettrait d'évaluer s'il existe des effets du temps de pose des palangres sur les taux de déprédation, ou si l'activité des cétacés varie dans la journée. Ces informations sont particulièrement intéressantes pour les pêcheurs, dans la mesure où elles pourraient les aider à optimiser leur temps de pêche. En outre, les accéléromètres permettent d'observer à quel

moment a lieu un événement de déprédation. Bien qu'il soit prématuré de tirer toutes conclusions de ces études préliminaires, il a été possible d'observer à deux reprises une élévation des capteurs (et donc de la palangre) de 30 à 40 m de haut lorsque la palangre était en pêche au fond, ainsi que la relève d'hameçons endommagés. Par ailleurs, les enregistrements acoustiques lors de ces événements ont pu révéler la présence de cachalots, observations confirmées à la surface lors du virage de la palangre. Ces éléments laissent penser que ce sont des cachalots qui sont venus tirer sur la palangre pour retirer les légines au fond.

Ces premiers résultats sont encourageants. Forts d'une meilleure compréhension des mécanismes de déprédation, des mesures réglementaires et des bonnes pratiques de pêche pourront être mises en œuvre à bord des navires pour limiter ce phénomène. Pour autant, seul le développement de nouvelles techniques de pêche semble permettre de réduire drastiquement la déprédation à l'avenir. Une attention particulière sera donc portée, ces prochaines années, à l'identification et au développement de dispositifs de protection d'hameçons ou de nouveaux engins de pêche, tout en veillant à préserver l'intégrité des espèces et des habitats marins dans lesquels la légine est exploitée.



Légines australes capturées sur des hameçons équipés d'accéléromètres.

³ La signature d'un navire est la résultante du bruit issu de la cavitation des systèmes de propulsion (bruit à large bande de fréquence) et de bruits mécaniques des hélices (bruit tonal).



QUOI DE NEUF?

QUAND LES CACHALOTS JOUENT LES PIQUE-ASSIETTES

Pourquoi se fatiguer à pêcher quand d'autres le font pour vous ? Les cachalots semblent s'être passé le mot, au grand dam des marins-pêcheurs...

Arthur Larpent

Qui passerait du temps à cuisiner quand un fast-food lui sert son repas sur un plateau ? Après tout, nous sommes tous pareils : en chacun de nous sommeille un partisan du moindre effort... Les animaux l'ont compris depuis longtemps, eux qui tapent dès qu'ils en ont l'occasion dans les garde-manger des humains. Parmi tous ces petits malins, il y en a un gros, un très gros, qui provoque la fureur des pêcheurs : le cachalot ! En effet, ce cousin des baleines à fanons s'est rendu compte qu'il était bien plus facile de suivre les bateaux de pêche que d'aller capturer soi-même des poissons avec le risque de revenir bredouille. Et quand il s'agit de se remplir la panse à bon compte, le cachalot ne compte pas les kilomètres à parcourir : on vient de découvrir qu'il peut

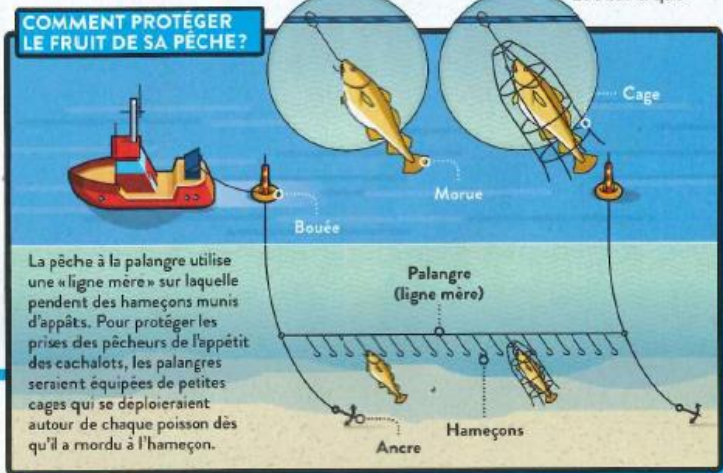
suivre un bateau pendant près de 60 km pour se servir sur ses lignes de pêche, les palangres ! Les pêcheurs, désarmés, ont appelé au secours les scientifiques pour les aider à limiter les pertes.

Le cachalot, cétacé malin !

La première étape a été de comprendre comment agissent ces animaux marins. Les biologistes ont découvert qu'ils repéraient les bateaux de pêche au bruit des raclements des palangres sur la coque des navires quand elles sont

remontées à bord. Ce type de pêche consiste en effet à déposer sur le fond marin un ensemble de deux à quatre lignes de plusieurs kilomètres de long, munies chacune de milliers d'hameçons, puis à quitter la zone pour aller en installer d'autres plus loin. Ensuite, le pêcheur navigue entre les différentes zones pour remonter ses palangres.

Et c'est là que





les cachalots se servent. Ils ont appris à ratisser les palangres avec leurs dents pour en décrocher les morues, un peu comme on dégusterait une brochette ! L'ennui, c'est qu'ils sont de plus en plus nombreux à connaître la combine, aussi bien dans l'hémisphère Sud que dans les mers du Nord. Car ces habiles détrouseurs sont assez intelligents pour imiter leurs congénères et se transmettre leurs savoir-faire.

Des solutions qui tombent à l'eau

Pour les pêcheurs, les pertes sont devenues énormes ; et lorsqu'ils remontent une palangre dépouillée par les cachalots, ils n'ont pas d'autre choix que de la remettre à l'eau dans une autre zone en espérant avoir plus de chance.

D'où un surcoût, rien que pour les pêcheries de l'Alaska (États-Unis), de plusieurs millions de dollars par an, à cause de la consommation plus importante de carburant et de l'entretien plus fréquent des bateaux puisqu'ils passent davantage de temps à naviguer.



Un pique-assiette d'une quarantaine de tonnes, ça se remarque...

La pêche à la morue, déjà très difficile en Alaska à cause du temps et des fortes houles, est devenue encore plus pénible, car les marins-pêcheurs sont contraints de rester en mer plusieurs semaines supplémentaires. D'autant que les cachalots sont tenaces et qu'il est bien difficile de les semer, même sur de longues distances. On a bien essayé de les chasser en émettant dans l'eau des sons très puissants pour perturber leur système d'"**écholocalisation**". En vain. La technique a même produit l'effet inverse. Les cachalots s'y sont habitués et ils ont fini par associer les sons censés les repousser à l'heure de se mettre à table ! Une autre solution, plus efficace et moins agressive, serait de remplacer les hameçons par des sortes de paniers piégeant les poissons qui y rentrent et les protégeant ainsi des cachalots. Malheureusement, cette pêche au casier est moins rentable que celle à la palangre, car les morues se méfient davantage d'un panier étroit que d'un simple appât.

Une idée... emballante !

Pour autant, les scientifiques n'ont pas dit leur dernier mot : ils travaillent actuellement sur une nouvelle technique permettant de sécuriser les prises sans changer les habitudes des pêcheurs. Une ligne de pêche qui emballerait le poisson dans une petite cage dès qu'il

aurait mordu à l'hameçon (voir encadré page de gauche). Les premiers tests ont donné ces résultats encourageants. Une bonne nouvelle pour les pêcheurs... et pour les cachalots. Car à terme, si rien n'est fait, les marins pourraient bien opter pour des méthodes plus musclées contre ces paisibles cétacés qui, après tout, ne cherchent comme nous qu'à se nourrir ! ■

Remerciements à Anaïs Janc (Centre d'études biologiques, Chizé).

JOHN CALAMOR/DIS/CASCADIA RESEARCH

#Zoom

Certains animaux émettent des ondes sonores qui produisent des échos, à partir

dequels ils sont capables de s'orienter ou de repérer des proies : c'est l'**écholocalisation**.

**Annexe 13 : Enquête socio-économique auprès des capitaines
(Décembre 2016 – Mars 2017)**

OrcaDepred Research Project

**LA DÉPRÉDATION DES MAMMIFÈRES MARINS SUR
LES PALANGRES DÉMERSALES À LA LÉGINE AUSTRALE
DANS LES EAUX DES ZONES ÉCONOMIQUES ET
EXCLUSIVES DE CROZET ET KERGUELEN**



Saint-Thomas Production – B.Loyer ©

SARPC
Syndicat des Armements Réunionnais de Palangriers Congélateurs

ENQUÊTE - CAPITAINES



Dans le cadre du projet **OrcaDepred**, cette enquête est réalisée sous la collaboration de B. Le Gallic (maître de conférences en économie UBO, chercheur UMR-AMURE) et S. Metz (Économiste des pêches, Sakana Consultants) dans le cadre de la thèse doctorale d'Anaïs Janc, sous la supervision de C. Guinet (directeur de recherche CNRS-CEBC) et P. Tixier (docteur en écologie marine, Université de Deakin) et en collaboration avec N. Gasco (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) et G. Richard (également doctorant dans le cadre du projet OrcaDepred). Cette thèse est soutenue grâce à un financement attribué par le M.E.N.E.S.R (contrat n°2015-5286). L'un des grands axes de cette thèse se porte sur les **analyses des impacts de la déprédation par les orques et les cachalot** au sein des Zones Économiques et Exclusives de Crozet et Kerguelen.

Nous voudrions profiter des connaissances, des avis et de l'expérience de l'ensemble des capitaines ayant pêché depuis la fin des années 1990 ou qui pêchent toujours à l'heure actuelle pour :

- Une **approche qualitative** concernant le phénomène de la déprédation et la perception de celle-ci par les capitaines afin d'obtenir de nouvelles pistes de réflexion supplémentaires quant à la mise en place d'une **solution de réduction ou de suppression** de la déprédation par les cétacés;
- Une **approche quantitative** pour mieux « chiffrer » les **coûts économiques** globaux liés à la déprédation afin de mieux valoriser les stratégies d'évitement causant le moins de pertes possibles à la fois aux **armements de pêche et à l'équipage**. Cette approche entrera dans le cadre d'une future modélisation bio-écosystémique.

Cette enquête respecte la confidentialité des réponses ainsi que l'anonymat des capitaines (si souhaité).

Nous vous remercions et nous serons entièrement reconnaissants du temps accordé pour répondre avec précision à l'enquête et de bien vouloir nous faire partager **vos avis et expériences** concernant la déprédation par les orques et les cachalots.

N'hésitez pas à nous faire part de vos remarques ou suggestions supplémentaires en page 19.

Informations personnelles (*peuvent être complétées de façon anonyme si souhaitées*). Ces informations ne seront ni fournies ni communiquées.

- Nom : _____ Prénom : _____ Date : _____
- Année de naissance : _____
- Mail professionnelle à bord : _____
- Mail personnelle à terre : _____
- Nom du(des) navire(s) navigué(s) : _____

I. Expériences

- Année d'entrée dans la pêcherie à la légine : _____
- Première année en tant que capitaine dans la pêcherie à la légine : _____
- Nombre total de marées effectuées dans la pêcherie à la légine : _____
- Nombre de marées effectuées en tant que capitaine dans cette pêcherie : _____
- Année de la dernière marée en tant que capitaine dans cette pêcherie : _____

▪ Avez-vous déjà pêché dans d'autres types de pêcheries ? : Oui Non
Si oui lequel/lesquels: _____

- Pour les dernières marées, de manière générale, il était plus difficile de pêcher à :
 - Crozet
 - Kerguelen
 - Les deux

Pourquoi ? (*en listant les raisons de la plus forte à la moins forte*)

II. Perception de la déprédation

- Année du premier événement de déprédation vécu par les orques : _____
- Et celle du premier événement de déprédation vécu par les cachalots : _____
- Votre ressenti lors du premier événement de déprédation vécu ? :

- Et votre ressenti au cours des dernières marées ?

- La déprédation vécue lors de vos dernières marées pourrait influencer votre décision de rester ou non dans la pêcherie à la légine à Crozet et Kerguelen?
 - Tout à fait d'accord
 - D'accord
 - Pas d'accord
 - Pas du tout d'accord
 - Pas d'avis
- Voyez-vous la déprédation comme une réelle compétition de la même ressource ?

	Crozet	Kerguelen
Orques	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis	
Cachalots	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis

- Quels étaient les problèmes rencontrés et causés par la déprédation ?
(en listant par degré de gravité décroissant, du plus grave au moins grave) :

--

- Les cétacés causaient-ils des impacts sur la pêche ?

ORQUES		CACHALOTS	
Lors de vos premières marées	Lors de vos dernières marées	Lors de vos premières marées	Lors de vos dernières marées
<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord
<input type="checkbox"/> D'accord	<input type="checkbox"/> D'accord	<input type="checkbox"/> D'accord	<input type="checkbox"/> D'accord
<input type="checkbox"/> Pas d'accord	<input type="checkbox"/> Pas d'accord	<input type="checkbox"/> Pas d'accord	<input type="checkbox"/> Pas d'accord
<input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord	<input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord	<input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord	<input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord
<input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Pas d'avis
Année à partir de laquelle la déprédation par les orques est devenu un sérieux problème : _____		Année à partir de laquelle la déprédation par les orques est devenu un sérieux problème : _____	

- Espèce causant le plus d'impacts sur la pêche globale :

Lors de vos premières marées	Lors de vos dernières marées
<input type="checkbox"/> Orque	<input type="checkbox"/> Orque
<input type="checkbox"/> Cachalot	<input type="checkbox"/> Cachalot

Si espèce différente, année approximative à partir de laquelle l'inversion a été constatée :

- Pour les dernières marées effectuées, les cachalots causaient plus d'impacts sur la pêche à :
 - Crozet
 - Kerguelen
 - Les deux
 - Aucun des deux

- Pour les dernières marées, chez les orques, qui déprédataient le plus :

Mâles Femelles Petits

4

- Le nombre d'individus moyen interagissant avec la palangre :

	Crozet	Kerguelen
Orques	Premières marées : _____ Dernières marées : _____	
Cachalots	Premières marées : _____ Dernières marées : _____	Premières marées : _____ Dernières marées : _____

- Pour les dernières marées, la proportion de palangres moyenne sujette aux interactions avec les cétacés :

	Crozet	Kerguelen
Orques	<input type="checkbox"/> < 10% <input type="checkbox"/> 10 – 25% <input type="checkbox"/> 25 – 50% <input type="checkbox"/> 50 – 75% <input type="checkbox"/> > 75 %	
Cachalots	<input type="checkbox"/> < 10% <input type="checkbox"/> 10 – 25% <input type="checkbox"/> 25 – 50% <input type="checkbox"/> 50 – 75% <input type="checkbox"/> > 75 %	<input type="checkbox"/> < 10% <input type="checkbox"/> 10 – 25% <input type="checkbox"/> 25 – 50% <input type="checkbox"/> 50 – 75% <input type="checkbox"/> > 75 %

- Pour les dernières marées, la part déprédée moyenne sur les palangres individuelles lorsque la déprédation avait lieu :

	Crozet	Kerguelen
Orques	<input type="checkbox"/> < 10% <input type="checkbox"/> 10 – 25% <input type="checkbox"/> 25 – 50% <input type="checkbox"/> 50 – 75% <input type="checkbox"/> > 75 %	
Cachalots	<input type="checkbox"/> < 10% <input type="checkbox"/> 10 – 25% <input type="checkbox"/> 25 – 50% <input type="checkbox"/> 50 – 75% <input type="checkbox"/> > 75 %	<input type="checkbox"/> < 10% <input type="checkbox"/> 10 – 25% <input type="checkbox"/> 25 – 50% <input type="checkbox"/> 50 – 75% <input type="checkbox"/> > 75 %

- Depuis votre première marée en tant que capitaine, pensez vous que le phénomène de la déprédation :

	Crozet	Kerguelen
Orques	<input type="checkbox"/> A diminué <input type="checkbox"/> Est resté stable <input type="checkbox"/> A varié d'une année sur l'autre sans tendance <input type="checkbox"/> A augmenté → Pour quelle(s) raison(s) <input type="checkbox"/> Pas d'avis	
Cachalots	<input type="checkbox"/> A diminué <input type="checkbox"/> Est resté stable <input type="checkbox"/> A varié d'une année sur l'autre sans tendance <input type="checkbox"/> A augmenté → Pour quelle(s) raison(s) <input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> A diminué <input type="checkbox"/> Est resté stable <input type="checkbox"/> A varié d'une année sur l'autre sans tendance <input type="checkbox"/> A augmenté → Pour quelle(s) raison(s) <input type="checkbox"/> Pas d'avis

- Lors de vos dernières marées, la déprédation vous empêchait-t-elle de pêcher efficacement :

	Crozet	Kerguelen
Orques	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord → À partir de combien d'individus : ____ <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis	
Cachalots	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord → À partir de combien d'individus : ____ <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord → À partir de combien d'individus : ____ <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis

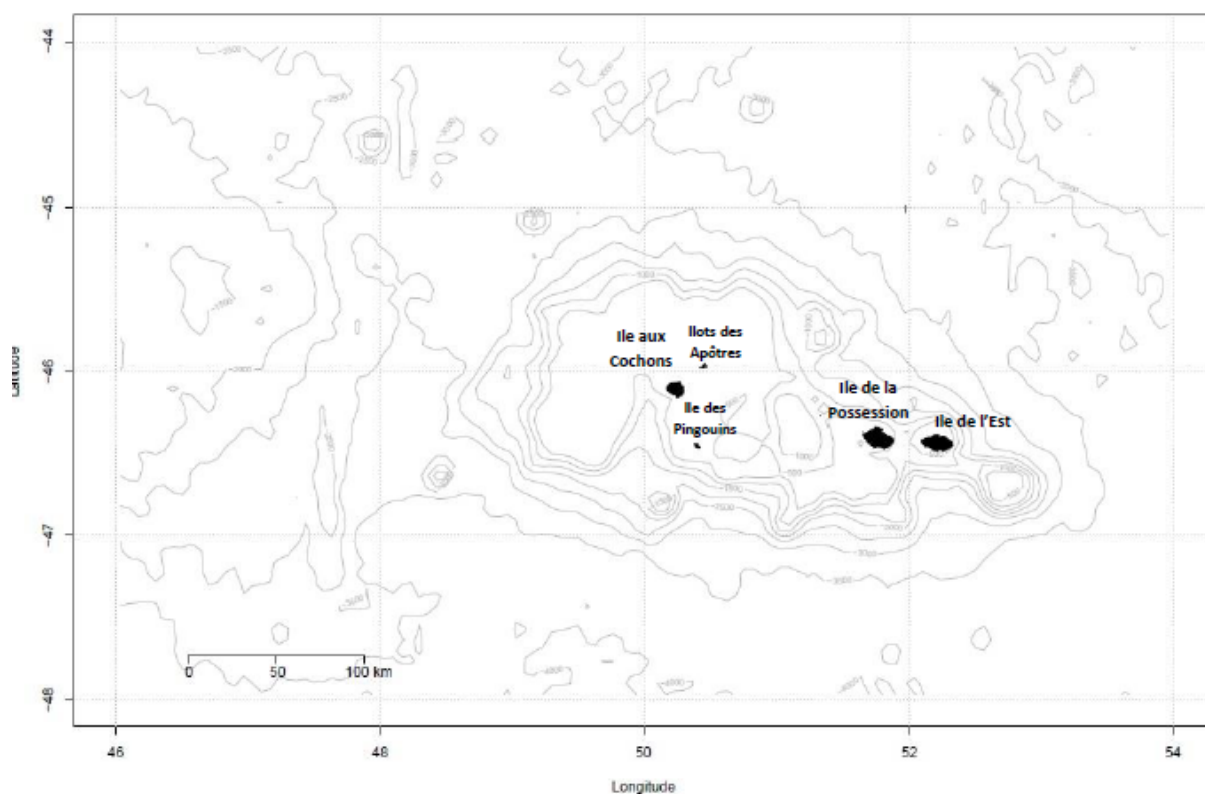
6

- Pensez-vous que la déprédation avait également lieu en dehors des opérations de virage, notamment lorsque les lignes étaient en pêche au fond :

	Crozet	Kerguelen
Orques	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord → Tranche de profondeur ? : _____ <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis	
Cachalots	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord → Tranche de profondeur : _____ <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord → Tranche de profondeur : _____ <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis

- S'il est possible, localisez de façon approximative les zones particulières où vous avez régulièrement eu de forts taux de déprédation par les orques (en écrivant « O ») et par les cachalots (en écrivant « C ») ainsi que celles où l'effort de pêche a été régulièrement effectué (en écrivant « P »)

CROZET ARCHIPELAGO

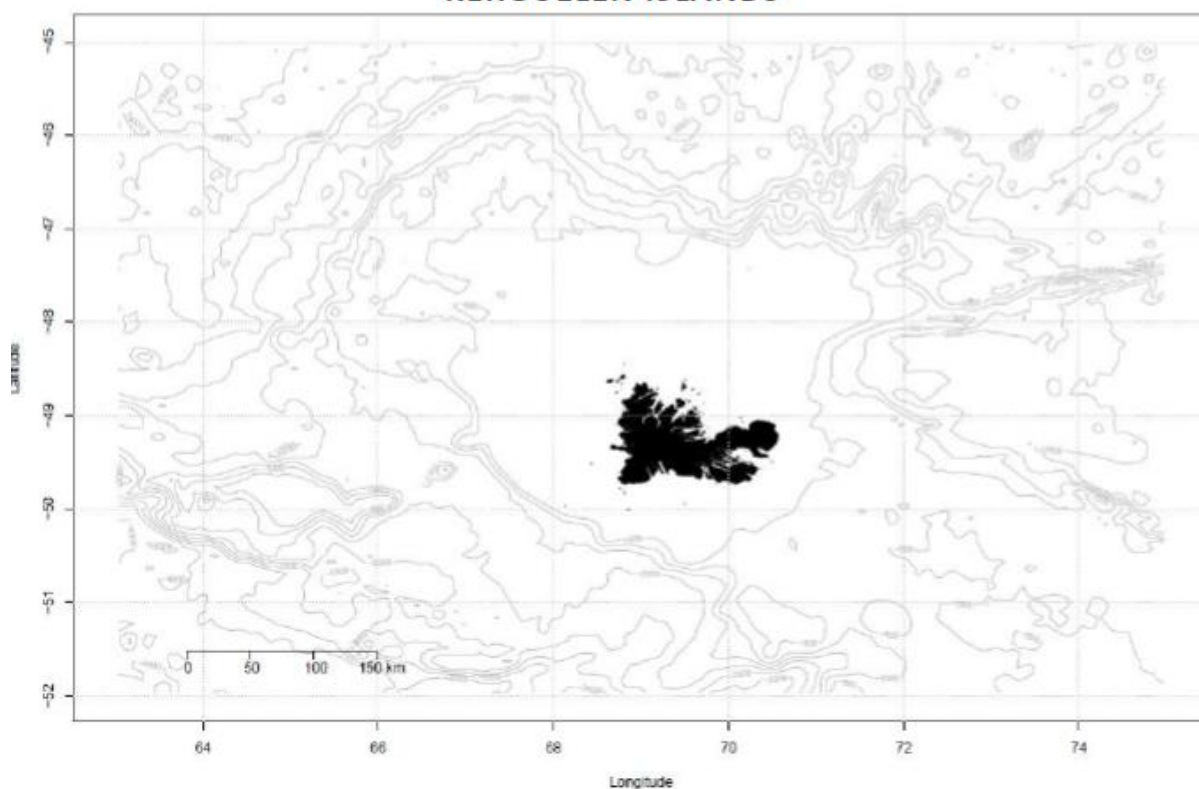


- Les caractéristiques spécifiques que vous pouvez associer à la déprédation à **CROZET** (de la plus forte à la moins forte):

Orques	Cachalots

- S'il est possible, localisez de façon approximative les zones particulières où vous avez régulièrement eu de forts taux de déprédation par les cachalots (en écrivant « C ») ainsi que celles où l'effort de pêche a été régulièrement effectué (en écrivant « P »)

KERGUELEN ISLANDS



- Les caractéristiques spécifiques de l'environnement marin que vous pouvez associer à la déprédation à **KERGUELEN** (de la plus forte à la moins forte):

Cachalots

III. Réactions face à la déprédation

- Au cours des dernières marées, lorsque vous arriviez sur une zone **pour commencer une session de virage**, les cétacés étaient déjà sur place, de manière générale, vous :

	Crozet	Kerguelen
Orques	<input type="checkbox"/> Commencez quand-même l'opération de virage → En dessous de combien d'individus : __ <input type="checkbox"/> Attendez leur départ sur place avant de commencer l'opération de virage → À partir de combien d'individus : __ <input type="checkbox"/> Décidez de quitter immédiatement la zone en question pour virer/filer ailleurs → À partir de combien d'individus : __ <input type="checkbox"/> Autre action : _____ _____ _____	
Cachalots	<input type="checkbox"/> Commencez quand-même l'opération de virage → En dessous de combien d'individus : __ <input type="checkbox"/> Attendez leur départ sur place avant de commencer l'opération de virage → À partir de combien d'individus : __ <input type="checkbox"/> Décidez de quitter immédiatement la zone en question pour virer/filer ailleurs → À partir de combien d'individus : __ <input type="checkbox"/> Autre action : _____ _____ _____	<input type="checkbox"/> Commencez quand-même l'opération de virage → En dessous de combien d'individus : __ <input type="checkbox"/> Attendez leur départ sur place avant de commencer l'opération de virage → À partir de combien d'individus : __ <input type="checkbox"/> Décidez de quitter immédiatement la zone en question pour virer/filer ailleurs → À partir de combien d'individus : __ <input type="checkbox"/> Autre action : _____ _____ _____

	Crozet	Kerguelen
Orques	<input type="checkbox"/> Continuez l'opération, <input type="checkbox"/> En dessous d'un seuil de nb d'individus. : _____ Augmentation de la vitesse de virage : OUI - NON Après avoir fini le virage, vous : <input type="checkbox"/> Continuez le virage/filage dans la même zone <input type="checkbox"/> Faisiez de la route pour aller virer/filer ailleurs → Distance moyenne : _____ <input type="checkbox"/> Ballonniez en attendant leur départ <input type="checkbox"/> Décidez de quitter immédiatement la zone après avoir ballonné <input type="checkbox"/> À partir d'un nb. d'individus : _____ <input type="checkbox"/> L'auriez-vous fait lors de vos premières marées? <input type="checkbox"/> OUI <input type="checkbox"/> NON <input type="checkbox"/> Autre action : _____	<p>Pour vos dernières marées, lorsque vous étiez <u>en plein milieu d'une opération de virage</u>, les cétacés arrivaient et se mettaient à interagir avec les palangres, de manière générale, VOUS...</p>
Cachalots	<input type="checkbox"/> Continuez l'opération, <input type="checkbox"/> En dessous d'un seuil de nb d'individus. : _____ Augmentation de la vitesse de virage : OUI - NON Après avoir fini le virage, vous : <input type="checkbox"/> Continuez le virage/filage dans la même zone <input type="checkbox"/> Faisiez de la route pour aller virer/filer ailleurs → Distance moyenne : _____ <input type="checkbox"/> Ballonniez en attendant leur départ <input type="checkbox"/> Décidez de quitter immédiatement la zone après avoir ballonné <input type="checkbox"/> À partir d'un nb. d'individus : _____ <input type="checkbox"/> L'auriez-vous fait lors de vos premières marées? <input type="checkbox"/> OUI <input type="checkbox"/> NON <input type="checkbox"/> Autre action : _____	<input type="checkbox"/> Continuez l'opération, <input type="checkbox"/> En dessous d'un seuil de nb d'individus. : _____ Augmentation de la vitesse de virage : OUI - NON Après avoir fini le virage, vous : <input type="checkbox"/> Continuez le virage/filage dans la même zone <input type="checkbox"/> Faisiez de la route pour aller virer/filer ailleurs → Distance moyenne : _____ <input type="checkbox"/> Ballonniez en attendant leur départ <input type="checkbox"/> Décidez de quitter immédiatement la zone après avoir ballonné <input type="checkbox"/> À partir d'un nb. d'individus : _____ <input type="checkbox"/> L'auriez-vous fait lors de vos premières marées? <input type="checkbox"/> OUI <input type="checkbox"/> NON <input type="checkbox"/> Autre action : _____

- Lors de vos dernières marées, employiez-vous des changements de pratique de pêche pour limiter les impacts liés à la déprédation ?
 - NON
 - OUI
 - Augmentation de la vitesse de virage ?
 - Mise à l'eau de lignes plus courtes lors du prochain filage si dans le même secteur ?
 - Modification de la profondeur à laquelle étaient déployées les prochaines lignes ?
 - Moins profond ?
 - Plus profond ?
 - Réduction du temps de pêche des lignes ?

- Autres changements de pratique de pêche pour limiter la déprédation ?

- Utilisation d'autres stratégies d'évitement de la déprédation autres que les changements de pratique de pêche, si oui lesquelles ?

IV. Stratégies de pêche

- Informez-vous l'ensemble des autres navires présents sur la zone de la déprédation vous affectant ?

Crozet	Kerguelen
<input type="checkbox"/> OUI	<input type="checkbox"/> OUI
<input type="checkbox"/> NON	<input type="checkbox"/> NON

- Pêchiez-vous généralement d'une année sur l'autre aux mêmes endroits selon la saisonnalité (par exemple certains secteurs l'hiver et d'autres l'été) ?
 - Oui (100%)
 - Plutôt aléatoire (50% Oui / 50% Non)
 - Non (0%)
- Est-ce qu'il y avait des facteurs autres que le rendement de pêche ou la déprédation qui pouvaient influencer vos décisions de rester sur la session de virage ou la quitter ? Si oui, lesquels ?

VI. Coûts indirects de la déprédation – Solutions d'évitement

- Lorsque la déprédation avait lieu au cours du virage, pour les dernières marées :

CROZET - ORQUES					
Moyen d'évitement de la déprédation	Déjà pratiqué? OUI NON	Fréquence moyenne au cours d'une saison de pêche?	Efficace? OUI NON	Distance parcourue moyenne?	Capable d'estimer le surcoût lié à la déprédation? OUI NON Si oui, combien à l'échelle d'une saison de pêche?
« Ballonner », partir puis revenir plus tard					
Partir virer/filer plus loin après le virage de la palangre en question					

CROZET - CACHALOTS					
Moyen d'évitement de la déprédation	Déjà pratiqué? OUI NON	Fréquence Moyenne au cours d'une saison de pêche?	Efficace? OUI NON	Distance parcourue moyenne?	Capable d'estimer surcoût? OUI NON Si oui, combien à l'échelle d'une saison de pêche?
« Ballonner », partir puis revenir plus tard					
Partir virer/filer plus loin après le virage de la palangre en question					

KERGUELEN - CACHALOTS					
Moyen d'évitement de la déprédation	Déjà pratiqué? OUI NON	Fréquence Moyenne au cours d'une saison de pêche?	Efficace? OUI NON	Distance parcourue moyenne?	Capable d'estimer surcoût? OUI NON Si oui, combien à l'échelle d'une saison de pêche?
« Ballonner », partir puis revenir plus tard					
Partir virer/filer plus loin après le virage de la palangre en question					

- Surcoût moyen pour la réparation ou le changement du matériel de pêche (hameçons etc...) à cause de la déprédation au cours d'une saison de pêche :
-

- Surcoût par jour de pêche moyen lié au rallongement de la saison de pêche à cause de la déprédation :
-

- Y a-t-il des phénomènes ou raisons autres que la déprédation qui occasionnent des coûts économiques, si oui lesquels ?
-

VII. Solutions d'avenir

- Pensez-vous qu'un système de protection individuel de l'hameçon afin que le poisson soit entièrement protégé dès qu'il mord pourrait être possible à implémenter ?
 - Tout à fait d'accord D'accord Pas d'accord
 - Pas du tout d'accord Pas d'avis
- Pensez-vous que la pêche au casier serait une solution efficace contre la déprédation (en revoyant le modèle du casier et en utilisant un caseyeur) ?

Crozet	Kerguelen
<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord
<input type="checkbox"/> D'accord	<input type="checkbox"/> D'accord
<input type="checkbox"/> Pas d'accord	<input type="checkbox"/> Pas d'accord
<input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord	<input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord
<input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Pas d'avis

- Pensez-vous que la pêche au casier (en revoyant le modèle du casier et en utilisant un caseyeur) serait économiquement viable ?

Crozet	Kerguelen
<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord
<input type="checkbox"/> D'accord	<input type="checkbox"/> D'accord
<input type="checkbox"/> Pas d'accord	<input type="checkbox"/> Pas d'accord
<input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord	<input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord
<input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Pas d'avis

- Pensez-vous que la recherche scientifique devrait se concentrer sur :
 - Répulsifs
 - Leurres
 - Compréhension du comportement des cétacés
 - Système de protection des poissons
 - Changement de technique de pêche (casier ou autre)
 - Autre : _____
- Auriez-vous des idées ou pensez-vous à des solutions (non testées) pour limiter ou supprimer la déprédation? Si oui, pouvez-vous les décrire ci-dessous:

VIII. Écologie - Durabilité

- Depuis votre première marée, vous avez remarqué que la ressource en légine :

Crozet	Kerguelen
<input type="checkbox"/> A diminué → À cause de : <input type="checkbox"/> La déprédation <input type="checkbox"/> L'augmentation des quotas de pêche <input type="checkbox"/> Autre :	<input type="checkbox"/> A diminué → À cause de : <input type="checkbox"/> La déprédation <input type="checkbox"/> L'augmentation des quotas de pêche <input type="checkbox"/> Autre :
<input type="checkbox"/> Est resté stable <input type="checkbox"/> A varié d'une année sur l'autre sans tendance <input type="checkbox"/> A augmenté <input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Est resté stable <input type="checkbox"/> A varié d'une année sur l'autre sans tendance <input type="checkbox"/> A augmenté <input type="checkbox"/> Pas d'avis

- Pensez-vous que l'augmentation historique des quotas de pêche a renforcé le phénomène de la déprédation ?

Orques	Cachalots
<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis	<input type="checkbox"/> Tout à fait d'accord <input type="checkbox"/> D'accord <input type="checkbox"/> Pas d'accord <input type="checkbox"/> Pas du tout d'accord <input type="checkbox"/> Pas d'avis

- Si vous avez/aviez eu le choix de proposer les quotas à pêcher sur une saison de pêche, le tonnage serait :

- Kerguelen : _____
- Crozet : _____

- Pensez-vous que la déprédation pourrait avoir des conséquences écologiques sur le long-terme pour les populations de cétacés :

Désastreuses
 Bénéfiques
 Ni l'une ni l'autre
 Pas d'avis

IX. Autres questions

- Nombre personnes à bord dans l'équipage ? _____
- Prix estimé pour la consommation alimentaire à bord pour une journée de pêche : _____
- Caractéristiques des moteurs (nombre, type, fonctionnement, puissance etc.) des navires utilisés (en donnant le nom) :

- Type d'appât principalement utilisé : _____
- Prix de l'appât : _____
- Prix du gazoil : _____
- Consommation moyenne du gazoil en transit : _____
- Consommation moyenne du gazoil au filage : _____
- Consommation moyenne du gazoil au virage : _____
- Vitesse moyenne en transit : _____
- Vitesse moyenne au filage : _____
- Vitesse moyenne au virage : _____

- Vidages de cuves de déchets
À quel moment ? Quelle fréquence ?
Quantité approximative pour une tonne de légine nette ?

X. Remarques ou suggestions supplémentaires

Toute remarque ou observation au cours de votre expérience est bonne à prendre !

**Merci beaucoup pour le temps accordé au questionnaire,
votre contribution est précieuse à l'avancée du projet.**

19

Comportement des capitaines de pêche, des orques *Orcinus orca* et des cachalots *Physeter macrocephalus* dans le contexte de compétition autour de la pêche à la légine australe *Dissostichus eleginoides* dans les eaux subantarctiques françaises.

Résumé : La surexploitation des ressources halieutiques entraîne une compétition croissante entre les pêcheries et la biodiversité marine. Cette compétition donne lieu à des interactions de type déprédation (consommation des poissons directement sur le matériel de pêche par les prédateurs marins). La déprédation engendre des conséquences i) socio-économiques pour les pêcheries (diminution des rendements) ; ii) écologiques pour les prédateurs marins (risques accrus de capture accidentelle ou d'exposition à une réponse létale) et iii) écosystémiques (impacts sur les ressources cibles et auxiliaires).

Cette thèse propose d'étudier, sur une des pêcheries des plus lucratives, des plus sélectives mais également des plus exposées à la déprédation, les mécanismes décisionnels (capitaines) et comportementaux (prédateurs marins) impliqués dans la déprédation exercée par les orques (*Orcinus orca*) et les cachalots (*Physeter macrocephalus*) sur la pêche à la palangre démersale ciblant la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) dans les Zones Économiques Exclusives françaises des îles Crozet et Kerguelen, océan Indien.

Par une approche originale combinant éthologie humaine et animale sur fond de théorie de l'approvisionnement optimal à deux échelles spatio-temporelles, nous montrons que i) cette déprédation est marquée avec une compétition d'autant plus importante que les capitaines sont expérimentés ; ii) les odontocètes ajustent leur comportement naturel pour bénéficier de l'apport de nourriture issue des pêcheries ; iii) aucune prise de décision ne permet simultanément un haut rendement de pêche et une déprédation réduite. Ces résultats soulignent l'importance de la pression exercée par les pêcheries sur les ressources naturelles et la pertinence de futures évaluations bioéconomiques et socio-écosystémiques pour assurer la viabilité économique des pêcheries et la durabilité des ressources naturelles exploitées et auxiliaires.

Mots-clés : DÉPRÉDATION, CACHALOTS, ORQUES, APPROVISIONNEMENT OPTIMAL, ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE HUMAINE, ATTÉNUATION

Fishing behaviours of skippers, killer whales *Orcinus orca* and sperm whales *Physeter macrocephalus* in the context of competition around the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* longline fishery in French sub-Antarctic waters.

Summary: Overexploitation of fisheries resources leads to increasing competition between fisheries and marine biodiversity. This competition gives rise to depredation-type interactions (consumption of fish directly on the fishing gears by marine predators). Depredation has i) socio-economic consequences for fisheries (reduced yields); ii) ecological for marine predators (increased risk of bycatch or exposure to a lethal response) and iii) ecosystems (impacts on target and auxiliary resources).

This thesis proposes to study, on one of the most lucrative fisheries, the most selective but also the most exposed to depredation, the decisional mechanisms (captains) and behavioural (marine predators) involved in the depredation exerted by the orcas (*Orcinus orca*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*) on the demersal longline fishery targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the French Exclusive Economic Zones of the Crozet and Kerguelen, Indian Ocean.

By an original approach combining human and animal ethology against the backdrop of optimal foraging theory at two spatio-temporal scales, we show that i) this depredation is marked with a competition all the more important as the captains are experienced; (ii) odontocetes adjust their natural behaviour to benefit from the supply of food from the fisheries; (iii) no decision-making simultaneously allows high fishing yield and reduced depredation. These results highlight the importance of fisheries pressure on natural resources and the relevance of future bio economic and socio-ecosystem assessments to ensure the economic viability of fisheries and the sustainability of exploited and ancillary natural resources.

Keywords: DEPRÉDATION, SPERM WHALES, KILLER WHALES, OPTIMAL FORAGING, HUMAN BEHAVIOURAL ECOLOGY, MITIGATION



C.E.B.C. (Centre d'Etudes Biologiques de Chizé)
405 Route de Prissé-la-Charrière
79360 Villiers-en-Bois

