



HAL
open science

DEPREDATION PAR LES ORQUES (ORCINUS ORCA) ET LES CACHALOTS (PHYSETER MACROCEPHALUS) SUR LES PALANGRIERS A LA LEGINE AUSTRALE DANS LA ZEE DE L'ARCHIPEL DE CROZET

Paul Tixier

► **To cite this version:**

Paul Tixier. DEPREDATION PAR LES ORQUES (ORCINUS ORCA) ET LES CACHALOTS (PHYSETER MACROCEPHALUS) SUR LES PALANGRIERS A LA LEGINE AUSTRALE DANS LA ZEE DE L'ARCHIPEL DE CROZET. Sciences de l'environnement. Université Aix-Marseille II, 2012. Français. NNT: . tel-00910893

HAL Id: tel-00910893

<https://theses.hal.science/tel-00910893>

Submitted on 2 Dec 2013

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.

**THESE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITE AIX-MARSEILLE II**

Spécialité : Biologie Ecologie Marines
Ecole Doctorale : Sciences de l'Environnement

Présentée par

Paul TIXIER

Pour obtenir le grade de DOCTEUR de l'UNIVERSITE AIX-MARSEILLE II

**DEPREDATION PAR LES ORQUES (*ORCINUS ORCA*) ET
LES CACHALOTS (*PHYSETER MACROCEPHALUS*) SUR LES
PALANGRIERS A LA LEGINE AUSTRALE DANS LA ZEE DE
L'ARCHIPEL DE CROZET**



Soutenue le 10 Juillet 2012

Devant le jury composé de

Dr. Vincent RIDOUX, CRMM, Université de la Rochelle

Dr. David LUSSEAU, IBES, University of Aberdeen

Dr. Lance BARRETT-LENNARD, Vancouver, University of British Columbia

Pr. Guy DUHAMEL, MPA, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris

Pr. Charles-François BOUDOURESQUE, MIO, Aix-Marseille Université

Dr Christophe GUINET, CEBC-CNRS

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur

Directeur de Thèse

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont tout d'abord à Christophe Guinet, chercheur au CEBC et directeur de cette thèse, pour m'avoir fait confiance sur cette étude passionnante sur les orques de Crozet, un animal nourrissant une vieille passion. Ses conseils et ses connaissances de l'espèce et des domaines associés que sont la sociobiologie et l'écologie alimentaire m'ont permis de prendre régulièrement les bonnes directions vers l'achèvement de ce travail. Certaines rencontres sont déterminantes dans une vie, et notre première discussion sur l'Île d'Hanson un soir d'Août 2006 en Colombie Britannique en observant les orques en fait partie.

Je remercie les différents partis qui ont su collaborer pour rendre cette étude financièrement et logistiquement possible : les armateurs de pêche à la légine (SAPMER, SCAPECHE, LEGARREC & PECHE AVENIR) regroupés au SARPC, les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) avec le Ministère de l'Outre Mer et la Réserve Naturelle, le Muséum National d'Histoire Naturelle et le Pr. Guy Duhamel, et l'Institut Paul Emile Victor (IPEV). En particulier je remercie Cédric Marteau pour sa grande implication dans l'ensemble de ces projets et Thierry Clot pour son soutien à terre mais aussi « en mer ». Je n'oublie pas Henri Weimerskirch, directeur de l'équipe Prédateurs Marins au CEBC et le programme 109 qu'il mène.

Je remercie toutes les personnes qui nous ont transmis des photos d'orques au cours des 40 dernières années. Il y a d'abord tous les hivernants et les campagnards d'été qui se sont succédés sur l'Île de la Possession. Je pense ensuite à tous les contrôleurs des pêches qui malgré un rythme de travail souvent effréné prennent du temps pour prendre des photos dans des conditions parfois difficiles. Ces données sont extrêmement précieuses et permettent le suivi à long terme de la population d'orques.

Parmi les personnes croisées au CEBC au cours de ces 3 ans, je remercie particulièrement Christophe Barbraud, Yves Cherel, Dominique Besson, Karine Delord, Mathieu Authier, Morgane Viviant et Déborah Pardo pour leur aide sur les différentes parties de l'étude.

Nicolas Gasco est sans doute la personne que j'ai le plus sollicitée, en particulier pour ses dons en programmation pour que les choses aillent « plus vite », merci pour sa patience et son enthousiasme.

Au CEBC, les années passent et les gens vont et viennent. L'enthousiasme et la bonne humeur des personnes suivantes ont fortement contribué à réaliser la partie analyse de ce travail dans des conditions agréables. Je pense à mes collègues de bureau Morgane Viviant, Jade Vacquie Garcia, Lucie Montorio, Marie Louis, Marie Laure Schneider, Flore Samaran, Tiphaine Jeanniard Dudot, Cédric Cotté et Mickael Guillon, Alizée Meillère, Maxime le Henanff, Thibault Powolny, Aurélie Aidam, Laurène Trudelle, Lorelei Guéry, Damien Chiron, sans oublier Pierre, Andréaz, Chloé, Marina, Baptiste tous sont devenus des amis. En particulier à mes 2 potos Nory El Ksabi et Aurélien Prudor.

Ce sont les rencontres faites sur les navires de pêche qui ont sans doute rendu ce travail si riche et spécial pour moi. Embarquer pendant un total de 10 mois sur 3 palangriers différents m'a permis d'appréhender au plus près la vie de ces hommes, marginale, difficile, mais passionnée. Je les remercie tous pour les expériences vécues à leurs côtés dans ces conditions extrêmes et les leçons de vie qu'ils m'ont transmises. En particulier je voudrais rendre hommage à Yvonnice Lestrehan pour avoir guidé mes premiers pas à bord, Paul Louis Lemoigne pour avoir partagé son immense expérience, dans tous les domaines de la vie, et pour son humour, en puis Georges Guilcher pour ses conseils avisés et sa grande aide pour les premières biopsies. Comment oublier Eric, Rony, Saïd, Didou, Donald, Valery, Vitali, Arnaud, Fred, Jose, Richard, Lewis, Yuri, Camion, Serge, Ali, Nicola, et bien d'autres.. leur hospitalité et leur aide ont largement contribué à la réussite des missions.

Je remercie aussi particulièrement l'ensemble des personnes qui sont venues m'assister à la Baie Américaine sur l'Ile de la Possession d'Octobre à Décembre 2011. Malgré les dizaines d'heures d'attente et d'observation sous le vent froid et la pluie entrecoupées de courses effrénées avec le matériel pour suivre les orques depuis la côte, tous sont repartis avec un sourire et une émotion qui n'ont fait qu'amplifier la bonne intensité de cette mission. En particulier, je pense à Maxime Loubon (l'homme le plus rapide du monde avec un ciré), Franck Théron, Yves Cherel, François Criscuolo, Benoît Gineste (meilleur porteur de flèches), Gildas Lemonier (et la Gildaz case), Julien Cartier, mais aussi Ludo, Seb, les deux Philippe A (et son île de l'Ouest) et K et Nico.

Mes remerciements vont ensuite à toute l'équipe de la « killer whale survey » de 2010, campagne scientifique de la NOAA le long des îles Aléoutiennes. Je pense tout d'abord à John Durban, qui m'a formé aux biopsies et au déploiement de balises sur les orques, à Paul Wade pour m'avoir permis de participer à la mission, à Holly Fearnbach pour son support d'« entre-thésard » et à Dave Ellifrit. Je rends aussi un hommage particulier au capitaine du crabier affrété, Atle Remme qui nous a malheureusement quittés récemment.

Comment oublier les personnes grâce auxquelles tout a commencé, là bas dans les fjords de Colombie Britannique, Paul Spong et Helena Symonds, ils m'ont appris tellement de choses mais par-dessus tout, une philosophie unique vis-à-vis des orques, de l'environnement et de la vie en général. Parmi les autres personnes rencontrées au cours de mon passage là bas, je remercie particulièrement Jared Towers, Graeme Ellis, John Ford ainsi que Dan & Joanne Kukat, Lance Barrett Lennard, Tomoko Mitsuya et Jenny Linton.

Un grand merci aux personnes qui m'ont aidé dans la finalisation de ce manuscrit à savoir Baptiste Picard, Marina Fontaine, Marie Louis, Mickaël Guillon, Jade Vacquié-Garcia, Aurélien Prudor, Lucie Montorio, Sophie Ioroux et Lorelei Guéry. En particulier, je pense à Paula Mendéz pour son soutien moral au cours des dernières semaines de rédaction, mais aussi tout au long de thèses que nous avons commencées en même temps.



Enfin, je dédie l'ensemble de ce travail à ma proche famille. A mes parents et mon petit frère pour leur soutien tout au long de cette grande aventure qui a commencé il y a longtemps, ils m'ont toujours fait confiance malgré les nombreuses « inquiétudes » que j'ai pu leur causer au cours de mes voyages...

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS.....	3
TABLE DES MATIERES	7
PUBLICATIONS	9
CONFERENCES & WORKSHOP	11
CHAPITRE 1.	
INTRODUCTION GENERALE.....	13
A. Conflits d’usage.....	15
B. Déprédation en milieu marin	20
C. Les conséquences de la déprédation sur les humains	23
D. Les conséquences sur les populations animales.....	25
E. Déprédation sur la pêche à la palangre par les cétacés	32
F. La déprédation par les orques et les cachalots dans la ZEE de l’Archipel de Crozet.....	35
G. Objectifs et organisation de la thèse.....	37
CHAPITRE 2.	
SITES D’ETUDE ET MODELES BIOLOGIQUES	39
A. Zone d’étude.....	41
B. Pêcheries	43
C. Modèle d’étude : l’orque	45
D. Spécificités de la population de Crozet	49
E. Contribution personnelle dans l’achèvement des objectifs.....	57
PARTIE I.	
CONSEQUENCES ECONOMIQUES ET ELEMENTS DE MITIGATION	
CHAPITRE 3.	
NIVEAUX DE DEPREDATION ET TENDANCES.....	61
A. Introduction	63
B. Méthodes	65
C. Résultats.....	70
D. Discussion	86
CHAPITRE 4.	
FACTEURS LIMITANTS LA DEPREDATION – RECOMMANDATIONS	91
A. Introduction	93
B. Méthodes	94
C. Résultats.....	97
D. Discussion	105

PARTIE II.....
CONSEQUENCES DEMOGRAPHIQUES ET ECOLOGIQUES SUR LA POPULATION
D'ORQUES.....

CHAPITRE 5.
ORGANISATION SOCIALE..... 113
A. Introduction 115
B. Méthodes 117
C. Résultats..... 120
D. Discussion 130

CHAPITRE 6.
VARIATIONS COMPORTEMENTALES INTRA-POPULATIONNELLES : INFLUENCE
SUR L'ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE 137
A. Introduction 139
B. Méthodes 142
C. Résultats..... 145
D. Discussion 154

CHAPITRE 7.
DIVERGENCES DES TRAJECTOIRES DEMOGRAPHIQUES..... 159
A. Introduction 161
B. Méthodes 163
C. Résultats..... 167
D. Discussion 173

CHAPITRE 8.
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES 179
A. Synthèse des résultats..... 181
B. Estimations de la déprédation 184
C. Bilan des facteurs limitant la déprédation et autres facteurs possibles. 186
D. La déprédation : un conflit d'usage à l'équilibre coûts-bénéfices fragile 193
E. Influence de facteurs naturels..... 195
F. Origine des variations comportementales.....198
G. Conservation des orques de Crozet et implications globales 202
H. Perspectives 204

LISTE DES FIGURES 209
LISTE DES TABLEAUX 213
REFERENCES..... 217
ANNEXES A. Table & Figures 247
ANNEXES B. Articles 255
ABSTRACT 365

PUBLICATIONS

Table 0. Liste d'articles et stade de publication.

Chapitre	Annexe	Titres	Statut
III & IV	B1	Tixier, P. , Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet, C. 2010. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation solutions. <i>CCAMLR Science</i> , 17, 179-195.	Publié
III & IV		Tixier, P. , Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet C. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales: depredation levels and mitigation solutions.	En préparation
IV		Tixier, P. , Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet C. Killer whales and fisheries acoustic repulsive device: habituation process recommends precautionary principle.	En préparation
V & VI	B2	Tixier, P. , Gasco, N. & Guinet, C. Social organization and inter-pod behavioural variations of the Crozet killer whales: influence of horizontal culture.	A resoumettre
V	B3	Tixier, P. , Gasco, N. & Guinet, C. Changes in killer whales social organization: consequence of over-mortality?	A soumettre
VI		Tixier, P. , Gasco, N., Mendez Fernandez., P., Cherel., Y. & Guinet, C. Diet variations between killer whale matriline : influence of artificial toothfish intake from fisheries.	En préparation
VII	B4	Tixier, P. , Gasco, N. & Guinet, C. Intra-population variations of feeding ecology lead to divergent demographic trajectories in killer whales.	En révision
VII	B5	Tixier, P. , Gasco, N. & Guinet, C. Demographic consequences of interactions with illegal fisheries on a vulnerable killer whale population.	A resoumettre

Table 0. Publications en co-auteurs parues et en cours.

Titres	Statut
Pitman, R. L., Durban, J. W., Greenfelder, M., Guinet, C., Jorgensen, M., Olson, P. A., Plana, J., Tixier, P. & Towers, J. R. 2011. Observations of a distinctive morphotype of killer whale <i>Orcinus orca</i> , type D, from subantarctic waters. <i>Polar Biology</i> , 34, 303-306.	Publié
Guinet, C. & Tixier, P. , 2011. Crozet killer whales: a remote but changing environment. <i>Whalewatcher</i> . 40(1): 33-38.	Publié
Vacquie-Garcia, J., Tixier, P. , Gasco, N. & Guinet, C. Population dynamics of the Crozet and Kerguelen sperm whales.	En préparation
Scheffer, A. & Tixier, P. Insights on diet and seasonal occurrence of killer whales in Azores archipelago. <i>En cours de redaction</i> .	En préparation
Louis, M., Gally, F., Tixier, P. , Lerest, K., Barbraud, Guinet., C. abundance and social structure of a large bottlenose dolphin population in the English Channel	En préparation

CONFERENCES & WORKSHOPS

Les conférences auxquelles j'ai donné une présentation orale sont en gras :

Réseau National d'Echouage, La Rochelle, France, Octobre 2008

Réunion de travail avec Armateurs de Pêche, TAAF et MNHN, Paris, France, Juin 2009

CNFRA, Paris, France, Septembre 2009

SMM, Québec, Canada, Octobre 2009

Réunion de travail avec Armateurs de Pêche, TAAF, MNHN, IPEV et Ministère de l'Outre Mer, Paris, France, Juin 2009

Journée de l'école doctorale "Sciences de l'Environnement" Université Aix Marseille II, Aix en Pce, France, Avril 2011

CHAPITRE I

INTRODUCTION GENERALE



INTRODUCTION

INTRODUCTION

A. Conflits d'usage

A.1. Conflits d'usage : Contexte général

Le XXI^e siècle est marqué par une expansion accrue de la domination humaine sur les processus naturels, avec une influence, directe ou indirecte, documentée sur la majorité des écosystèmes recensés sur Terre (Vitousek et al., 1997). Il a été estimé qu'environ 40-50% de la surface totale de la Terre a déjà été transformée par l'activité anthropique, avec souvent des conséquences écologiques significatives. Par exemple, 10-15% de la surface continentale est couverte par des cultures ou par des zones urbaines et 6-8% a été converti en pâturages (Olson et al., 1983 ; Vitousek et al., 1997). Les humains exploitent aussi 35% de la productivité globale des plateaux océaniques (Pauly & Christensen, 1995), 40% de la production primaire annuelle (Vitousek et al., 1986) et utilisent 60% des cours d'eau (Postel et al., 1996 ; Sanderson et al., 2002). Au cours des 30 dernières années, l'agriculture a modifié les taux globaux de fixation de l'azote et d'accumulation du phosphore, alors que les systèmes d'irrigation doivent répondre à une demande grandissante en eau douce (Sanderson et al., 2002; Tilman et al., 2001). L'indice de "dérangement humain" indique que plus de ¾ de la surface terrestre habitable a été modifiée par l'Homme (Hannah et al., 1995; Hannah et al., 1994). Les tendances à l'augmentation de ces chiffres sont directement liées à la croissance accélérée de la population mondiale, estimée aujourd'hui à 6,5 milliards d'habitants et une prévision de l'ONU à 8,9 milliards en 2050. L'empreinte humaine sur l'environnement a atteint de tels niveaux que pour certains spécialistes elle marque le début d'une nouvelle ère géologique appelée "anthropocène" (Sanderson et al. 2002; Steffen et al., 2001).

Face à l'accélération de l'expansion humaine et les changements environnementaux qui l'accompagnent, les habitats naturels, et ce qui reste de la biodiversité mondiale ont été progressivement isolés et restreints à de petites surfaces fragmentées au sein de territoires anthropisés (Laurance, 1997; McCloskey & Spalding, 1989; Primack, 1993). Ceci a eu pour effet l'intensification des interactions et des conflits potentiels entre deux pressions politiques majeures que sont la conservation et le développement (ou croissance économique). Ce type de conflit peut devenir particulièrement problématique dans les pays pauvres où les populations concernées sont rendues vulnérables par des carences en nourriture, en soins

INTRODUCTION

médicaux, ainsi qu'en infrastructures et institutions sociales, et souvent exposées à de violents conflits pour l'accès aux ressources naturelles (USIP, 2001). C'est le cas par exemple de l'écosystème de la savane africaine qui combine une importante biodiversité, et la nécessité de sauvegarde de l'habitat et des espèces, avec une pression grandissante liée aux besoins des populations humaines locales (Homewood & Brockington, 1999).

Au niveau de la conservation, bien que certaines espèces animales semblent bien résister aux pressions de réduction ou de destruction des habitats (Nee & May, 1992 ; Purvis et al., 2001), d'autres apparaissent particulièrement menacées par ces changements environnementaux (Belovsky, 1987 ; Gittleman et al., 2001; Woodroffe, 2000). Certaines caractéristiques spécifiques à ces espèces les rendent plus vulnérables à l'extinction, comme par exemple une grande taille, des comportements sociaux complexes, des populations de faible densité, une spécialisation dans les niches exploitées, un niveau trophique élevé et une large distribution (Diamond, 1984 ; McKinney, 1997 ; Purvis et al., 2001 ; Terborgh, 1974). Ces caractéristiques correspondent à celles de la majorité des grands carnivores terrestres et marins (Gittleman et al., 2001 ; Sunquist & Sunquist, 2001), les exposant de manière particulièrement forte à la perte d'habitat et aux changements environnementaux d'origine anthropique.

L'expansion de l'influence humaine jusqu'aux régions les plus reculées du monde, et l'augmentation des pressions sur les ressources naturelles encore disponibles ont intensifié la problématique des conflits d'usage entre l'Homme et les espèces animales dans un large spectre de situations différentes. Les conflits d'usage entre humains et animaux ont été définis par « quand les besoins et le comportement des espèces animales ont un impact négatif sur les objectifs des humains et quand les objectifs des humains ont un impact négatif sur les besoins des espèces animales. Ils représentent ainsi un phénomène universel et concernent aussi bien le milieu terrestre que le milieu marin.

A.2. Historique

Les cas de conflits d'usage en milieu terrestre sont les plus documentés. Historiquement, les informations fournies par l'analyse de fossiles montrent que les premiers hominidés étaient déjà confrontés, à moindre échelle, à des interactions conflictuelles avec les espèces animales

INTRODUCTION

présentes dans leur environnement. Par exemple, il a été montré que le « crâne de Taung », découvert en 1924 en Afrique du Sud provient d'un enfant tué par un aigle il y a environ 2 millions d'années (Berger, 1999). L'histoire de l'Égypte Ancienne décrit le comportement des hippopotames du Nil venant se nourrir sur les cultures et les crocodiles attaquant les élevages de bétail. Le très étudié comportement de déprédation qu'ont les éléphants d'Afrique *Loxodonta africana* à venir se nourrir dans les cultures céréalières, créant des dégâts dont les amplitudes financière, sociale et matérielle ont des lourdes conséquences sur les populations humaines locales (Saj et al., 2001), semble avoir commencé dès le début de l'agriculture en Afrique il y a plusieurs millénaires (Barnes, 1982). Les risques de transmission de maladie depuis les espèces de canidés ou de rongeurs aux populations humaines ont aussi été largement étudiés et reportés depuis le début de l'époque coloniale au XVIIIe siècle (Mills & Childs, 1998; Thirgood et al., 2005) en particulier dans les pays en voie de développement. C'est à partir du début du XXe siècle et la révolution industrielle que les cas se sont multipliés dans le monde. Par exemple dans l'hémisphère Nord, l'oie à bec court *Anser brachyrhynchus* et le sanglier *Sus scrofa* sont devenus responsables de dommages majeurs sur l'agriculture (Patterson et al., 1989). A partir des années 1950 et l'accélération des techniques d'exploitation des ressources par l'Homme et le déclin rapide de la mégafaune dans le monde ont précipité les besoins de réponses réfléchies quant à la résolution de ces conflits (Nowell & Jackson, 1996 ; Woodroffe et al., 2005).

A.3. Types de conflits

Les conflits d'usage entre l'Homme et les espèces animales sauvages concernent un large spectre de situations dans le monde impliquant des combinaisons d'activités humaines avec de nombreuses espèces animales différentes. Ces situations ont été classées en 6 catégories différentes que sont la déprédation, la chasse de loisir, les prises accidentelles, les attaques sur les humains, la dévastation de culture et enfin la transmission de maladies (Woodroffe et al., 2005).

La déprédation.

INTRODUCTION

La déprédation représente le conflit d'usage le plus documenté dans le monde (Sillero-Zubiri & Laurenson, 2001). Il se définit comme le comportement de certaines espèces animales, en particulier des grands prédateurs de venir se nourrir sur une ressource soit produite (e.g. déchets) soit élevée (e.g. animaux domestiques, bétail) soit capturée (e.g. pêche) par l'Homme. Le problème de la déprédation sur les animaux domestiques, en particulier sur les élevages et troupeaux de bétail, est très répandu en milieu terrestre, avec par exemple le cas du lynx *Lynx lynx* en France (Stahl et al., 2001), de l'ours brun *Ursus arctos* en Norvège (Sagor et al., 1997), du puma *Puma concolor* au Brésil (Mazzolli et al., 2002), du chacal doré *Canis aureus* en Israël (Yom-Tov et al. 1995) ou des tigres *Panthera tigris* en Inde (Sekhar, 1998). Dans certains cas les niveaux de déprédation restent faibles en comparaison avec les autres causes de pertes potentielles. Par exemple, les lycaons *Lycaon pictus* ont été estimés être à l'origine de seulement 1,8% des pertes de bétail dans les fermes du Zimbabwe, les maladies en causant plus de 23,5% (Rasmussen, 1999). A l'inverse, la déprédation peut aussi atteindre des niveaux très élevés. Les éleveurs des zones rurales népalaises affirment que 63% des morts de leur bétail sont causées par des prédateurs (Jackson et al. 1996). Pour les populations pauvres, même un faible nombre de pertes peut engendrer des coûts intolérables pour les éleveurs (Stander, 1990). L'impact économique peut devenir encore plus significatif lorsque le prédateur tue ou prélève plusieurs proies au cours d'un seul événement de déprédation (Nowell & Jackson, 1996). Ce type de cas a par exemple été documenté pour la déprédation du loup *Canis lupus* et des chiens errants sur les élevages de montagne dans les Alpes (Ciucci & Boitani, 1998). Il est aussi commun en milieu marin où les prédateurs peuvent prélever un grand nombre de poissons capturés sur du matériel de pêche ou directement dans des enclos de fermes aquacoles (Read, 2005). Ces événements créent généralement des réactions très hostiles de la part des populations humaines qui y sont exposées (Oli et al., 1994). Les conséquences de ces pertes sont d'autant plus importantes quand les proies prélevées ont des valeurs commerciale et/ou culturelle élevées, comme c'est le cas dans beaucoup de communautés traditionnelles (Sillero-Zubiri & Laurenson, 2001).

La chasse loisir

Ce conflit a causé un antagonisme des humains envers les grands prédateurs pendant des siècles (Sillero-Zubiri & Laurenson, 2001). Par exemple, au Royaume-Uni et en Pologne, les loups, les ours et les lynx ont été tués dans le but de protéger les populations de cerfs *Cervus elaphus* et les rendre disponibles à la chasse loisir. De telles tensions entre les chasseurs et les

INTRODUCTION

grands prédateurs existent encore aujourd'hui. Les prédateurs ont un impact sur la dynamique des populations de leurs proies (Gasaway et al., 1992 ; Peterson, 1999 ; Thirgood et al., 2000), et l'acquisition historique et logique de cette relation par les humains a mené un grand nombre d'espèces de grands carnivores à être intentionnellement chassées (Reynolds & Tapper, 1996; Thirgood et al., 2000; Thirgood et al., 2005).

Les captures accidentelles

Les captures accidentelles représentent un des conflits majeurs des 50 dernières années pour le développement de l'exploitation de la ressource à grande échelle. Ils concernent en particulier le milieu marin et la ressource halieutique avec certaines techniques de pêche très peu sélective étant responsable de déclin significatifs d'espèces prises de manière accessoire. Par exemple, le chalut à la crevette dans le Pacifique Nord Est a été estimé capturer 97% de prises accessoires, représentant 4 millions de tonnes de rejet de poissons non commercialisés par an (Alverson, 1994). Au-delà des espèces de poissons, les captures accidentelles sont aussi très problématiques pour une grande partie des grands prédateurs marins tels que les requins, les oiseaux marins et les mammifères marins, qui en fonction de la pêche concernée, peuvent afficher des pertes significatives.

Les attaques sur les humains.

Bien qu'elles soient beaucoup plus rares que les événements de déprédation ou de chasse, les attaques sur les humains par des espèces de grands prédateurs déclenchent des niveaux conflictuels de grande ampleur (Quigley & Herrero, 2005). Malgré certaines zones localisées où les attaques mortelles sont régulièrement documentées, comme par exemple l'est de l'Inde et le cas des tigres « mangeurs d'homme », ce conflit demeure extrêmement rare dans la majorité des régions du monde. A titre d'exemple, il représente 0,07% de la mortalité humaine aux Etats-Unis, animaux domestiques inclus (Loe, 2002).

Destruction des cultures.

Comme la déprédation, ce type de conflit peut être à l'origine de pertes mineures comme il peut avoir des conséquences financières et sociales extrêmement importantes sur les populations humaines impliquées. Bien que des études suggèrent que de petites espèces

INTRODUCTION

comme les primates ou les rongeurs peuvent causer plus de dommages que des animaux de plus grande taille, les méga-herbivores tels que les éléphants sont capables de détruire de grandes surfaces de cultures céréalières en très peu de temps (Naughton-Treves & Treves, 2005).

Transmission de maladies.

Les risques de transmissions de maladies ont mené l'Homme à afficher une animosité importante envers un grand nombre d'espèces partout dans le monde. Par exemple, les agriculteurs de Grande Bretagne sont exposés à la transmission de la tuberculose à leur bétail par le biais du blaireau *Meles meles* (Hudson et al., 2002). Des carnivores comme le raton laveur *Procyon lotor* sont porteurs du virus de la rage qui tue environ 50000 personnes par an dans le monde (Thirgood et al., 2005).

Parmi ces différents types de conflits, la déprédation représente le conflit le plus répandu et le plus documenté aujourd'hui, tant par ses conséquences économiques que par ses conséquences sur la conservation des espèces impliquées. Avec l'accroissement de la population humaine, la dégradation et la destruction des habitats naturels, l'augmentation des élevages et la diminution des ressources naturelles, la tendance est à l'augmentation du nombre de cas de déprédation rapportés ainsi que des espèces et des activités humaines concernées. Majoritairement documentée en milieu terrestre, la déprédation est aussi en augmentation significative en milieu marin et fait l'objet de la présente étude.

B. Déprédation en milieu marin

B.1. Les enjeux du milieu marin

Des études récentes suggèrent qu'aucune aire marine du monde n'est aujourd'hui épargnée par l'influence humaine et les pêcheries constituent l'activité produisant les impacts les plus significatifs (Halpern et al., 2008). Avec environ 80 millions de tonnes de captures par an, la FAO (Fisheries & Aquaculture Department of the Food and Agriculture Organization) a

INTRODUCTION

estimé qu'en 2005, 25% de la ressource halieutique mondiale était surexploitée ou éliminée et 52% était exploitée au maximum acceptable (FAO, 2006). Cette exploitation industrielle déclarée a été combinée avec une activité illégale significative qui persiste encore aujourd'hui. En effet, au cours des 20 dernières années elle est responsable du prélèvement de 11 à 26 millions de tonnes de biomasse halieutique par an dans le monde (Agnew et al., 2009). Les problèmes engendrés par cette exploitation industrielle, au-delà des déclin directs des populations des espèces ciblées et non ciblées (prises accessoires), ont d'importantes conséquences négatives sur les écosystèmes, et ce à grande échelle (e.g. Pauly et al., 2002, Pauly et al., 2005). L'impact écologique de la surpêche intensive mondiale des années 1950 à 1990 sur les écosystèmes actuels est aujourd'hui clairement été mis en évidence (e.g. Jackson et al., 2001). Notamment, le déclin simultané d'espèces de poisson clés dans ces écosystèmes a provoqué le déclin des prédateurs supérieurs dépendant de cette ressource, comme par exemple les requins ou les mammifères marins (DeMaster et al., 2006), par des interactions de type trophique (biologique). Ces interactions peuvent avoir des effets directs sur les populations de prédateurs marins par l'élimination de leur ressource ou des effets indirects par des processus de cascade dans les réseaux trophiques (Northridge & Hofman, 1999; Kaschner, 2004). Par exemple, le déclin drastique des stocks de harengs *Clupea harengus* de la mer de Barentz au début des années 1960, de la morue polaire *Boreogadus saida* dans les années 1970 et du capelan *Mallotus villosus* dans les années 1980 coïncident avec les déclin observés des populations de phoque du Groenland *Pagophilus groenlandicus* (Baraff & Loughlin, 2000). En Méditerranée les signes de malnutrition observés sur les grands dauphins *Tursiops truncatus*, les dauphins bleus et blancs *Stenella coeruleoalba* et les dauphins communs *Delphinus delphis* ont été associés à la surpêche de leurs proies potentielle et au chalutage intensif (Bearzi, 2006). Alors que pour les prédateurs marins ces interactions trophiques avec les pêcheries entraînent la réduction de la disponibilité de leurs proies, pour l'Homme elles peuvent aussi constituer une source de diminution des ressources exploitées commercialement (Ashford et al., 1996 ; Earle, 1996).

B.2. Les mécanismes sous jacents

Dans ce contexte de modification accélérée des processus naturels par l'Homme, de nombreuses études de cas dans le monde ont permis de préciser les différents mécanismes sous jacents à la mise en place de conflits d'usage de type déprédation. Il s'agit généralement

INTRODUCTION

de tendances locales retrouvées à l'échelle globale qui peuvent être regroupées en plusieurs catégories dont les principales en milieu terrestre sont la croissance des populations humaines, la transformation des milieux, la perte, la dégradation et la fragmentation de l'habitat des espèces, l'abondance et la distribution des proies potentielles pour les prédateurs, et enfin les facteurs climatiques.

En milieu marin, la force majeure responsable de l'apparition de la déprédation à grande échelle est le bouleversement de l'abondance, la distribution et l'accessibilité de certaines proies pour les prédateurs, notamment par les activités telles que les pêcheries et l'aquaculture. En particulier l'écroulement des ressources halieutiques du fait de la pêche a été avancé comme le mécanisme principal déclenchant une compétition de plus en plus exacerbée avec les prédateurs marins (Read, 2005). Or, de nombreuses études sont en accord sur le fait que lorsque ses proies naturelles sont en abondance, un prédateur va prioritairement utiliser cette ressource par rapport à une ressource artificielle que peut représenter par exemple les espèces d'élevage ou les captures sur le matériel de pêche. Au-delà de l'augmentation des densités de ces élevages (aquaculture) ou des pêcheries pour lesquelles les prises ne sont pas protégées, leur facilité d'accès souvent causée par des possibilités limitées de fuite vis-à-vis d'un prédateur, peut rapidement déclencher des modifications du régime/comportement alimentaire d'un prédateur soumis à d'importantes pressions de survie liées à la raréfaction de la ressource (Mishra, 1997 ; Mishra et al., 2003 ; Butler, 2000)

Ce déclin des stocks principalement lié à la croissance des populations humaines et à une demande alimentaire accrue, peut être aussi relié à la dégradation et la destruction de certains habitats marins par des événements chroniques (e.g. pollution, prospection sismique, trafic maritime) ou ponctuels (e.g. marées noires). L'ensemble de ces forces sont aussi liées à un facteur climatique important, qui, par des événements cycliques tels que El Niño, peuvent fortement perturber l'abondance et la disponibilité de proies naturelles des prédateurs marins.

B.3. Les interactions opérationnelles avec les prédateurs marins

En plus de ces impacts démographiques liés aux interactions indirectes trophiques, l'intensification de la compétition entre pêcheries et prédateurs supérieurs marins a potentiellement favorisé la multiplication des interactions directes (opérationnelles) entre

INTRODUCTION

cette activité humaine et un grand nombre d'espèces animales sauvages. Ces interactions se définissent comme la « rencontre physique entre les prédateurs marins et le matériel de pêche ». Leurs effets peuvent être positifs avec i) les pêcheries qui utilisent les prédateurs marins pour localiser la ressource (NMFS, 1992; Gosliner, 1999), et ii) les prédateurs marins qui utilisent les pêcheries pour accéder à une ressource naturellement inaccessible ou difficile à capturer, notamment par la déprédation (Gilman et al., 2007; Moreno et al., 2008). Les effets négatifs peuvent être i) des pertes financières importantes pour les pêcheries liées à la déprédation des espèces ciblées (Hucke-Gaete et al., 2004; Ramos-Cartelle & Mejuto, 2008) et ii) une mortalité accidentelle des populations de prédateurs marins qui peuvent se blesser où rester accrochés sur le matériel de pêche (Gosliner, 1999 ; Hamer et al., 2008, 2011) La déprédation touche aujourd'hui l'aquaculture et plusieurs types de pêcheries dont les principales sont les pêcheries à la palangre et au filet artisanal (Yano & Dahlheim, 1995 ; Brotons et al., 2008). Ces dernières années sont marquées par l'augmentation de la fréquence des événements de déprédation ainsi que du nombre d'espèces de mammifères marins impliquées. En parallèle, le contexte de déclin des pêcheries a aussi accru le ressenti négatif des pêcheurs face au phénomène dans le sens où un même niveau de déprédation a beaucoup plus de conséquences sur le rendement de nos jours qu'il y a 30 ans. Le stress économique qui en résulte amène les pêcheurs à plus fréquemment déplorer l'impact de ces interactions avec des animaux (Reeves et al., 2001 ; Bearzi et al., 2011).

C. Les conséquences de la déprédation sur les humains

Comme montré plus haut, les espèces animales sauvages, en particulier les grands carnivores, peuvent avoir des impacts significatifs sur les communautés humaines partageant leur habitat ou y vivant à proximité. Ces impacts peuvent être des pertes financières et économiques directes et importantes, mais aussi des coûts indirects plus difficilement perceptibles, notamment sur la qualité de vie des populations impliquées.

C.1. Pertes économiques directes

Vivre avec des espèces animales sauvages peut être extrêmement coûteux. Par exemple, au cours des années 1990, les Etats-Unis ont dépensé plus de US\$ 2,5 milliards pour la gestion

INTRODUCTION

de problèmes liés à la déprédation par des espèces animales en milieu terrestre et marin (Conover, 1998). Alors que certains pays ont suffisamment de puissance économique pour couvrir ces coûts, une grande proportion des conflits d'usage se produit dans des régions pauvres du monde, en particulier les conflits Homme- grands carnivores. La déprédation représente le conflit induisant les plus grandes pertes. Par exemple, en milieu terrestre, la déprédation par les loups et les léopards des neiges *Panthera uncia* coûtent aux villageois népalais environ 50% de leurs revenus annuels (Mishra, 1997). En milieu marin, l'impact des cormorans à aigrette *Phalacrocorax auritus* sur les fermes aquacoles de poisson chat (barbue de rivière *Ictalurus punctatus*) fait partie des exemples les plus documentés, impliquant des pertes économiques locales (Mississippi) estimées à US\$ 2,1 millions en 1988 (Stickley & Andrews, 1989).

C.2. Pertes économiques indirectes

En plus des coûts directs associés à la vie à proximité d'espèces animales sauvages, des coûts indirects peuvent provenir des efforts et des stratégies de prévention et de protection mis en place par les humains tels que la protection des prises de pêche ou l'utilisation de systèmes de répulsion. Bien que difficilement quantifiables de manière exhaustive, ces coûts additionnels peuvent aussi être significatifs. Par exemple, la maintenance des enclos et l'investissement dans des systèmes de répulsion acoustiques des mammifères marins exerçant une déprédation sur la plus grande production aquacole du monde, le saumon Atlantique *Salmo salar*, a coûté plusieurs millions de dollars aux états concernés dans Pacifique Nord-Est et l'Atlantique depuis les années 1970 (Morris, 1996).

L'ensemble de ces coûts qu'ils soient directs ou indirects se retrouvent à différentes échelles et peuvent atteindre des niveaux importants. Quand les populations humaines impliquées estiment que ces coûts sont supérieurs aux bénéfices de la vie à proximité d'espèces animales sauvages, ils prennent généralement des mesures d'action visant à réduire l'impact de ces espèces et pouvant avoir des conséquences significatives sur ces populations animales.

D. Les conséquences sur les populations animales.

INTRODUCTION

D.1. La politique d'éradication massive

Les populations humaines confrontées aux conflits d'usage ont plusieurs options pour en limiter les conséquences qui incluent par exemple l'utilisation de systèmes de protection visant à diminuer la probabilité des attaques sur les élevages. Ces mesures peuvent être des moyens de surveillance, des clôtures électriques, des répulsifs chimiques ou acoustiques (Marker et al., 2005 ; Ogada et al., 2003; Shivik et al., 2003; Treves & Karanth, 2003). Cependant, ces approches sont souvent combinées à un contrôle létal des prédateurs, une stratégie qui a été traditionnellement utilisée par l'Homme pendant des millénaires avec des impacts négatifs souvent significatifs sur les populations de carnivores concernées (Woodroffe et al., 2005). Par exemple, Charlemagne est connu pour avoir employé des chasseurs professionnels pour éradiquer les loups sur le territoire français dans les années 800 (Boitani, 1995 ; Woodroffe et al., 2005). Les animaux capables d'attaquer l'Homme ont fait l'objet de battues massives au Moyen Age (Evans-Pritchard, 1956). Même après l'établissement des premières réserves, la chasse de certaines espèces a été encore encouragée par les institutions. Par exemple, le personnel travaillant dans le parc national du Kruger (Afrique du Sud) a tué 18 440 mammifères, oiseaux et reptiles entre 1903 et 1927, et les lycas du parc national d'Hwange ont été activement chassés jusque dans les années 1960 (Child, 2002). A plus grande échelle, les gouvernements ont financé des opérations d'éradication sur la totalité de leur territoire sur des espèces considérées comme très problématiques. C'est le cas des Etats-Unis qui ont ordonné et dirigé une chasse massive des loups et des chiens de prairie *Cynomys* sp. dans les années 1960 (Mech, 1970 ; Reading et al., 2005). De la même manière, de telles opérations de contrôle létal à grande échelle ont été menées en Europe Occidentale sur le loup, l'ours et le lynx (Linnell et al., 2001). Bien que ce type de contrôle létal des populations ait toujours existé, les avancés technologiques récentes, et notamment au niveau de l'armement, ont significativement amélioré l'efficacité de cette pratique. Il existe aujourd'hui un large spectre de technique de contrôle létal des espèces animales qui sont le tir par arme à feu, le piégeage, l'empoisonnement, l'intoxication et même l'utilisation d'explosifs (Brand & Nel, 1997 ; Naughton-Treves & Treves, 2005; Tuytens et al., 2000). Ces techniques ont évidemment des impacts importants sur les espèces ciblées (Marker et al., 2003), mais aussi sur les espèces non-ciblées (Miller et al., 1996). Au Japon, les troupes militaires ont été réquisitionnées par le gouvernement pour tuer les ours noirs

INTRODUCTION

Ursus americanus sous le couvert d'une menace pour les populations. Entre 1946 et 1994, 77 000 ours noirs ont ainsi été éliminés sur l'ensemble du territoire (Knight, 2000). Il y a même des cas où ce type de politique d'éradication a causé l'extinction globale de certaines espèces comme par exemple le loup des Falklands *Dusicyon australis* en 1876 (Sillero-Zubiri et al., 2004).

Dans d'autres cas, le contrôle létal des espèces animales sauvages en conséquence d'un conflit d'usage a causé des déclinés importants des populations ainsi que le rétrécissement extrême de la distribution des survivants et souvent l'élimination de populations locales (Johnson et al., 2001 ; Mech, 1970 ; Naughton-Treves & Treves, 2005). Le guépard *Acinonyx jubatus* fait partie des exemples les plus documentés, avec un déclin de la population mondiale de 100 000 individus en 1 900 à environ 15 000 aujourd'hui, avec une distribution restreinte exclusivement à quelques petites populations fragmentées en Afrique subsaharienne (Marker, 1998). De la même manière, le lycaon est aujourd'hui présent dans seulement 14 des 39 pays qu'il a occupé historiquement et figure maintenant parmi les espèces de carnivore les plus en danger à l'échelle mondiale, avec une estimation d'environ 5 000 survivants (Fanshawe et al., 1991; Woodroffe et al., 1997).

En milieu marin, en plus des décennies de chasse commerciale au cours du XXe siècle, les mammifères marins, vus comme des compétiteurs directs avec les pêcheries ont aussi été victimes de ces politiques d'éradication dans plusieurs régions du monde. Par exemple, en Amérique du Sud et en Afrique du Sud, les différentes espèces de lions de mer ont été ciblées intentionnellement par armes à feu par les pêcheurs jusque dans les années 1990 (Northridge, 1984; Wickens et al., 1992). Dans le Pacifique Nord Est, les pêcheurs ont aussi utilisé des armes à feu pour éloigner les mammifères marins, y compris certaines espèces d'Odontocètes tels que les marsouins de Dall *Phocoena dalli* et les orques *Orcinus orca* (Murray, 2009). En Colombie Britannique, le département des pêches (Federal Fisheries Department) a développé en 1960 des programmes de tir des orques depuis les côtes pour limiter la compétition pour le saumon avec la pêche sportive. Sur l'ensemble du Nord Est Pacifique, les pêcheurs ont régulièrement tiré sur les orques passant à proximité des bateaux. Entre la fin des années 1960 et le début des années 1970, près de 25% des orques rencontrées ont été documentées porter des traces de blessure dues à ces pratiques (Ford et al., 2000). En Norvège, 57 orques ont été tuées en moyenne chaque année entre 1938 et 1980 sur encouragement du gouvernement pour limiter la compétition avec les pêcheries au hareng (Ford et al., 2000).

INTRODUCTION

D.2. Conséquences écologiques particulières sur les prédateurs marins

Caractéristiques biologiques et perception humaine

Malgré la grande diversité taxonomique des espèces impliquées dans les conflits d'usage avec l'Homme, les grands prédateurs marins, qui rassemblent en particulier des espèces de requins, de mammifères marins et d'oiseaux marins figurent parmi les espèces pour lesquelles ces conflits sont les plus problématiques. Leur régime alimentaire est en compétition directe avec celui des humains, que ce soit pour des espèces sauvage ou d'élevage, et la prédation de ces espèces peut avoir des conséquences économiques significatives. De plus, certaines espèces peuvent être à l'origine d'attaques directes sur les humains, générant une importante animosité envers leur présence à proximité des zones à forte densité humaine (Balduş, 2004; Sillero-Zubiri & Laurenson, 2001). Cette animosité peut aussi provenir d'une peur naturelle pour ces animaux combinée au maintien d'une culture basée sur des événements passés, même si aujourd'hui les prédateurs marins ne posent généralement plus de problèmes (Berg, 2001). En fait, comme décrit pour les conflits avec les requins, une seule attaque sur l'Homme reportée suffit à générer une peur et une hostilité plus puissante chez les populations que des problèmes chroniques tels que les maladies causant beaucoup plus de morts que les attaques recensées. Etant donné que ces facteurs sont liés de manière intrinsèque à l'écologie et au comportement des espèces de carnivores, ceci explique le caractère difficilement solvable de ce type de conflit partout dans le monde depuis des millénaires.

Néanmoins, les conséquences de ces événements de surmortalité induites par les opérations d'éradication ou de contrôle létal sont particulièrement importantes dans les populations de grands prédateurs. En effet, il s'agit souvent d'espèces dont les caractéristiques biologiques telles qu'une maturité sexuelle tardive, une fécondité et un recrutement limités, une grande longévité ainsi qu'une organisation sociale complexe représentent autant de facteurs qui peuvent facilement faire basculer une population vers l'extinction.

INTRODUCTION

Variations comportementale et écologie alimentaire

Comme pour la majorité des grands prédateurs terrestres, les prédateurs marins peuvent être caractérisés par d'importantes variations d'écologie alimentaire entre les populations (inter-populationnelles) mais aussi au sein des populations (intra-populationnelles). Alors que les variations inter-populationnelles impliquent principalement des mécanismes liés à la disponibilité et la structure de la ressource, le développement de spécialisations à l'échelle intra-populationnelle combine ces mécanismes à des forces de compétition entre les individus (Svanbäck & Bolnick, 2005). Un grand nombre de populations généralistes de prédateurs apparaissent en effet composées d'individus spécialistes utilisant l'habitat de manière différente au travers de préférences et stratégies alimentaires différentes (Bolnick et al., 2003). Ainsi, il est possible que le comportement artificiel de déprédation de ces prédateurs fasse aussi l'objet de telles spécialisations aux deux échelles inter- et intra-populationnelles. Les individus affichant par exemple des hauts niveaux de déprédation se retrouvent exposés à une mortalité plus importante en cas de réactions de type contrôle léthal de la part de l'Homme. Etant pour la plupart des espèces longévives, l'effet de l'âge des individus et de l'expérience acquise en fonction du sexe peut aussi avoir une influence significative dans les variations comportementales observées. Par exemple, en milieu terrestre, les ours polaires *Ursus maritimus* juvéniles et récemment sevrés observés dans la baie d'Hudson (Canada) semblent être majoritairement responsables des interactions recensées à proximité des zones urbaines (Regehr et al., 2007).

Influence de l'organisation sociale

Certaines espèces de prédateurs marins, en particulier les cétacés, sont aussi caractérisées par des niveaux élevés de socialité impliquant des processus complexes d'acquisition et d'application de comportements. En effet, certaines espèces vivant en groupes sociaux composés d'individus proches génétiquement (lien de parenté), peuvent exhiber des comportements de chasse propres à chaque groupe et soumis à des processus de transmission de culture non-humaine (McGrew, 1998 ; Mesnick et al., 1999 ; Heyes, 2006 ; Rendell & Whitehead, 2001 ; Henrich, 2004). Ainsi, les individus d'un même groupe social synchronisant souvent leur comportement par des transmissions culturelles de type horizontal

INTRODUCTION

(intergénérationnel) et vertical ou oblique (intra générationnel), il arrive que les spécialisations intra-populationnelles se produisent à l'échelle du groupe social (Whiten et al., 1999 ; Whiten, 2000 ; Freeberg, 2000). Ce facteur social peut mener d'une part à des pertes dues à la déprédation plus importantes pour satisfaire les besoins énergétiques de l'ensemble des individus du groupe. Cependant, il peut d'autre part exposer un plus grand nombre d'individus aux risques de surmortalité créés par les réactions humaines avec des implications significatives sur la conservation des populations (Whitehead et al., 2004 ; Lusseau et al., 2006). Certaines espèces sont d'autant plus vulnérables que la survie des individus des groupes sociaux dépend en grande partie de la survie d'individus clés dans ces groupes, qui sont par exemple les femelles matures chez les espèces à système social matriarcal (Lusseau & Newman, 2004 ; William & Lusseau, 2006 ; Lusseau, 2007).

Conséquences démographiques

La combinaison des facteurs sociaux et comportementaux précédemment décrits va avoir des conséquences significatives sur la démographie et la dynamique des populations (e.g. Brault & Caswell, 1993) en particulier si ces dernières sont confrontées à des événements importants de surmortalité. Par exemple, en milieu terrestre, la surmortalité des loups causée par la chasse intensive a été découverte avoir un effet significatif sur l'organisation sociale des survivants, avec des taux d'adoption d'individus non apparentés accru dans les meutes, ayant des conséquences importantes sur la reproduction (Brainerd et al., 2008 ; Rutledge et al., 2010). Les opérations de contrôle létal des grands prédateurs peuvent aussi diminuer le recrutement par des impacts plus importants sur les jeunes classes d'âge qui chez certaines espèces sont plus exposées (Regehr et al., 2007). Cependant, d'un point de vue évolutif, les spécialisations comportementales intra-spécifiques et intra-populationnelles représentent probablement l'effet le plus influent sur les trajectoires démographiques de réponse vis-à-vis des événements de surmortalité.

D.3. De la destruction à la mitigation

Les cinquante dernières années ont été marquées par l'abandon progressif des programmes de contrôle létal massif des populations animales impliquées dans les événements de

INTRODUCTION

déprédation, au profit de la mise en place de plan de conservation des espèces les plus menacées et de la recherche de solutions non-létales à ces conflits. En effet, la montée en puissance des environmentalistes a changé ce qui était vu autrefois comme une simple relation de compétition entre l'Homme et les animaux en conflit politique d'envergure entre l'Homme et les institutions (Knight, 2000). Dans certains pays, les ressentiments de la population envers les conflits d'usage les élèvent à un rang prioritaire par rapport à d'autres problèmes environnementaux. Par exemple, en Bolivie les pertes dues à la déprédation des grands prédateurs sont au cœur de la majorité des débats, au détriment des problèmes d'érosion des sols et de la pollution (Woodroffe et al., 2005). Cependant des études menées dans les pays industriels et en voie de développement montrent que les conflits d'usage peuvent rendre les populations humaines concernées particulièrement hostiles envers les initiatives de conservation (Western, 2005). La gestion de ces conflits prend d'autant plus d'importance que le futur d'un grand nombre de populations animales, en particulier les grands prédateurs, dépend de la mise en place rapide d'une coexistence durable avec l'Homme. Les conflits d'usage sont par conséquent considérés maintenant comme des challenges majeurs dans l'étude de la conservation, une tendance confirmée par la production croissante d'une littérature et de conférences sur ce sujet (Fascione et al., 2004; Woodroffe, et al., 2005). La prise en compte des facteurs sociopolitiques et socio-économique demeure néanmoins aussi importante que celle des facteurs biologiques dans les décisions de gestion (Knight, 2003 ; Treves & Karanth, 2003). C'est pour cela que certains spécialistes qualifient aujourd'hui les cas de conflit d'usage, et notamment la déprédation, comme un véritable défi de conservation de la biodiversité réconciliant les problèmes locaux avec la croissance économique avec la problématique internationale de sauvegarde des espèces menacées. Parce que c'est le cas de la majorité des espèces de grands prédateurs marins impliqués dans la déprédation, l'étude de ce phénomène se concentre maintenant principalement sur la recherche de solutions de mitigation, avec la mise en place de technique de contrôle non létale des populations. Par exemple, en Europe Occidentale les gestionnaires favorisent un retour à l'utilisation de techniques de protection des élevages depuis les retours lents de grands prédateurs comme le loup et l'ours (Enserink & Vogel, 2006).

INTRODUCTION

D.4. Déprédation et relation densité-dépendance : bénéfices potentiels

Avec l'abandon progressif des opérations d'éradication massive des grands prédateurs et la mise en place de ces programmes de conservation, on peut se poser la question des nouvelles trajectoires démographiques prises par ces espèces et l'influence potentiellement bénéfique de la ressource utilisée par le biais de la déprédation. En effet, malgré les mesures de protection des élevages ou des captures (e.g. pêche) vis-à-vis des grands prédateurs, il est rare que le comportement de déprédation soit totalement supprimé. Alors que les variations démographiques d'un prédateur peuvent significativement influencer la démographie de leurs proies, la relation inverse est aussi vraie et particulièrement importante pour les prédateurs affichant des hauts niveaux de spécialisation. L'abondance, la disponibilité et la structure de leurs proies peuvent directement agir sur la reproduction et la survie des populations. Par exemple, les densités annuelles d'un grand nombre de prédateurs terrestres ont été décrites comme corrélées avec les densités de leurs proies principales de la même année ou de l'année précédente (e.g. Raymond & Bergeron, 1982 ; Erlinge et al., 1983 ; Knick, 1990 ; Korpimäki et al., 1991 ; Jedrzejewski et al., 1995; Kaikusalo & Angerbjörn, 1995 ; O'Donoghue et al., 1997; Jedrzejewski & Jedrzejewski, 1998). Bien que largement documentées dans des conditions naturelles ou expérimentales dans le cadre fondamental de l'écologie (Hixon & Carr, 1997) ou dans des situations de déclin d'origine anthropique de la ressource, cette relation de densité dépendance est plus rarement étudiée dans le cas où la ressource est rendue abondante par l'activité humaine. La majorité de ces études concernent les espèces animales opportunistes, généralement capables de se nourrir de déchets organiques produits par les humains. Un exemple connu est celui des populations de goélands leucophées *Larus michahellis* présents sur le littoral français. Certaines populations dont les colonies se trouvent à proximité d'une ressource importante d'origine anthropique, telles que les décharges à ciel ouvert dans les grandes villes ont démographiquement explosé au cours des 30 dernières années (Duhem et al., 2008). De tels bénéfices sont plus difficiles à mettre en évidence pour les cas de déprédation sur les élevages ou sur les captures de pêche, d'une part parce que le suivi à suffisamment long terme des populations de prédateurs impliquées est limité. D'autre part, les estimations respectives des niveaux de déprédation et de l'influence d'un apport de ressource artificiel en comparaison avec celle de ressource naturelle sur les processus démographiques, restent souvent difficiles. Un des rares exemples est la déprédation des mammifères marins et oiseaux marins sur les fermes aquacoles au saumon qui ont montré des

INTRODUCTION

effets positifs sur la démographie de ces espèces (Naylor et al., 2000). Outre un effet sur la démographie, les variations d'abondance et de distribution des proies peuvent affecter significativement l'organisation sociale des prédateurs (Messier, 1985 ; Vucetich et al., 2004). Les augmentations des tailles de groupes et des forces d'association entre les individus sont en effet souvent corrélées à une augmentation de la disponibilité en proie. Ainsi, évaluer les bénéfices de la déprédation peut nécessiter la prise en compte de facteurs sociobiologiques et comportementaux ayant aussi une influence sur la démographie.

E. Déprédation sur la pêche à la palangre par les cétacés

Cette partie nécessite la définition préalable du terme de « poissons » qui sera utilisé dans le reste de manuscrit. Dans le langage populaire, le terme de « poissons » recouvre un large ensemble paraphylétique qui englobe en particulier les lamproies, requins, raies, esturgeons, dipneustes et coelacantes. D'un point de vue phylogénétique, si l'on parle de « poissons » dans ce sens, l'homme et les mammifères marins doivent être considérés comme des poissons. Dans le langage scientifique, le terme de 'poissons' désigne tantôt ce même ensemble, tantôt une partie variable de cet ensemble. Il s'agit donc d'un terme commode mais extrêmement flou et même fautif, s'il n'est pas défini. Dans le cadre de la présente thèse, nous utiliserons le terme de « poissons » dans le sens de « téléostéens ».

E.2. Les pêcheries touchées par la déprédation

La modernisation des techniques de pêche combinée à la mise en place de réglementations visant à diminuer les prises accessoires par une pêche plus sélective sont à l'origine du développement et de l'expansion mondiale de la pêche à la palangre dans les années 1950 (Iwashita et al., 1963; Sivasubramaniam, 1964; Mitchell, 1975). Bien que cette technique soit aujourd'hui très critiquée à cause des types de prises accessoires qu'elle induit, qui peuvent être des espèces écologiquement sensibles telles que les requins, la palangre est utilisée commercialement pour capturer un large spectre d'espèces différentes de poissons et de céphalopodes. Cependant, l'apparition de cette technique, qui se caractérise par la mise à l'eau de lignes de plusieurs kilomètres de long pouvant porter des milliers d'hameçons appâtés individuellement de manière manuelle ou automatique, a été accompagnée par des niveaux significatifs de déprédation par les requins et les mammifères marins. Entre 1984 et

INTRODUCTION

2010, 18 situations de déprédation sur les palangres impliquant 11 espèces différentes de mammifères marins ont été répertoriées dans 26 régions différentes du monde (Northridge, 1984, 1991; Ridgway & Harrison, 1999). Les cas les plus récurrents et causant le plus de pertes en biomasse de poisson, et donc des pertes économiques, sont d'une part la déprédation sur les palangres pélagiques dans les basses latitudes et d'autre part les palangres démersales (palangres de fond) dans les hautes latitudes. Les palangres pélagiques ciblent des espèces de thonidés *Thunnus* spp. tropicales et sub-tropicales ainsi que l'espadon *Xiphias gladius*, et sont confrontées à une déprédation importante par trois espèces principales de cétacés odontocètes que sont les pseudorques *Pseudorca crassidens*, les globicéphales noirs et les globicéphales tropicaux (*Globicephala melas* et *Globicephala macrorhynchus*). Les zones reportées sensibles sont Hawaï (Baird, 2009 ; Forney et al., 2011), les Caraïbes (Zollett & Read, 2006 ; Zollett, 2009), les côtes du Brésil (Secchi & Vaske, 1998 ; Dalla-Rosa & Secchi, 2007), le Sud de l'océan Indien (Poisson & Taquet, 2000 ; McPherson & Nishida, 2010) et le Nord Est de l'Australie (McPherson et al., 2007). Les palangres démersales ciblent le charbonnier *Anoplopoma fimbria* et le flétan *Reinhardtius hippoglossoides* dans le Pacifique Nord et l'Atlantique Nord (Thode et al., 2005 ; Dyb, 2006 ; Sigler et al., 2008) et la légine australe *Dissostichus eleginoides* au large du Chili (Hucke-Gaete et al., 2004), en Géorgie du Sud (Purves et al., 2004), aux Malouines (Nolan et al., 2000), à Heard et autour des îles Crozet et Kerguelen (Roche et al., 2007 ; Tixier et al., 2010a). Dans toutes ces régions, les palangriers sont confrontés à la déprédation par les orques et/ou les cachalots (Figure 1) induisant généralement des pertes financières importantes. Par exemple, deux études menées en mer de Bering entre 1977 et 1989 ont estimé que la perte quotidienne moyenne en charbonnier et flétan due à la déprédation par les orques se chiffrait à environ US\$928-3 374 (Dahlheim, 1988 ; Yano & Dahlheim, 1995).

E.3. Réponses humaines

En plus des risques liés aux accrochages accidentels sur les palangres (principalement documentés chez les pseudorques et globicéphales), les cétacés impliqués dans cette déprédation ont aussi été historiquement victimes d'opérations de contrôle légal à partir des années 1950, à petite et grande échelle, par utilisation d'armes à feu et d'explosifs, dans la lignée des exemples cités plus haut en milieu terrestre. Malgré les mesures de protection

INTRODUCTION

établies pour ces espèces, qui sont toutes classées vulnérables ou à risque par l'IUCN, ces pratiques sont encore reportées aujourd'hui dans plusieurs régions, en particulier en voie de développement (e.g. Sud Est de l'Afrique) mais aussi dans des régions développées comme en Alaska, où certains pêcheurs locaux tiraient encore récemment sur les orques pour les éloigner des palangres (Dalheim, 1988). A cela s'ajoute l'effet des pêcheries illégales qui comme les palangriers légaux sont confrontés à de la déprédation mais qui, non soumis aux réglementations établies par les pays dans leurs zones économiques exclusives (ZEE), peuvent aussi utiliser des moyens drastiques pour se débarrasser des cétacés interagissant avec leur matériel de pêche. Au même titre que les grands prédateurs terrestres, l'impact de ces pratiques est d'autant plus grand sur les mammifères marins qu'ils sont caractérisés par des traits d'histoire de vie sensibles à ces événements de surmortalité comme une grande longévité et une maturation sexuelle tardive. En particulier, ils font aussi partie des espèces animales affichant les plus hauts niveaux de socialité avec les conséquences démographiques qu'ils entraînent.

La double pression des pertes économiques et de la conservation de ces espèces a récemment orienté l'étude de ce type de déprédation et les décisions politiques vers le développement de solutions de mitigations. Ces dernières regroupent d'abord l'ensemble des répulsifs acoustiques, souvent dérivés de modèles utilisés pour limiter les captures accidentelles de delphinidés dans les filets ou « pingers » (Jefferson & Curry, 1996). Les quelques études montrent une efficacité limitée de ces systèmes testés, par exemple sur la palangre pélagique au large d'Hawaï (Mooney et al., 2009), avec des processus clairs d'habituation des cétacés au système, aucun changement significatif dans les niveaux de déprédation, et des risques de détérioration à long terme du système auditif des cétacés. D'autres études ont testé l'utilisation de techniques de pêche alternatives à la palangre, comme par exemple la pêche au casier, ou la protection physique des captures sur les lignes (Moreno et al., 2008; Rabearisoa et al., 2009) avec des résultats préliminaires discutables. Enfin, l'accès récent à la totalité des données de pêche dans les zones réglementées a permis le développement d'études de plus en plus approfondies sur les facteurs opérationnels liés au comportement des navires et susceptibles de limiter les niveaux de déprédation, en incorporant notamment des données et une connaissance de plus en plus précises sur le comportement des populations de cétacés concernées.

INTRODUCTION

F. La déprédation par les orques et les cachalots dans la ZEE de l'Archipel de Crozet

F.1. Historique de la pêche

Les premiers palangriers à la légine australe autorisés à opérer dans la zone maritime des 370,4 km (ZEE) de l'Archipel de Crozet (Terres Australes et Antarctiques Françaises) sont arrivés en 1996 et reportent des niveaux d'interaction importants avec les orques et les cachalots dès les premières lignes mises à l'eau. Caractérisée par une activité autrefois illégale importante documentée dès 1994, cette pêcherie a été marquée par un déclin rapide et brutal des stocks au cours des premières années, un déclin fortement associé à la surpêche engendrée par les braconniers et dans lequel la déprédation des cétacés a pu participer dans une moindre mesure. (Agnew, 2000) Cette tendance a été commune à l'ensemble des îles sub-Antarctiques voisines telles que les Heard et Kerguelen (Appleyard et al., 2002 ; Lord et al., 2006). Les niveaux de braconnage ont atteint un maximum en 1996 avec plus de 45 observations de navires braconniers opérant sur la zone, puis ont fortement chuté jusqu'à devenir négligeables à partir de 2003 (G. Duhamel, comm. pers.). Il s'agit là du résultat de la mise en place d'un réseau de surveillance combinant l'action de navires militaires affrétés par le gouvernement français pour la cause et l'action des palangriers légaux ordonnés de rapporter ce type de rencontres à la mer. Depuis 2001 ces palangriers autorisés sont au nombre de 7. Embarquant systématiquement un contrôleur des pêches assermenté à leur bord, ils sont soumis à des quotas et à une réglementation stricte visant à reconstituer les stocks de légine tout en limitant les impacts écologiques sur les prises accessoires et les oiseaux marins pouvant être accidentellement capturés sur les hameçons. Avec le déclin progressif des pêcheries au thon rouge dans les autres surfaces marines françaises, la pêcherie à la légine australe est devenue récemment la première pêcherie de France en termes de chiffre d'affaire annuel.

F.2. La déprédation par les orques et les cachalots

La déprédation par les orques et les cachalots a continué et représente encore aujourd'hui à l'échelle locale un exemple de conflit aux multiples conséquences. En effet, sur un plan socio-économique d'abord, entre 2003 et 2005, Roche et al. (2007) présentent des estimations de perte en biomasse de l'ordre de 22% en présence d'orques, 12% en présence de cachalots et 42% lorsque les deux espèces sont présentes simultanément représentant plusieurs millions d'euros de pertes annuelles. Sur le plan de la gestion des stocks de poissons ensuite, les pertes

INTRODUCTION

causées par la déprédation ont été intégrées dans les modèles de ressource halieutique et prises en compte dans la définition des quotas. Et enfin sur le plan de la conservation des populations de cétacés impliquées avec les impacts possibles d'un part des interactions létales avec les navires braconniers et d'autre part de l'apport artificiel en ressource que représente les légines prélevées sur les hameçons.

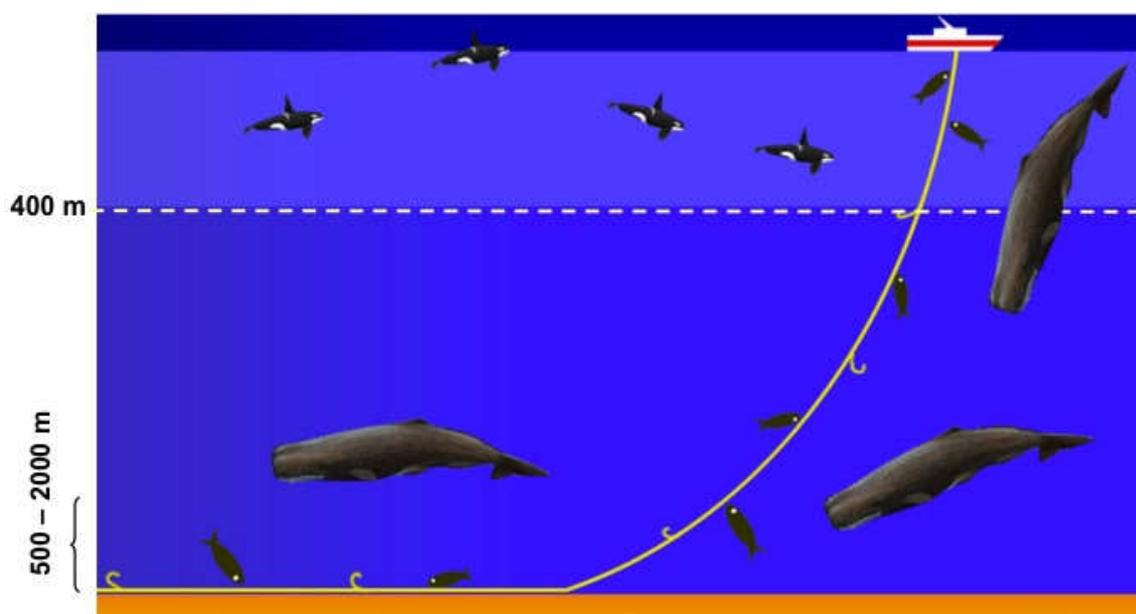


Figure 1. La déprédation par les orques et les cachalots dans la ZEE de l'archipel de Crozet. Les cachalots sont capables d'atteindre la palangre (ligne jaune) au fond jusqu'à des profondeurs de 2000 m et les orques sont limitées à interagir entre la surface et 400 m de profondeur au cours du virage.

F.3. L'intérêt de la population d'orques

L'impact d'un apport artificiel de ressource alimentaire concerne en particulier les orques qui affichent une forte déprédation et qui, contrairement aux cachalots, n'ont théoriquement pas accès naturellement aux profondeurs recherchées par la légine (>400 m ; Baird et al., 2005 ; Figure 1). Dans la lignée des caractéristiques des grands prédateurs décrites plus haut, l'orque est aussi une espèce exhibant des hauts niveaux de socialité, avec une organisation sociale complexe basée sur le lien de parenté des individus, ainsi que des variations d'écologie

INTRODUCTION

alimentaire extrêmement importantes à l'échelle inter-populationnelle, mais aussi à l'échelle intra-populationnelle, avec une forte influence de mécanismes culturels non-humains (Whitehead, 1998). Pour ces raisons, et parce que la population d'orque de Crozet bénéficie d'un suivi à long terme couvrant trois périodes distinctes que sont l'avant pêche, la période de braconnage et l'après braconnage, l'étude des impacts de la déprédation a été préférentiellement orientée vers cette espèce dans la thèse. Les premiers travaux sur les orques à Crozet ont débuté dans les années 1970 avec les premières descriptions comportementales (Voisin, 1976). Plus tard, Guinet (1988, 1991b, 1992) et Guinet & Bouvier (1995) ont défini ces orques comme généralistes avec un régime alimentaire pouvant être composé d'éléphants de mer, de manchots, de grands cétacés et de poissons. Les premières données démographiques ont été fournies par Guinet (1991a) et ont révélé une faible fécondité ainsi qu'une diminution du nombre d'individus observés depuis les côtes de l'île de la Possession (île principale de l'archipel). Dans une étude récente, Poncelet et al. (2010) ont confirmé cette tendance entre 1988 et 2002, avec un important déclin de l'abondance accompagné d'une diminution de la survie adulte dont un des facteurs suggéré comme potentiellement responsable est justement l'interaction avec les palangriers braconniers. En effet, ces derniers ont été rapportés utiliser des techniques de contrôle légal telles que des armes à feu et des explosifs pour se débarrasser des orques entre 1994 et 2002. Depuis 2003 et la seule présence de palangriers légaux, les orques sont protégées de ce type de mortalité directe.

G. Objectifs et organisation de la thèse

L'unification récente des aspects socio-économiques et écologiques dans les dynamiques de gestion des conflits d'usage entre l'Homme et les espèces animales de grands prédateurs a marqué le début d'une recherche nouvelle basée sur le développement de solutions durables pour les deux parties.

C'est dans ce contexte qu'est née la problématique générale de cette étude du cas de la déprédation par les orques et les cachalots sur la pêche à la légine australe dans la ZEE de l'archipel de Crozet. En effet, l'objectif principal est de mieux comprendre et appréhender les conséquences de ce comportement de déprédation au travers d'une analyse combinant des variables économiques d'abord, liées à l'Homme, mais aussi écologiques, sociobiologiques et

INTRODUCTION

démographiques liées à la population d'orques. Bénéficiant de la situation unique de la ZEE de Crozet qui allie une accessibilité aux données de pêche, un suivi à long terme de la population d'orques, ainsi qu'une collaboration entre pêcheurs, gestionnaires, autorités gouvernementales et scientifiques, cette thèse va s'articuler autour de deux objectifs majeurs que sont :

- l'évaluation des pertes en biomasse dues à la déprédation par les orques et les cachalots ainsi que de l'efficacité de solutions de mitigation possibles. Cette partie est composée d'un premier chapitre présentant la méthode d'estimation des pertes et décrivant les tendances spatio-temporelles récentes (Chapitre III). Il est suivi d'un deuxième chapitre listant les facteurs opérationnels (comportement des navires) susceptibles d'influencer les niveaux de déprédation et leur efficacité potentielle après mise en application au cours d'une saison de pêche (Chapitre IV).

- L'étude des conséquences des interactions avec la pêcherie sur la conservation de la population d'orques avec trois domaines majeurs touchés et interconnectés que sont :
 - o l'organisation sociale de la population, chapitre composé d'une description des groupes présents et les changements sociaux qu'ils ont subis au cours des 30 dernières années en relation avec le déclin de la population (Chapitre V).
 - o l'écologie alimentaire, chapitre présentant d'abord les variations des niveaux de déprédation intra-populationnelles en fonction de l'organisation sociale, leurs mécanismes d'origine possible et leur conséquence sur la composition des régimes alimentaires (Chapitre VI).
 - o la démographie, chapitre mettant en relation les variations des niveaux de déprédation avec la divergence des trajectoires démographiques intra-populationnelles, avec mises en évidence des effets de contrôle légal vs. Protection de la population (Chapitre VII).

Les cachalots n'ont pas été traités dans la deuxième partie à cause de données limitées en démographie, sociobiologie et écologie alimentaire.

INTRODUCTION

CHAPITRE II

SITES D'ETUDE ET MODELE BIOLOGIQUE



Cette étude s'est déroulée entre le 1^{er} Octobre 2008 et le 7 Décembre 2011 avec un travail de terrain sur les palangriers et sur l'île de la Possession dans l'archipel de Crozet et un travail d'analyse et de rédaction au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC). Les données utilisées, décrites plus loin, ont combiné les informations collectées personnellement sur le terrain au cours des trois ans de thèse aux données d'observation et de photo identification collectées par les contrôleurs de pêche à bord des palangriers depuis 2003 et les mêmes données collectées depuis les côtes depuis la Possession depuis 1964. En particulier les informations provenant de la thèse de Dr Christophe Guinet (1987-1990) ont aussi constituée une base importante de ce travail.

A. Zone d'étude

L'Archipel de Crozet (Lat. 46°15'S ; Long. 51°15'E) est constitué de 5 îles volcaniques, réparties d'Est en Ouest sur 100 km (superficie totale de 500 km² et culminant à 1 200m (Figure 2). Le plateau sous marin de Crozet représente une superficie de 14 950 km². Le climat est de type océanique froid, avec une température annuelle de 5°C et humide (2 470 mm par an et 90% des journées avec précipitations). Les vents d'Ouest prédominent et soufflent à une vitesse moyenne de 45 km/h.

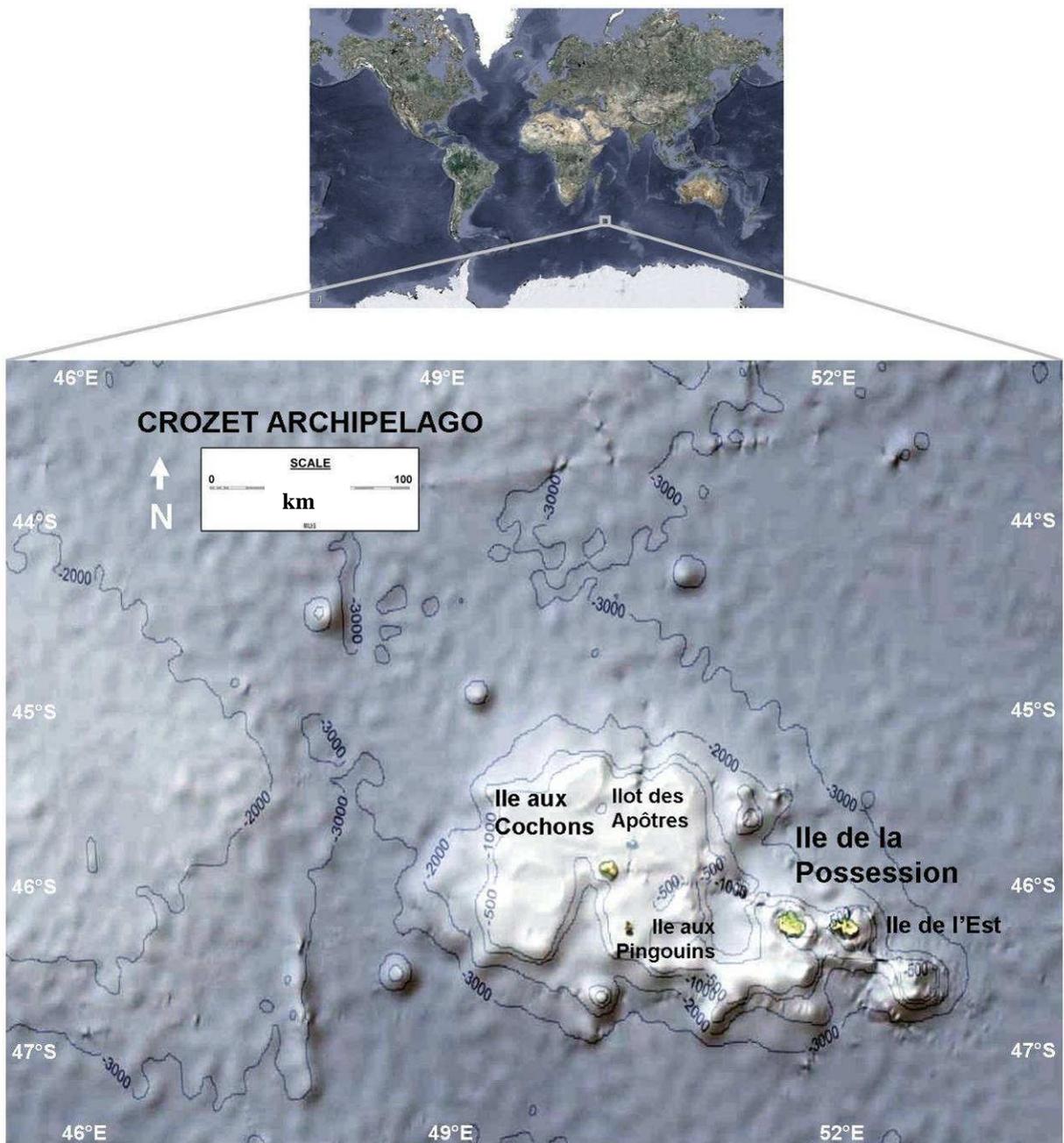


Figure 2. Carte de l'archipel de Crozet avec les isobathes.

B. Pêcheries

Les palangriers ciblent la légine australe *Dissostichus eleginoides*, qui appartient à la famille des Notothenidés dont elle est le plus grand représentant (>2m en longueur totale) (Figure 3). Les adultes privilégient un habitat bathypélagique à des profondeurs comprises entre 700 et 2500 m en bordure de plateau continental (Yau et al., 2001).

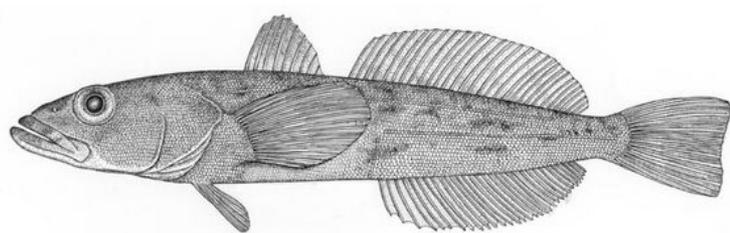


Figure 3. Représentation de la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) (1 m)

Les navires font en général plus de 50m de long et ont des capacités de stockage du poisson d'environ 350 t dans des cales conservées à -40°C. Les sept palangriers autorisés à opérer

dans les ZEE de Crozet et Kerguelen sont tous basés à l'île de la Réunion qu'ils quittent en général pour des périodes d'au minimum 75 jours pour aller en pêche. Ils utilisent tous du matériel de pêche développé par des compagnies norvégiennes. Les palangres de fond mises à l'eau sont des lignes (Ø 12 mm) autolestées et composées d'un hameçon en moyenne tous les 1,2-1,5 m. Les hameçons font environ 7 cm de long et 4 cm de large et sont appâtés de manière automatique avec du maquereau et du calmar, parfois du chinchard. Au fond de l'eau, chacune des deux extrémités d'une palangre est fixée à une ancre d'environ 40kg, elle même attachée à un bout de Ø 12 mm (orin) reliée à des bouées munies d'émetteurs radio en surface. La réglementation autorise les palangriers à travailler uniquement à des profondeurs supérieures à 500 m en dehors des eaux territoriales pour limiter les impacts sur les juvéniles (Figure 4). Aussi, en cas de capture de plus de 10% de légines de moins de 60cm par ligne (dans cette étude synonyme de palangre), les palangriers doivent généralement décaler leurs lignes ou changer de zone de pêche. Un autre aspect de la réglementation concerne la limitation des prises accidentelles d'oiseaux tels que les pétrels et les albatros et oblige les palangres à être mises à l'eau (i.e. opération de filage) la nuit. La relève des lignes (i.e. opération de virage) se fait généralement plus de 4h après le filage par un système d'hydraulique qui remonte la ligne sur un côté du navire (tribord) depuis une ouverture située proche de la surface de l'eau (i.e. le bunker). A leur remontée, les légines sont généralement encore vivantes et doivent être crochetées à bord par les pêcheurs. Elles suivent ensuite une

ligne de production où elles sont coupées et vidées avant d'être conditionnées et congelées. Le principal travail du contrôleur des pêches est de collecter les données de mesure au cours de cette chaîne de production. Parmi les prises accessoires principales à Crozet, il y a le grenadier *Macrourus carinatus*, l'antimora bleu *Antimora rostrata* et la raie épineuse *Raja taaf*. Le grenadier est la seule espèce significativement travaillée malgré une valeur commerciale négligeable par rapport à celle de la légine. Les équipages sont généralement composés d'une trentaine d'hommes, avec un capitaine étant aussi le plus souvent le responsable de pêche assisté aux commandes du navire par un second capitaine et un lieutenant. Enfin, d'autres aspects de la réglementation qui peuvent avoir leurs effets sur la déprédation traitent du domaine spatial. Les ZEE de Crozet et Kerguelen sont divisées en rectangles statistiques d'1° de longitude et de 0,5° de latitude. Par exemple à Kerguelen un seul navire peut travailler deux rectangles simultanément et doit être le seul navire à travailler ces rectangles, avec une durée maximale d'exploitation de 10 jours par rectangle. La zone de pêche potentielle étant significativement plus petite à Crozet, deux navires peuvent travailler simultanément un même rectangle et avoir du matériel de pêche dans un nombre illimité de rectangle pour une durée illimitée ces deux derniers points étant aussi en relation avec les hauts niveaux de déprédation spécifique à cette zone.

Données

Entre Septembre 2003 et Septembre 2010, un total de 6 751 évènements de pêche ont été réalisés dans la Zone Economique Exclusive (ZEE) de l'Archipel de Crozet (Figure 4) et 22 009 dans la ZEE de Kerguelen. Un évènement de pêche se définit comme le filage et le virage d'une ligne portant les hameçons.

Les données utilisées sont les données de pêches fournies par le Muséum National d'Histoire Naturelle (PECHEKER-MNHN). Elles ont été collectées par les contrôleurs à bord des palangriers qui doivent enregistrer des variables telles que la date, la position, l'espèce ciblée, l'effort fourni, ainsi que le nombre de poissons pêchés et une estimation de la biomasse que cela représente (Annexes A Table 1). L'effort de pêche est exprimé en nombre d'hameçons par ligne (noté « ham ») sachant qu'en moyenne, les palangriers mettent à l'eau $7\,253 \pm 2\,917$ hameçons par ligne ($n=6\,751$). Ceci constitue des lignes de $9,3 \pm 3,4$ km de longueur ($n=6\,751$). Le rendement de pêche, calculé en biomasse de légine par unité d'effort (ici en gramme par hameçon ou g.ham^{-1}) est la mesure qui sera préférentiellement utilisée dans ce

manuscrit et sera aussi noté CPUE (i.e. Catch Per Unit Effort). La présence de cétacés distinguée par espèce (orques et/ou cachalots) est systématiquement enregistrée pour chacune des palangres virées. Quand les conditions ne permettent pas de confirmer cette information (e.g. virages de nuit ou brume épaisse), les contrôleurs enregistrent l'information « non observé ». D'autres données non utilisées dans cette étude sont aussi collectées comme par exemple la quantité de prises accessoires sur les lignes, notamment le nombre d'oiseaux marins accidentellement pris sur les hameçons.

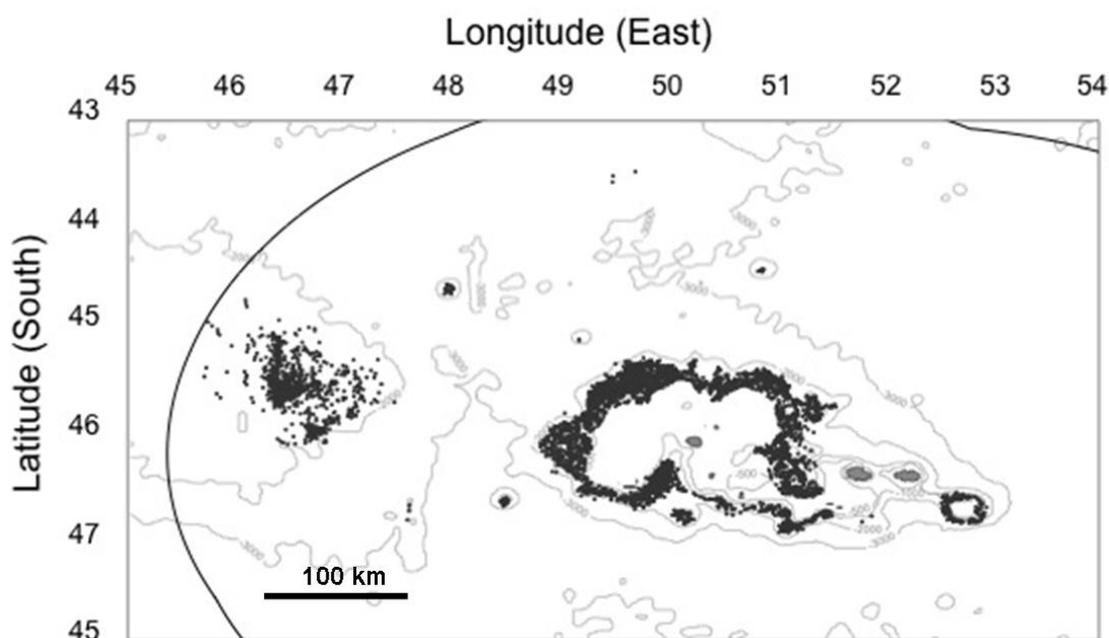


Figure 4. Position des palangres relevées dans la ZEE de Crozet (ligne) entre 2003 et 2010.

C. Modèle d'étude : l'orque

Morphologie

L'orque (*Orcinus orca*) est le plus grand représentant de la famille des Delphinidae. C'est une espèce caractérisée par un fort dimorphisme sexuel, les femelles mesurant généralement entre 5 et 6 m de long pour un poids compris entre 2,5 et 3,5 t, et n'excèdent que rarement 7 m pour un poids de 4,5 t. Les mâles mesurent généralement entre 7 et 8 m pour un poids compris entre 4 et 5 t. Les longueurs maximales enregistrées sont de 8,2 m pour une femelle et de 9,4 m pour un mâle pesant 8 t (Nishiwaki & Handa, 1958). L'aileron dorsal

peut atteindre 1,8 m chez les mâles et n'excède pas 0,9 m pour les femelles. L'aileron dorsal permet de déterminer sans difficulté la composition en mâles adultes des groupes.

Distribution mondiale

Bien qu'observées dans l'ensemble des océans et des mers du globe (Leatherwood & Dalheim, 1978), les orques sont plus abondantes dans les eaux froides, souvent plus productives, des deux hémisphères. L'espèce est généralement observée à moins de 800 km des principaux continents (Mitchell, 1975 ; Dahlheim, 1981).

Dans l'Atlantique Nord, les orques sont régulièrement observées le long des côtes du Groënland (Heide-Jorgensen et al., 2007), d'Islande (Sigurjónsson & Víkingsson, 1997), de Norvège (Jonsgård & Lyshoel, 1970 ; Christensen, 1981 ; Similä et al., 1996), des îles Féroé (Bloch & Lockyer, 1988) , de Grande Bretagne (Evans, 1988, Foote et al., 2009 ; 2011a) et le long de celles d'Europe continentale et d'Afrique (Hammond & Lockyer, 1988). Récemment des études ont montré leur présence régulière dans le détroit de Gibraltar (De Stephanis et al., 2008a ; Guinet et al., 2007) et des observations sporadiques autour des Açores (A. Scheffer, comm. pers.). Elles sont aussi observées dans la partie Nord Ouest de l'Atlantique (Mitchell & Reeves, 1988 ; Matthews et al., 2011 ; Ferguson et al., 2010) et de la baie de Fundy à l'Equateur en incluant le Golfe du Mexique (Katona & Whitehead, 1988).

Dans l'océan Pacifique, les orques se rencontrent en fortes densités dans la mer de Bering en particulier le long des îles Aléoutiennes (Williams et al., 2004 ; Barrett-Lennard et al., 2011). De fortes concentrations sont aussi signalées le long des côtes du Nord Est Pacifique en Alaska (Saulitis et al., 2000 ; Matkin et al., 2004 ; Dahlheim, 1997) en Colombie Britannique et le long de l'Etat de Washington (Ford et al., 1998 ; Ford et al., 2000 ; Bigg et al., 1987, 1990). Des observations régulières sont aussi documentées au large de la Californie (Baldrige, 1972 ; Black, 1997), en mer de Cortez (Silber et al., 1994), et à Hawaï (Baird et al., 2006). De fortes concentrations ont été aussi signalées le long des côtes de Russie, en particulier à proximité de la péninsule du Kamchatka (Burdin et al., 2007 ; Filatova et al., 2009). Plus au Sud les orques sont aussi observées dans les eaux territoriales du Japon (Endo et al., 2006) et de Papouasie Nouvelle Guinée (Visser & Bonoccorso, 2003).

Dans l'hémisphère Sud, les plus fortes densités d'orques ont été documentées en Antarctique, principalement en bordure de banquise le long de la péninsule Antarctique, en mer de Wedell et en mer de Ross. (Tomilin, 1957 ; Brown & Brownell, 1974, Pitman & Ensor, 2003). Des populations ont été localisées en Nouvelle Zélande et au Sud de l'Australie (Visser, 1999,

2000a, 2000b), en Terre de feu (Goodall, 1978), en Patagonie (Lopez & Lopez, 1985 ; Hoelzel, 1991) et en Géorgie du Sud. Dans l’océan Indien, les orques sont régulièrement rencontrées autour de l’Archipel Prince Edward (Reisinger et al., 2011a), de l’archipel Crozet (Voisin, 1976 ; Guinet et Jouventin, 1990) et des îles Saint Paul et Amsterdam (Roux, 1986). Des observations sporadiques ont été documentées au large des Seychelles, de l’île Mayotte (Vely, comm. pers.) et de l’Afrique du Sud (Williams et al., 2009)

Les effectifs mondiaux d’orques sont inconnus et seuls quelques décomptes sont localement disponibles. Par exemple, 261 orques de type « résidentes » du Nord de l’île de Vancouver et 248 orques de type « transientes » ont été photo-identifiées en 2008 et 2010 respectivement en Colombie Britannique (Ellis et al., 2011 ; Ellis et al., 2008). Dans la partie ouest des Aléoutiennes des études récentes ont produit des estimations de 3 888 individus en 2004. En Norvège la population d’orques de type 1 (piscivores) a été estimée à 606 individus en 2003 (Kuningas et al., 2007). En Patagonie la Péninsule Valdès serait fréquentée par une trentaine d’individus (Lopez & Lopez, 1985) et le détroit de Gibraltar par 42 orques (De Stephanis et al., 2008a).

Variations d’écologie alimentaire

Morin et al. (2010) ont suggéré la présence de plusieurs espèces d’orques dans le monde basé sur les différences génétiques (ADN mitochondrial) significatives entre certaines des populations répertoriées. Avant cette étude, ces populations ont été classées en « écotype » à partir d’une combinaison de variations génétiques, morphologiques et comportementales. En particulier, les différences comportementales dérivent souvent de différences d’écologie alimentaires. L’exemple le plus connu concerne les deux écotypes « résident » et « transient » du Pacifique Nord Est, le premier étant composé d’orques se nourrissant exclusivement de poissons (principalement des salmonidae) (Bigg et al., 1990 ; Ford et al., 1998, Ford & Ellis., 2006) et le second chassant uniquement d’autres mammifères marins tels que les phoques veau marins *Phoca vitulina*, les lions de mer de Steller *Eumetotopias jubatus* et de Californie *Zalophus californicus*, les marsouins de Dall *Phocoena dalli* et marsouins communs *Phocoena phocoena* et occasionnellement des grands cétacés comme les petits rorquals *Balaenoptera acutorostrata* et baleine grise *Eschrichtius robustus* (Bigg et al., 1987). Un troisième écotype « offshore », semblent utiliser préférentiellement le milieu hauturier des plateaux océaniques avec un régime alimentaire essentiellement composé

de requins (Ford et al., 2011) En Antarctique, trois écotypes ont été décrits : les orques de type A se nourrissent essentiellement de mammifères marins en milieu côtier et hauturier, les orques de type B consomment aussi des mammifères marins mais uniquement en bordure de banquise et occasionnellement des manchots et enfin les orques de type C semblent être exclusivement piscivores (Pitman & Ensor, 2003). Un quatrième type a récemment été décrit, les orques de type D, trouvées essentiellement en milieu hauturier sub-antarctique et dont l'écologie alimentaire reste encore à définir (Pitman et al., 2011). Au Nord de l'Atlantique, 2 écotypes d'orques ont aussi été décrits : les orques de type 1, consomment essentiellement du poisson (harengs), les orques de type 2 ciblent des mammifères marins, notamment des petits rorquals (Foote et al., 2009 ; 2011b). Dans l'océan Arctique, une étude récente rassemblant les témoignages de populations humaines locales documentent des attaques d'orques sur un spectre de proies s'étendant du narval *Monodon monoceros* à la baleine franche boréale *Balaena mysticetus* en passant par les bélougas *Delphinapterus leucas* (Higdon et al., 2011).

Ces spécialisations alimentaires inter-populations peuvent être si extrêmes que deux écotypes peuvent utiliser un même habitat de manière sympatrique sans aucun échange de gène depuis des centaines de milliers d'années (Ford et al, 1998 ; Morin et al. 2006, 2010) Des spécialisations alimentaires sont aussi documentées à l'échelle intra-populationnelle, traduites souvent par des variations de d'occurrence spatio-temporelle. Par exemple, les orques « transientes » du Pacifique Nord Est sont composées d'individus préférant chasser autour des colonies de phoques et d'autres préférant chasser ces mêmes proies mais en pleine eau (Baird & Dill, 1995).

Organisation sociale et démographie

L'orque est une espèce caractérisée par des niveaux de socialité élevés, comparables par exemple à celles décrites chez les primates non-humains et les éléphants. Comme ces derniers, l'organisation sociale décrite chez les populations les plus étudiées du Pacifique Nord Est est de type matriarcale, l'unité sociale de base étant généralement composée d'une vieille femelle et de sa descendance (e.g. unité maternelle) (Bigg et al., 1990 ; Ford et al., 2000). Les unités maternelles, selon leur degré d'affiliation, s'associent aussi de manière préférentielle. Par exemple, le terme « pod » a été défini comme un ensemble d'unités maternelles partageant virtuellement plus de 50% de leur temps ensemble (Bigg et al., 1990).

Alors que certaines populations (e.g. orques « résidentes ») sont caractérisées par une absence de dispersion des individus depuis leur unité maternelle d'origine (i.e. philopatrie de naissance), d'autres populations (e.g. orques « transientes ») démontrent une dispersion liée à l'âge et au sexe des individus (Baird & Dill, 1995 ; Baird & Whitehead, 2000 ; Olesiuk et al., 2005). En fonction des niveaux de dispersion, des caractéristiques démographiques des populations, et de leur écologie alimentaire, les tailles des unités sociales régulières peuvent varier de 2-3 (e.g. orques « transientes ») individus à 30-40 individus (orques « offshore » du Pacifique Nord Est) (Baird & Dill, 1995 ; Ford et al., 2011).

L'orque figure aussi parmi les quelques espèces animales dans lesquelles une grande partie des comportements sont inclus dans une culture et donc soumis aux processus de transmission qui la caractérisent tel que l'apprentissage social (Whitehead, 1998). La transmission verticale a été notamment mise en évidence par le maintien au cours des générations de signatures acoustique ou dialectes complexes et propres à chaque unité maternelle (Ford, 1989 ; Ivkovich et al., 2010). Les comportements de chasse, souvent caractérisés par des techniques élaborées impliquant collaboration, coordination et altruisme entre les individus d'une même unité maternelle ou de plusieurs unités maternelles, peuvent aussi être transmis par apprentissage social depuis les individus expérimentés jusqu'aux jeunes (Guinet, 1991b ; Guinet & Bouvier, 1995). La transmission horizontale ou intra-générationnelle a plus rarement été mise en évidence et principalement au niveau acoustique, avec l'acquisition de nouveaux signaux stéréotypés dérivés d'autres unités maternelles par imitation (Yurk et al., 2002).

L'organisation sociale, les processus d'apprentissage et la démographie des orques sont étroitement liés, par des effets réciproques significatifs. Les paramètres démographiques caractéristiques de cette espèce comme une maturité sexuelle située entre 10 et 13 ans pour les femelles, 18 et 20 ans pour les mâles, une ménopause chez les femelles entre 45 et 50 ans, ainsi qu'une grande longévité des femelles d'en moyenne 60ans (maximum à 80-90 ans) par rapport à celle des mâles qui est en moyenne de 35 ans, vont influencer la composition des unités sociales. La période de gestation est de 17mois et l'intervalle entre deux naissances est d'environ 5 ans. La mortalité des nouveaux nés pendant les 6 premiers mois de leur vie a été estimée à 43%. Au delà de l'âge de 2 ans, les orques ont une survie moyenne (i.e. probabilité qu'un individu survive d'une année sur l'autre) de 97% pour les mâles et 98% pour les femelles (Olesiuk et al., 1990, 2005 ; Bigg et al., 1990). L'ensemble de ces paramètres ont été

estimés pour les orques « résidentes » du Pacifique Nord Est et peuvent varier chez les autres populations.

D. Spécificités de la population de Crozet

Deux types d'orques

Deux types d'orques sont rencontrées dans les eaux de Crozet, les « orques de Crozet » (Figure 7b) qui représentent environ 97% des observations et les orques de « type D » (Figure 7c) ou « morphotype subantarctique » (Pitman et al., 2011). Depuis 2003, ces dernières ont été photographiées sur 17 observations depuis les palangriers uniquement et 7 individus ont été photographiés sur au moins 3 observations. Ces orques sont morphologiquement différentes des orques de Crozet, avec des tâches oculaires réduites, une tête bombée et un aileron dorsal particulièrement falciforme chez les femelles adultes. Elles sont aussi socialement ségréguées avec les orques de Crozet (Figure 7a) et ont été uniquement observées en milieu hauturier depuis les palangriers. Malgré un échouage massif documenté dans les années 1950 en Nouvelle Zélande, aucune donnée génétique sur ce type d'orque n'est disponible, et leur écologie alimentaire, en dehors des interactions rapportées sur les palangriers à la légine, est aussi méconnue. Les autres rares observations ont eu lieu en Géorgie du Sud et au Sud de la Patagonie (Pitman et al., 2011). Pour ces raisons, l'ensemble de cette étude s'est focalisée uniquement sur les « orques de Crozet ».

Ecologie alimentaire des orques de Crozet

Le régime alimentaire des « orques de Crozet » est composé d'un large spectre de proies différentes incluant mammifères marins, manchots et poissons, ce qui contraste avec les autres populations du monde au profil plutôt spécialiste (Guinet, 1991a). Une des proies principales est l'éléphant de mer austral *Mirounga leonina* que les orques capturent le long des côtes des îles en particulier entre Octobre et Décembre pendant la période de reproduction et de sevrage des jeunes. Les observations faites depuis l'île de la Possession suggèrent des variations entre les techniques de chasse des orques sur cette espèce, la plus documentée étant celle de l'échouage volontaire partiel sur les plages (Guinet, 1991b, 1992 ; Guinet & Bouvier,

1995). Cette technique a été uniquement décrite à Crozet et en Patagonie (Hoelzel, 1991). Parmi les autres espèces de mammifères marins chassées, les orques de Crozet ont aussi été documentées attaquer des petits rorquals *Balaenoptera acutorostrata* et potentiellement des baleines franches australes *Eubalaena australis* et des cachalots (Guinet et al., 2000). La co-occurrence des orques et des cachalots autour des navires donnent souvent lieu à des interactions violentes entre ces deux espèces, les orques nageant à grande vitesse et parfois percutant les cachalots qui adoptent généralement un comportement de défense en leur présence (i.e. regroupement et synchronisation des comportements). Les données de la Commission Baleinière Internationale sur les contenus stomacaux des orques capturées dans la ZEE de Crozet dans les années 1950 attestent de la présence d'une espèce de dauphin non identifiée dans les contenus stomacaux de 3 orques. Les manchots royaux *Aptenodytes patagonicus* constituent aussi une proie confirmée par observations et contenu stomacal d'une orque échouée en 2006 sur la plage de la baie américaine (Y. Cherel, comm. pers.). Le long des côtes certains groupes d'orques sont aussi observés passer des heures en bordure de laminaires *Macrocystis pyrifera* à des profondeurs de 40-100m avec un comportement de recherche alimentaire typique d'une recherche de poisson. Des restes de *Nototheniidae* sp. retrouvés sur les plages après de tels évènements suggèrent la recherche de ces espèces de poisson, même si d'autres données sont nécessaires pour confirmer. Ce type de comportement n'a été observé que pour certaines unités sociales de la population, suggérant une nouvelle fois la présence de variations comportementales intra-populationnelles. Enfin, la légine est une proie consommée par les orques de Crozet sur les palangres. Il se peut que cette espèce soit aussi une proie naturelle occasionnelle de ces orques dans les zones où elle est présente à des faibles profondeurs. Là aussi des données supplémentaires sont nécessaires. A noter qu'une partie des orques observées depuis les palangriers se nourrissant sur les légines, a aussi été observée depuis les côtes de la Possession chasser le manchot et l'éléphant de mer, démontrant une nouvelle fois le caractère généraliste de ces individus.

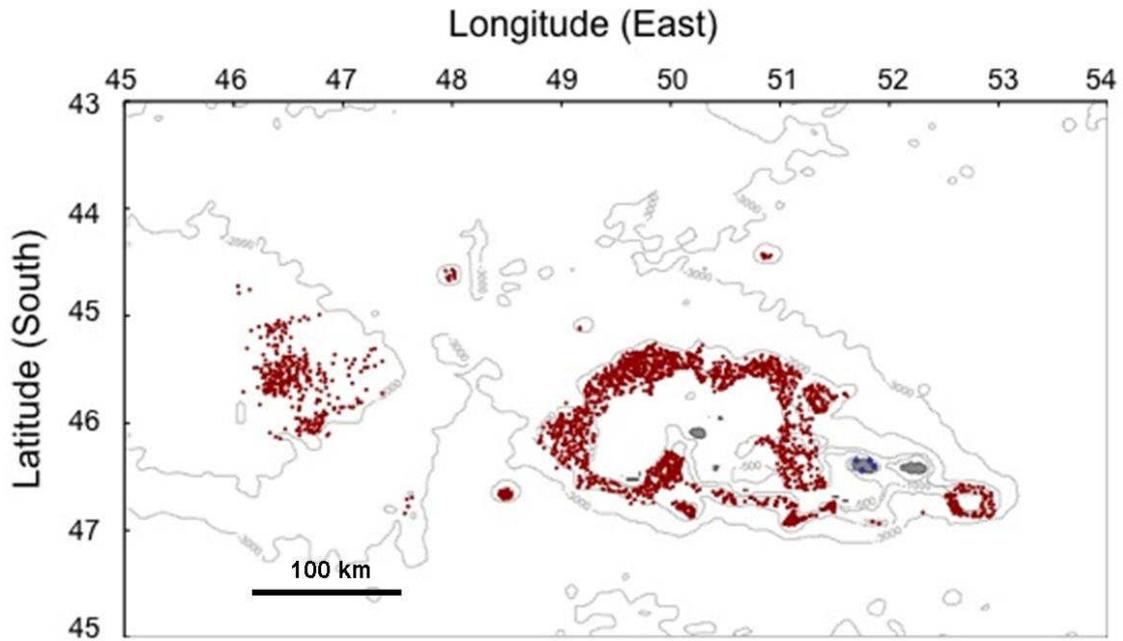


Figure 5. Positions des observations d'orques de Crozet autour de l'archipel, depuis les palangiers (rouge) et depuis les côtes de l'île de la Possession (bleu) entre 2003 et 2011.

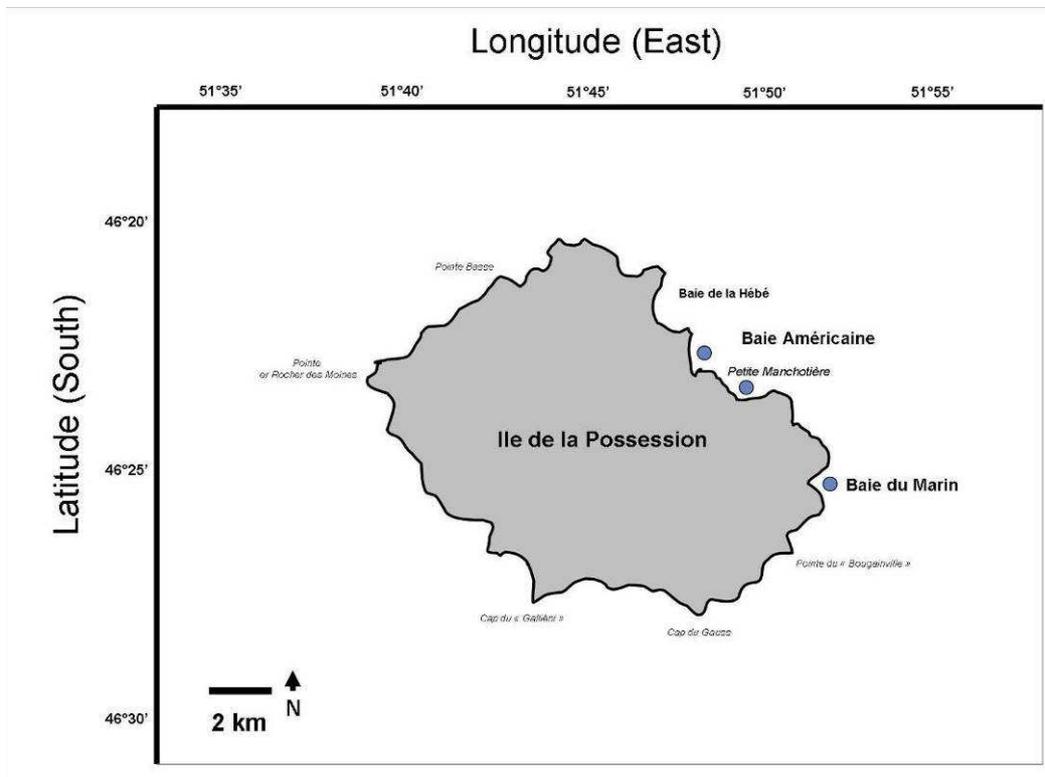


Figure 6. Carte de l'île de la Possession et sites des principales observations d'orques (bleu)

Organisation sociale

Guinet & Jouventin (1990) a décrit une forte cohésion et une stabilité temporelle à l'échelle minimum de plusieurs années chez les unités sociales d'orques observées depuis les côtes de l'île de la Possession. En fonction de ces observations, les auteurs ont assimilé ces unités sociales à des unités maternelles composées essentiellement de femelles adultes et de jeunes avec un ou deux mâles adultes par unité. Des associations temporaires entre ces unités maternelles ont été observées depuis les côtes de la Possession accompagnées en général par des comportements de socialisation. Les unités ont aussi été vues associées au cours de chasse sur des proies de grande taille telles que des baleines (Guinet et al., 2000). Cependant, des interactions antagonistes ont aussi été documentées, avec une hiérarchie possible entre les unités vis à vis d'une compétition pour les zones riches en ressource comme la baie américaine en période de reproduction des éléphants de mer.

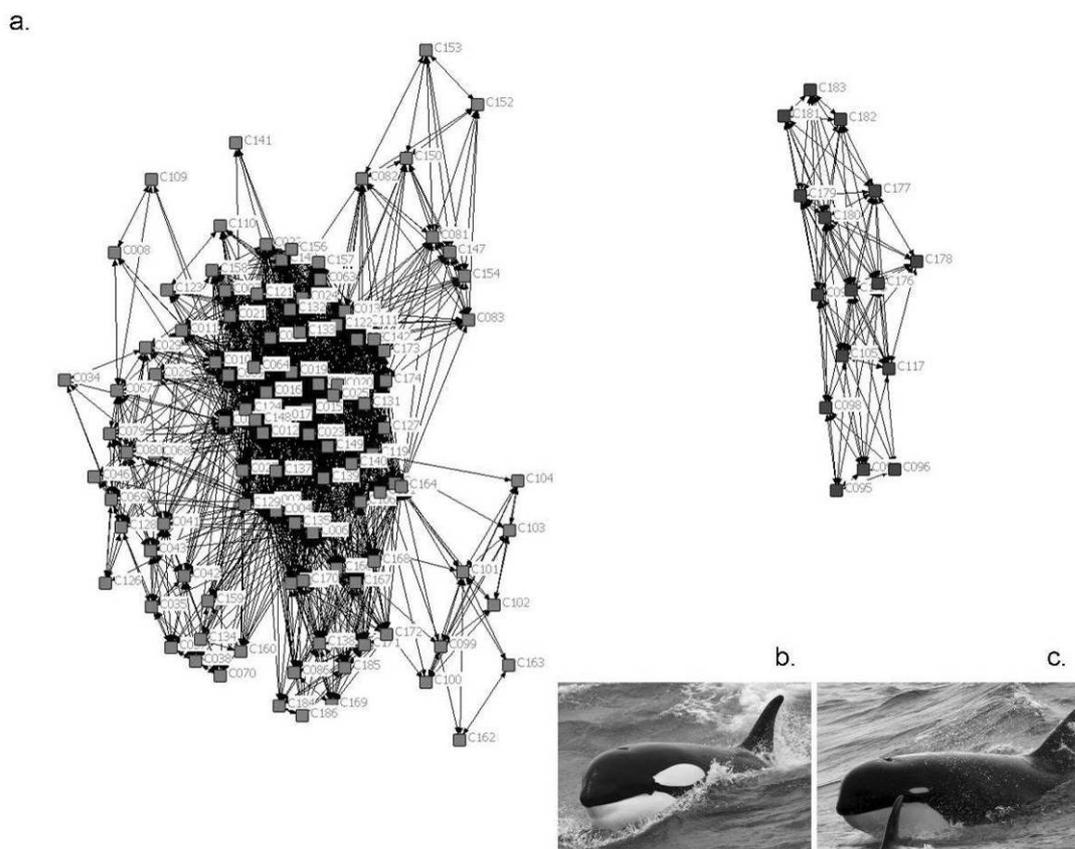


Figure 7. a. Réseaux sociaux produits par NetDraw. Chaque point représente un individu. Tous les individus associés au cours d'un minimum d'une observation sont reliés. b. La forme d'orque régulièrement observée à Crozet (« orques de Crozet ») ($n = 125$ entre 2003-2011) et c. la forme d'orques de type-D ($n = 16$ individus entre 2003 et 2011)

Moyens d'étude des orques de Crozet

Données d'observation visuelles

Les observations ont été faites de manière opportuniste et de manière dirigée depuis les côtes de l'île de la Possession (Figure 6) et depuis les palangriers (Figure 5). Les observateurs opportunistes, qu'ils soient des contrôleurs des pêches ou du personnel travaillant à terre, ont systématiquement relevé les informations sur la position, la date, les conditions climatiques, la durée des observations ainsi qu'une estimation du nombre total d'individus présents, la présence de mâles adultes et jeunes, et une description simple de leur comportement (e.g. chasse sur éléphant de mer, recherche alimentaire plage/platier rocheux/bordure de laminaire, déprédation, déplacement, socialisation). Au cours de la thèse, j'ai pu embarquer 3x3 mois sur les palangriers et passer 2 mois sur l'île de la Possession. Au cours de ces missions dirigées des informations plus détaillées ont pu être collectées comme les liens sociaux spécifiques entre certains individus en fonction du sexe, les couples mère-petit, les proportions de temps allouées aux différents types de comportement, leurs temps et leur rythme de plongée, etc.

Données de photo-identification ou d'observation enregistrées

Les photographies utilisées dans cette étude ont été prises depuis deux plateformes distinctes. La première est l'île de la Possession (46°25'S, 51°40'E) (Figure 6), qui regroupe des photographies prises depuis la côte entre 1964 et 2011, dans le cadre d'études spécifiques ou bien de manière opportuniste. La seconde est un ensemble de palangriers industriels opérant dans la ZEE de l'archipel. Les photographies ont été prises par des contrôleurs des pêches entre 2003 et 2010 sur les orques interagissant avec les lignes. La plupart des photographies ont été prises suivant un protocole de photo-identification qui vise à représenter la totalité de l'aile dorsal d'un individu faisant surface avec un angle le plus perpendiculaire possible par rapport à l'appareil. L'identification se fait principalement par les caractéristiques de l'aile dorsal et de la selle (tâche dorsale), à savoir la forme, la taille, la présence d'entailles, d'encoches ou de cicatrices (Bigg, 1982). La partie antérieure des taches oculaires est aussi utilisée, en particulier pour les nouveaux-nés. Les informations qui accompagnent chaque photographie sont enregistrées dans une base de données Access et un catalogue de photo-identification a été produit (Tixier et al., 2010b CEBC CNRS – Annexes

A Figure 1). Parmi les plus importantes, il y a la qualité de la représentation des orques sur l'image, notée Q , et dont la valeur varie de 0 à 2. $Q=2$ concerne les représentations où l'un des caractères morphologiques cités plus haut est entièrement visible, en gros plan et avec un angle de 90° par rapport à l'appareil. $Q=1$ quand l'un de ces mêmes caractères n'est que partiellement représenté, ou que l'individu est à distance ou avec un angle légèrement différent de 90° par rapport à l'appareil. Enfin, $Q=0$ regroupe les photographies non exploitables, soit parce qu'elles sont floues, soit parce que l'individu est trop loin ou à un angle très différent de 90° .

Le niveau de marquage des individus identifiés, noté M , est aussi enregistré dans la base de données, avec une valeur variant de 1 à 2. $M = 2$ pour les individus très caractéristiques avec un aileron dorsal portant des marques importantes et qui peuvent être identifiés d'une observation à une autre même sur des photographies de faible qualité ($Q = 0$). $M = 1$ pour les individus assez caractéristiques, portant une ou plusieurs marques, mais ne pouvant être correctement identifiés que par des photos de qualité $Q = 1$ ou $Q = 2$. Enfin, $M = 0$ pour les individus très peu caractéristiques qui ne portent aucune marque distincte sur l'aileron dorsal et qui ne sont identifiables que par des photographies de qualité $Q = 2$.

L'effort photo a une influence significative sur le nombre d'individus, à l'échelle globale mais aussi à l'échelle de l'observation où la probabilité de capturer tous les individus présents varie principalement en fonction du nombre de clichés pris au cours de cette observation. Cet effet, combiné à des effets liés au photographe, au comportement des animaux et aux conditions climatiques, peut être particulièrement important lorsque les photos sont prises de manière opportuniste comme c'est principalement le cas dans cette étude. Pour la majorité des analyses effectuées dans cette étude nécessitant l'identification des individus, nous avons classé les observations en fonction de l'effort photographique pour réduire le biais induit par des individus manqués. Les observations pour lesquelles le nombre de photos prises est inférieur au nombre total estimé d'individus présents au cours de l'observation ont été exclues des analyses (Whitehead, 1995). Le nombre total d'individus par observation a été principalement calculé par les estimations de la taille totale des groupes rencontrés et par la connaissance approfondie de la composition des unités sociales et leur stabilité à partir d'un grand nombre d'observation ainsi qu'à partir de photos regroupant plusieurs individus. Toutes les autres observations ont été caractérisées par $C > 0$ dans l'ensemble de l'étude. De la même manière, pour les analyses sociales et démographiques à l'échelle de l'année, nous avons exclu les années avec un nombre total de photos trop pauvre par rapport au nombre d'individus potentiellement présents.

Depuis 1964, un total de 51182 photographies ont été prises, ce qui comprend 8228 clichés pris depuis l'île de la Possession et 42 954 depuis les palangriers (Annexes A figure 2). Ces 51 182 clichés ont comporté 66 537 représentations d'ailerons. Environ 21% de ces représentations ont été classées Q2 et 52% Q1. Un total de 202 individus ont été identifiés sans compter les nouveaux nés des 5 dernières années (n = 11). Environ 34% de ces individus ont été classés M2, 31% M1 et 35% M0.

Biopsies pour étude de l'écologie alimentaire

En 2011 un programme de collecte d'échantillons de peau et de lard sur les orques à commencé. Du matériel de type arbalète (Barnett Wildcat C5 et Rhino) et flèches (Larsen) munies d'embouts à biopsie (40 mm Ø 8 mm) a été embarqué à bord d'un palangrier au cours de la 3^e mission. Les biopsies se faisant depuis le navire pendant les opérations de pêche, du fil de chasse a été utilisé pour récupérer les flèches après le tir. La partie dorsale située autour de l'aileron des animaux a été ciblée sur les adultes et les jeunes de plus d'un an (Barrett-Lennard et al., 1996). De la même manière, des biopsies ont été réalisées depuis les côtes de l'île de la Possession en Novembre et Décembre 2011. Pour chaque individu échantillonné une fiche d'information a été créée avec notamment l'identité de l'individu (toutes les orques biopsiées ont été identifiées), la date et la position géographique, le point d'impact sur l'animal ainsi que le type de sa réaction et de la réaction de l'ensemble du groupe présent. Sur les 16 orques échantillonnées, 2 ont vivement accéléré et plongé après le tir, 9 ont eu un léger mouvement latéral à la surface et 5 n'ont montré aucune réaction. Les 16 orques ont été vues plusieurs jours voire pour 8 d'entre elles plusieurs mois après les biopsies et ont toutes montré des bons états de cicatrisation. De la même manière, aucun changement significatif de comportement n'a été observé, les orques concernées s'approchant toujours autant des palangriers et des côtes de la Possession.

E. Contribution personnelle dans la réalisation des objectifs.

Au-delà des données de pêche, d'observation et de photo-identification collectées par les contrôleurs des pêches et le personnel de l'île de la Possession au cours des 30 dernières années, j'ai eu la possibilité de m'investir personnellement dans ce travail de terrain. D'une part j'ai pu embarquer en tant que contrôleur des pêches sur trois palangriers différents à raison d'une marée par an entre 2008 et 2011. Avec un temps cumulé passé en mer de 9 mois, j'ai pu vivre cette pêche dans les conditions réelles, et ainsi mieux l'appréhender en compagnie des pêcheurs qui m'ont dirigé vers les bonnes pistes à creuser. Au-delà du travail de contrôleur, cette présence à bord m'a aussi permis de collecter des données d'observations et de photo-identification sur les orques plus précises, notamment au niveau de leur mode opératoire vis-à-vis des navires et des relations sociales entre les individus. Après une formation d'un mois sur une campagne NOAA le long des îles Aléoutiennes en Alaska en 2010 en compagnie de Dr John Durban, Dr Paul Wade, Holly Fearnbach et Dave Ellifrit, j'ai appris à maîtriser la technique de biopsie à distance et de déploiement de balise sur les orques. C'est à partir du dernier palangrier sur lequel j'ai travaillé (Janvier Mars 2011) que j'ai pu mettre en application cette formation et réaliser les premières biopsies sur les orques à Crozet, mais aussi sur les cachalots. Enfin, j'ai pu effectuer une mission de 2 mois et demi sur l'île de la Possession entre Octobre et Décembre 2011 uniquement dédiée aux orques, avec un effort d'observation important et régulier depuis les zones stratégiques que sont la baie Américaine et la Petite Manchotière. Avec l'identification des individus, j'ai pu continuer la collecte d'informations comportementales, la réalisation de biopsies et même effectuer les premiers déploiements de balises.

CHAPITRE III

NIVEAUX DE DEPREDATION ET TENDANCES



Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G. Viviant, M., Authier., M., & Guinet, C. 2010. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation solutions. *CCAMLR Science*, 17, 179-195. (Annexe B1)

A. Introduction

Les conflits d'usage entre l'Homme et les espèces animales impliquent souvent une combinaison de problèmes d'ordre socio-économiques et écologiques. Dans la majorité des cas de conflits de type déprédation répertoriés, l'aspect socio-économique a été historiquement étudié de manière prioritaire avec généralement des estimations de pertes en biomasse (végétale ou animale) accompagnées de leurs conséquences financières pour les populations humaines locales ou pour l'économie de marché dans le cas de ressource commercialisées à grande échelle. En milieu terrestre, ces estimations se font souvent de manière directe, les populations étant directement exposées à des dégâts causés par la déprédation sur des cultures ou sur du bétail. Par exemple, entre 2000 et 2002, on estime que 256 vaches et 82 moutons ont été tués par la population de loups gris de l'Etat du Minnesota engendrant une perte financière d'environ US\$ 75 000 pour les éleveurs (Breck & Meier, 2004). Dans la région de l'est Caprivi en Namibie, les pertes en céréales causées par les éléphants a été estimée à US\$ 39 200 entre 1991 et 1995 (O'Connell-Rodwell et al., 2000).

La déprédation en milieux aquatique et marin peut être plus difficile à quantifier directement car il est rare de pouvoir obtenir des informations sur l'ensemble des pertes en biomasse engendrées. Les interactions entre la pêche à la palangre pélagique au thon et à l'espadon, confrontée à une déprédation par les pseudorques et les globicéphales en milieu tropical et sub-tropical, fait partie de ces exemples où le nombre et la taille des poissons prélevés sur les hameçons peuvent être directement estimés (Ramos-Cartelle & Majuto, 2008). En effet, les cétacés ne décrochent généralement pas l'intégralité du poisson mais le consomment directement sur l'hameçon, laissant au minimum la partie antérieure de la prise encore accrochée à l'hameçon à la remontée (Forney et al., 2011). A Hawaïi, la déprédation par les pseudorques a par exemple été estimée causer une perte financière d'environ US\$ 13 000 000 en 2006 pour l'ensemble de la flotte des palangriers (Forney et al., 2011). A l'inverse, les cas de déprédation sur les fermes aquacoles par des oiseaux ou mammifères marins illustrent l'impossibilité de quantification directe des pertes causées. Par exemple, une des méthodes alternatives indirectes utilisées pour estimer les quantités de poisson chat (barbue de rivière) prélevées par les cormorans à aigrettes sur les fermes aquacoles des Etats Unis, a été d'évaluer expérimentalement les besoins énergétiques de l'oiseau si nourri exclusivement de

cette espèce et d'inférer la quantité totale prélevée quotidiennement à partir d'estimations d'abondance des cormorans autour des fermes (Glahn et al., 2000).

Le recours à des méthodes indirectes, avec tous les biais qu'elles peuvent comporter est nécessaire pour estimer les pertes dues à la déprédation par les orques et les cachalots sur les palangres démersales des hautes latitudes. En effet, bien que détectable d'une part par la présence des cétacés à proximité du navire au moment de la remontée des lignes et d'autre part par la présence de poissons endommagés ou partiellement consommés sur les hameçons remontés, ce type de déprédation ne peut pas être directement quantifié. La majorité des prises sont entièrement décrochées des hameçons par les orques et les cachalots. Par conséquent, pour éviter de sous-estimer la déprédation, la méthode communément utilisée en Alaska, en Géorgie du Sud ou au Chili est de comparer les rendements de lignes remontées en absence de cétacés avec celles remontées en présence de cétacés (Hucke-Gaete et al., 2004 ; Thode et al, 2005 ; Purves et al.,2004). Alors que de simples comparaisons statistiques ont été utilisées ailleurs, Roche et al. (2007) ont appliqué cette méthode sur la pêcherie à la légine australe de la ZEE de Crozet en prenant en compte les variations spatiales de rendement par la division de la zone en 7 sous-zones.

Au-delà des conséquences socio-économiques de la déprédation, les biais liés à l'estimation des pertes par ce type de méthode indirecte peuvent avoir des conséquences significatives sur la gestion et la conservation des espèces convoitées. En particulier, les pêcheries sont caractérisées à l'échelle mondiale par un déclin général des ressources halieutiques, ciblées mais aussi accessoires, dû en majeure partie à une sur-exploitation des stocks au cours des cinquante dernières années (Pauly et al., 2005). Pour la majorité des pêcheries impliquées dans ce déclin, la surexploitation a été causée par la combinaison d'une activité braconnière importante et d'une mauvaise gestion des flottes légales par les autorités (Agnew et al., 2009). La pêcherie à la légine australe dans la ZEE de Crozet a vécu un scénario identique avec une importante activité braconnière au cours des années 1990. Les rendements de pêche ont été impactés par une diminution du nombre et de la taille des poissons capturés (Lord et al., 2006).

Par ailleurs, jusqu'en 2009, les quantités de poisson perdues par la déprédation par les orques et les cachalots n'ont pas été prises en compte dans les modèles de gestion de la ressource et l'établissement des quotas par navire, et ce principalement à cause d'un manque de données sur l'estimation du taux de déprédation. Ces données sont essentielles pour assurer une gestion fiable et durable de cette ressources c'est dans ce contexte que s'inscrit cette étude.

Les objectifs de ce chapitre sont :

- i) d'affiner les estimations des pertes en biomasse de légine australe causées par la déprédation par les orques et les cachalots par une méthode spatiale plus fine que celle utilisée par Roche et al. (2007)
- ii) d'évaluer les variations spatio-temporelles de la déprédation par une analyse différentielle des interactions en fonction de l'espèce impliquée (orque et/ou cachalot).

Pour répondre à ces objectifs je m'appuierai sur les données de pêche collectées par les contrôleurs à bord des sept palangriers légaux opérant dans la ZEE de Crozet entre 2003 et 2010,

B. Méthodes

Définition d'une interaction

La présence des cétacés est uniquement enregistrée s'ils sont observés à moins de 200 m du navire pendant plus de 5min au cours du virage d'une palangre, et ce pour s'assurer du fait qu'ils interagissent avec la palangre. Dans ces gammes de distances et de temps, l'interaction avec la palangre, et donc le prélèvement de poissons sur les hameçons est souvent confirmée par des plongées répétées, des oiseaux marins qui suivent les orques et les cachalots au moment de leur remontée en surface ainsi que l'apparition de nappes de gras à la surface de l'eau. Avec tous ces éléments, nous pouvons considérer que l'information présence (1) et absence (0) ont uniquement été collectées avec la certitude d'un évènement d'interaction. Dans le cas où l'interaction des orques et des cachalots avec les palangres n'est pas certaine, principalement à cause de conditions limitées de visibilité (<200 m ; e.g. nuit ou brume épaisse), l'information (2) est entrée dans la base de données.

Taux d'interaction

Le taux d'interaction est ici défini comme la proportion de palangres avec laquelle les orques et/ou les cachalots ont interagi par rapport au nombre total de palangres mises à l'eau et relevées. Utilisée dans de nombreuses études (e.g. Hucke Gaete, 2006; Purves et al., 2006),

une telle définition peut être biaisée par des effets combinés d'autocorrélation spatiale et temporelle entre les palangres. En effet, un navire donné, au cours d'une marée donnée, va généralement mettre à l'eau et relever plusieurs palangres sur une aire limitée (entre 9 et 28 km environ) de manière successive à des échelles de temps de l'ordre de quelques heures à quelques jours. Ainsi l'interaction des cétacés avec une palangre donnée peut être conditionnée par leur interaction avec la palangre précédente si les deux palangres sont relevées de manière successive sur une même zone. Les données de photo-identification ont confirmé que les orques et les cachalots suivent généralement le navire quand il se déplace sur une distance limitée et donc sont présents sur les palangres qui succèdent aux palangres auxquelles ils sont arrivés. Compte tenu d'une autocorrélation temporelle qui disparaît en moyenne à l'échelle de 10 palangres successives (voir résultat), nous avons dans un premier temps choisi d'effectuer 100 tirages aléatoires de 500 palangres sur le jeu de données (i.e. moins de 10% des 5 942 palangres disponibles pour l'analyse). Bien que cette méthode ne fasse que limiter le biais sans le supprimer, les estimations du taux d'interaction représentent une information importante, notamment pour pouvoir comparer la situation de Crozet aux autres localités de l'océan Austral confrontées au même problème.

Probabilité d'interaction

Dans un second temps, nous avons modélisé la probabilité d'interaction des orques et/ou des cachalots avec les palangres à partir des données de présence/absence (1 et 0), la palangre étant l'unité d'échantillonnage.

Avant de développer les modèles, nous avons d'abord estimé l'influence des autocorrélations temporelle et spatiale directement sur les données brutes en distinguant l'identité du navire ($n=7$) et la « marée » de ce navire, définie comme le temps de pêche entre sa sortie du port et son retour, (généralement entre 2 et 3 mois). Pour chaque marée de chaque navire, le numéro de palangre s'incrémente de 1 à chaque nouvelle palangre mise à l'eau. L'autocorrélation temporelle a été testée par les fonctions ACF et PACF (ACF partielle) sous R (R Development Core Team 2010) avec comme unité la palangre. Pour évaluer l'autocorrélation spatiale, la distance entre toutes les combinaisons de palangres a d'abord été calculée à partir des positions (latitude, longitude) grâce la fonction « `rdist.earth2` » qui prend en compte la courbure de la surface terrestre. Une position unique par palangre a été déterminée. Les palangres étant généralement rectilignes, elle correspond à la position médiane calculée entre

les positions des deux extrémités. Un variogramme a été produit pour évaluer la distance à partir de laquelle la probabilité d'interaction des orques et des cachalots est corrélée d'une palangre à une autre.

Un Modèle Linéaire Généralisé Mixte (GLMM) a été réalisé à l'aide de la fonction `glmmPQL` (Penalized Quasi Likelihood) du package MASS sous R (R Development Core Team 2010) pour modéliser la probabilité d'interaction des orques et des cachalots avec les palangres, la distribution de cette variable étant binomiale. Les variables explicatives testées sont l'année « year » (n=8 ; 2003-2010) et le mois « month ». Pour tenter de prendre en compte les effets de l'autocorrelation spatiale et temporelle, nous avons défini dans le jeu de données la « session de pêche ». Pour chaque navire (n=7) et pour chaque marée de navire (i.e. séjour en mer défini comme le temps de pêche entre sa sortie du port et son retour, généralement entre 2 et 3 mois), la palangre p+1, relevée consécutivement à la palangre p, a été intégrée dans la même session de pêche que la palangre p dès lors que leurs distances temporelle et spatiale étaient inférieures aux seuils définis par les tests d'autocorrelation préalables. Ainsi, chaque session de pêche a reçu un identifiant unique et est composée d'une série de palangres numérotées à partir de 1 qui se succèdent temporellement et spatialement. La session de pêche, appelée « batch » dans les modèles, a été testée en variable aléatoire. Une matrice de variance-covariance autoregressive d'ordre 1 (corAR1), représentant une structure d'auto-corrélation d'ordre 1, a été utilisée afin de prendre en compte la corrélation temporelle des palangres (longline) au sein des sessions de pêche (Zuur et al., 2009). Dans ce cas, la série de palangres au sein des sessions de pêche a été placée en effet niché dans la variable « batch ».

$\text{Inter} \sim \text{year} + \text{month} + (1|\text{batch}) (\text{AR1}())$

La sélection de modèle a été effectuée selon la significativité des p-values des effets fixes à partir du modèle complet.

Effet de la présence de cétacés sur le rendement de pêche

Le rendement de pêche (Catch per Unit Effort, noté CPUE) est ici défini comme le rapport entre la biomasse brute de légine (non coupée et non vidée) capturée et mise à bord du navire, et le nombre d'hameçons relevés, pour chaque palangre. Il est exprimé en gramme de légine

par hameçon (noté $g.ham^{-1}$). L'effet des autocorrélations spatiale et temporelle a aussi été préalablement testé sur les données brutes du rendement par palangre par les méthodes décrites plus haut.

Le rendement est une variable continue dont la distribution est de type Gamma mais qui devient normale après transformation en log (test de Shapiro, $p=0,322$) Nous avons donc utilisé un modèle généralisé mixte (GLMM) pour modéliser le rendement par la fonction `Lme` sous R (R Development Core Team 2010). Les variables temporelles testées en effet fixe sont l'année (*year*) et le mois (*month*). Pour tester l'effet de l'interaction des cétacés avec les palangres sur le rendement, nous avons intégré les variables binaires de présence/absence d'orques (*presoo*) et/ou de cachalots (*prespm*) collectées par les contrôleurs des pêches en excluant les palangres pour lesquelles la donnée « non observé » a été saisie. L'effet de l'interaction des deux variables (*presoo*prespm*) a aussi été ajouté au modèle général.

De la même manière que pour la probabilité d'interaction, l'effet de la session de pêche (*batch*) dont les seuils de définition ont été déterminés par les tests préalables d'autocorrelation, a été placé en variable aléatoire. L'autocorrelation temporelle de type AR1 au sein des batch a été intégrée au modèle complet.

$$\log CPUE \sim year + month + presoo + prespm + presoo*prespm + (1|batch) (AR1())$$

Avant de procéder à la sélection de modèle, nous avons testé les effets de colinéarité possible entre les effets fixes, et notamment entre la présence d'orques et la présence de cachalots, en utilisant la fonction « `cor` » sous R.

La sélection des modèles a été effectuée par comparaisons des Critères d'Information Akaike (AIC, Burnham & Anderson, 2004). Notre objectif étant d'évaluer l'impact de la présence de cétacés sur le rendement de pêche des palangres, seul le meilleur modèle a été retenu. Lorsque deux modèles ont eu des $\Delta AIC < 2$, le modèle le plus parcimonieux a été sélectionné.

Estimation des pertes en biomasse

Roche et al. (2007) ont appliqué la méthode de comparaisons des rendements en absence et en présence de cétacés pour les différentes combinaisons (orques seules, cachalots seuls, orques et cachalots associés) en divisant l'ensemble de la zone étude en dix larges zones. Nous avons appliqué ici le même protocole mais à une échelle spatiale plus fine. Cela permet de prendre en compte la variabilité spatiale du rendement dans des conditions normales (sans cétacés). En effet, la déprédation peut ne pas avoir le même impact dans les zones à fort rendement que dans les zones à faible rendement. Une grille composée de mailles de $0,1^\circ \times 0,1^\circ$ de côté est appliquée sur l'ensemble de la zone étude. Dans un premier temps, seules les mailles contenant des lignes en absence et en présence de cétacés sont sélectionnées. Au sein de cet ensemble, les mailles où la différence entre le nombre de données en absence et en présence de cétacés est trop importante (au seuil arbitraire de $2/3$) sont ensuite écartées pour réduire le biais induit lorsque les valeurs de rendement sont moyennées.

Dans chacune de ces mailles restantes (c), la perte rendement ($CPUE_{loss}$) est estimée à partir de la formule :

$$\overline{CPUE}_{loss\ c} = \frac{\sum_{i=1}^I \sum_{j=1}^J (CPUE_{abs}(i) - CPUE_{pres}(j))}{I \times J}$$

Dans laquelle $CPUE_{abs}$ désigne le rendement des lignes relevées en absence de cétacés, $CPUE_{pres}$ en présence de cétacés, I le nombre de lignes relevées en absence de cétacés, et J le nombre de lignes relevées en leur présence, et $I \times J$ le nombre de combinaisons de lignes utilisées pour calculer la perte moyenne en CPUE dans chaque maille c .

Pour obtenir la biomasse de légine perdue par la déprédation dans chaque maille, la perte moyenne de rendement et son écart type, sont multipliés par le nombre d'hameçons sur les lignes relevées en présence de cétacés (E_{pres}) :

$$B_{loss\ c} = \overline{CPUE}_{loss\ c} \cdot E_{pres\ c}$$

L'estimation initiale de la biomasse totale perdue par la déprédation est calculée par la somme des pertes estimées dans les mailles dans lesquelles il y a des lignes relevées en absence et en

présence de cétacés. L'incertitude ($se_{loss\text{tot}}$) est dérivée à partir de l'écart type des pertes de chaque maille (se_{lossc}) avec la formule :

$$se_{loss\text{tot}} = \sqrt{\sum_{c=1}^C \left(\frac{se_{lossc}^2}{I \times J} \right)}$$

Dans laquelle C est le nombre de mailles c dans lesquelles il y a des lignes relevées en absence et en présence de cétacés.

Pour les mailles dans lesquelles toutes les lignes sont relevées en présence de cétacés, nous avons utilisé la perte moyenne de rendement calculée à partir de toutes les autres mailles selon la méthode précédemment décrite, puis multipliée par le nombre d'hameçons relevés dans ces mailles là.

Du fait de l'absence d'effet significatif de la présence de cachalots seuls sur le rendement, les pertes en biomasse n'ont pu être estimées que pour les cas de figures suivants : orques seules et orques associées aux cachalots.

Le taux de déprédation (Dep) est défini par le rapport entre la biomasse perdue (B_{loss}) et la biomasse totale capturée ($B_{loss} + B_{landed}$) :

$$Dep = \frac{B_{loss}}{(B_{loss} + B_{landed})}$$

Avec B_{landed} la quantité de légine pêchée déclarée par les navires.

C. Résultats

Estimation du taux d'interaction sur les données brutes

5 991 palangres ont été mises à l'eau et relevées dans la ZEE de Crozet entre le 1^{er} Janvier 2003 et le 31 Décembre 2010 avec un effort total de pêche de 31 659 651 hameçons. La certitude de la présence (1) ou l'absence (0) d'interaction des orques et ou des cachalots a été saisie sur 5 438 palangres relevées, l'information « non-observé » ayant été saisie pour 553 palangres à cause de conditions de visibilité limitées.

Le tirage aléatoire de 500 de ces 5 438 palangres a permis d'estimer de manière préliminaire l'interaction des orques avec $42,8 \pm 6,4\%$ et les cachalots avec $50,9 \pm 8,3\%$ des palangres relevées. Les deux espèces ont interagi en co-occurrence (i.e. simultanément) avec $26,7 \pm 5,3\%$ de ces palangres, laissant $25,4 \pm 7,8\%$ des palangres relevées en absence totale de cétacés sur la période 2003-2010 (Figure 8).

La figure 9 présente de manière préliminaire les variations spatiales d'un taux d'interaction des orques et des cachalots calculé directement à partir des données brutes des 5 438 palangres, par maille de $0,1^\circ \times 0,1^\circ$ de côté, la position médiane de la palangre définissant son appartenance à une maille donnée. Seules les mailles comportant au minimum 4 palangres en absence de cétacés et 4 palangres en présence de cétacés ont été utilisées, restreignant le jeu de données à 4 996 palangres pour les orques (186 mailles) et 5 021 pour les cachalots (197 mailles). Calculés ainsi, les taux d'interaction des orques sont marqués par des valeurs élevées ($>0,6$) au Sud Est de l'île de la Possession et au Sud Est de l'île de l'Est (Figure 9a). Le Nord et l'Ouest de l'archipel apparaissent moins impactés avec des taux d'interactions inférieurs à 0,2. Les variations sont moins distinctes pour les cachalots avec peu de zones caractérisées par des faibles taux d'interaction ($<0,2$) à l'Ouest et au Sud Est de l'archipel (Figure 9b).

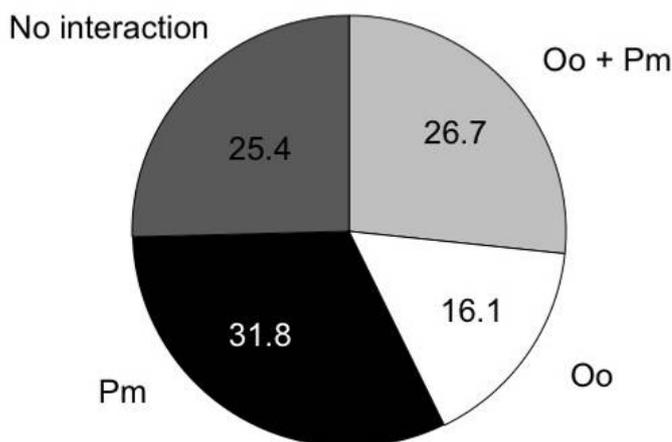


Figure 1. Diagramme des proportions de palangres relevées en absence de cétacés (gris foncé) ou en présence d'orques seules (blanc), de cachalots seuls (noir) et d'orques et cachalots simultanément (gris clair) dans les ZEE de Crozet (n=5 438 palangres).

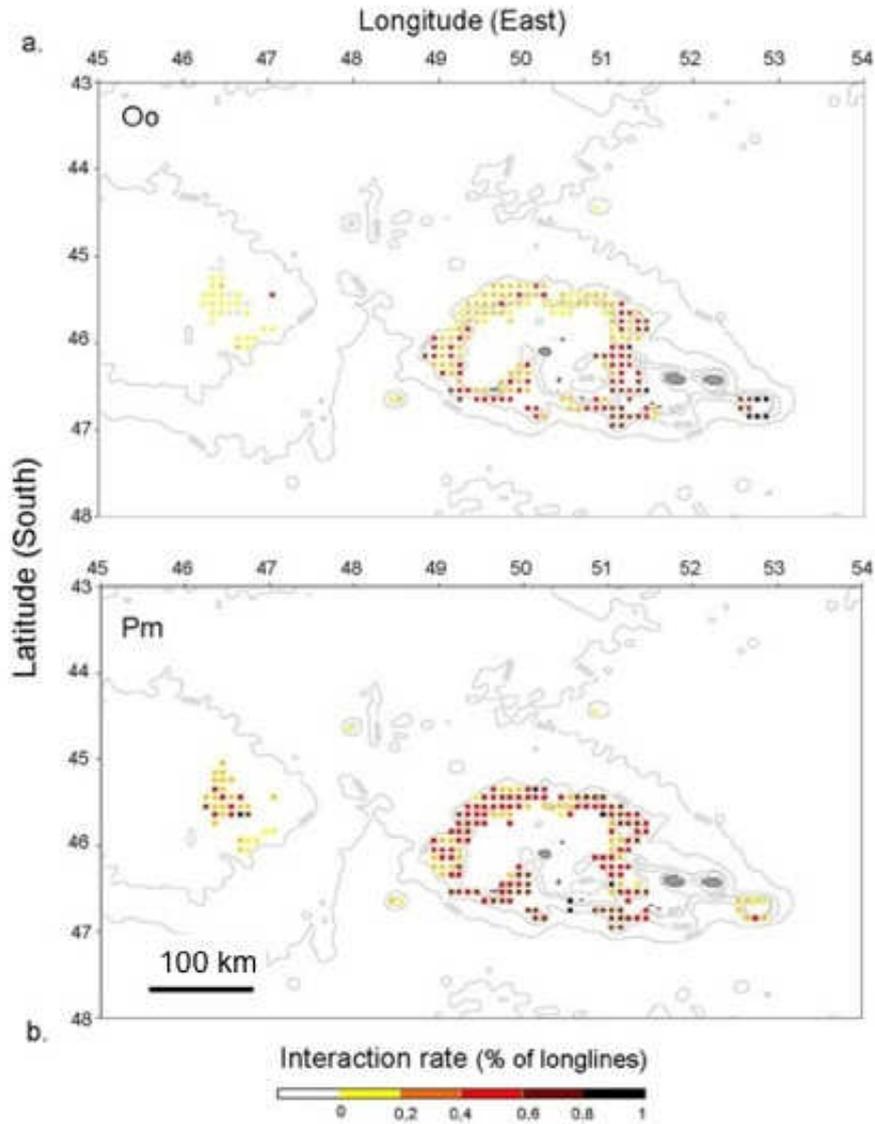


Figure 9. Variations spatiales du taux d'interaction a. des orques et b. des cachalots avec les palangriers. Les valeurs présentées sont des moyennes par maille de $0,1 \times 0,1^\circ$ avec un minimum de 4 palangres en présence de l'un des deux cas de figure.

Modélisation de la probabilité d'interaction

En utilisant les 5 438 palangres, nous avons d'abord estimé les seuils d'autocorrelation temporelle et spatiale directement sur les données brutes. L'unité temporelle ici utilisée est la palangre. Une analyse de type PACF suggère que la probabilité d'interaction des orques est significativement influencée par l'autocorrelation temporelle jusqu'à 5 palangres relevées de

manière consécutives (Figure 10), et l'interaction des cachalots jusqu'à 7 palangres consécutives.

L'autocorrélation spatiale influençant l'interaction des orques a été estimée à 45 km de distance entre les palangres par une analyse de portée au travers d'un variogramme et celle des cachalots à 35 km (Figure 11).

Nous nous sommes basés sur les dernières estimations pour intégrer un effet aléatoire batch aux modèles prédisant la probabilité d'interaction des cétacés. En effet, deux palangres relevées par un même navire au sein d'une même marée à une distance inférieure à 45 km l'une de l'autre (entre positions médianes) ont été considérées appartenir à un même batch dans les modèles prédisant la probabilité d'interaction avec les orques. 773 batch ont été ainsi identifiés, placés en variable aléatoire dans les modèles glmmPQL et soumis à une autocorrélation temporelle AR1. De la même manière, 823 batch ont été identifiés pour les modèles prédisant la probabilité d'interaction avec les orques.

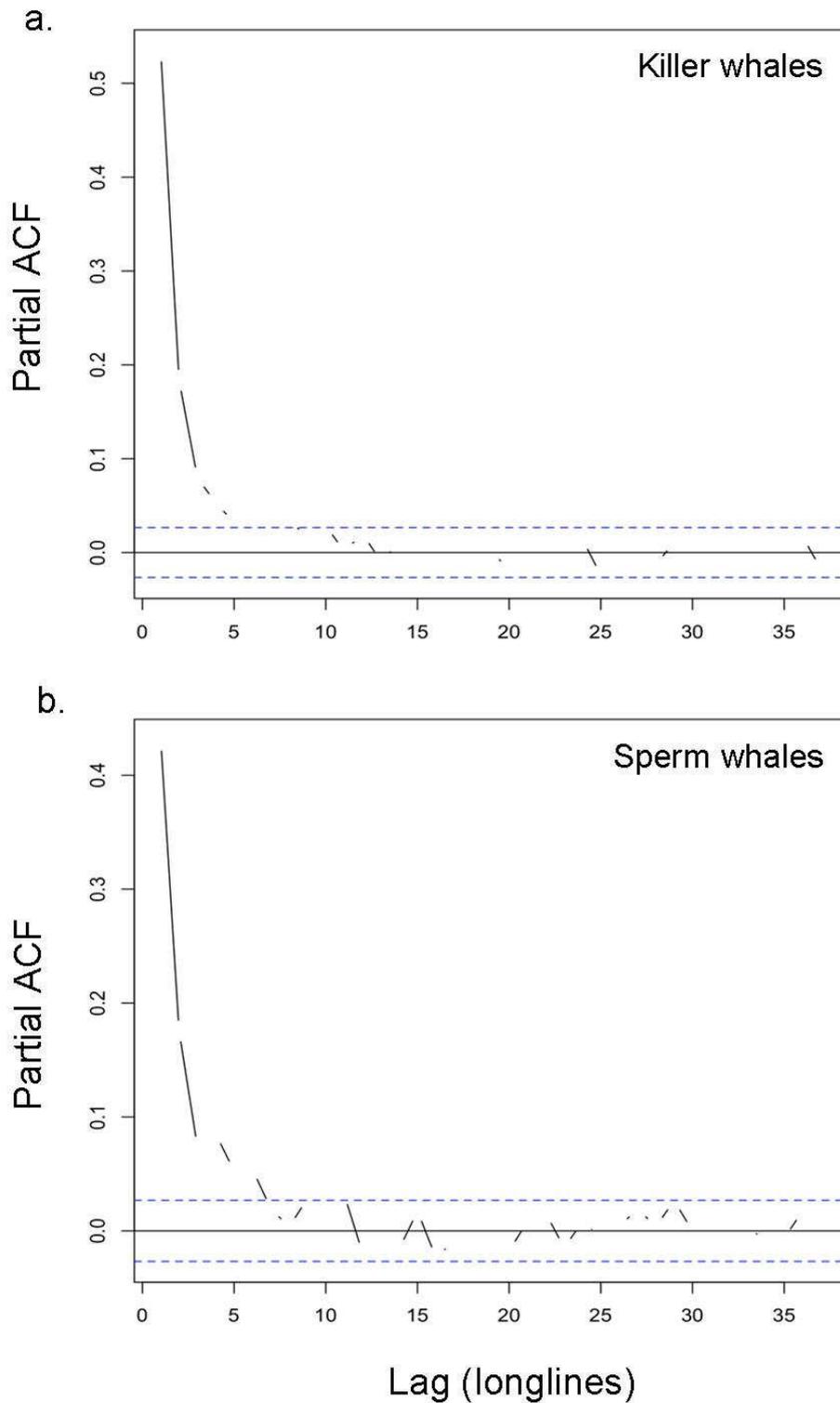


Figure 10. Estimations du degré d'autocorrelation temporelle (lag = palangres relevées consécutivement par un même navire au sein d'une même marée) sur la probabilité d'interaction des orques (a) et des cachalots (b), par méthode PACF (Partial Auto Correlation Function) pour laquelle la dépendance des événements intermédiaires (au milieu d'un lag) est enlevée (Box et al., 2008).

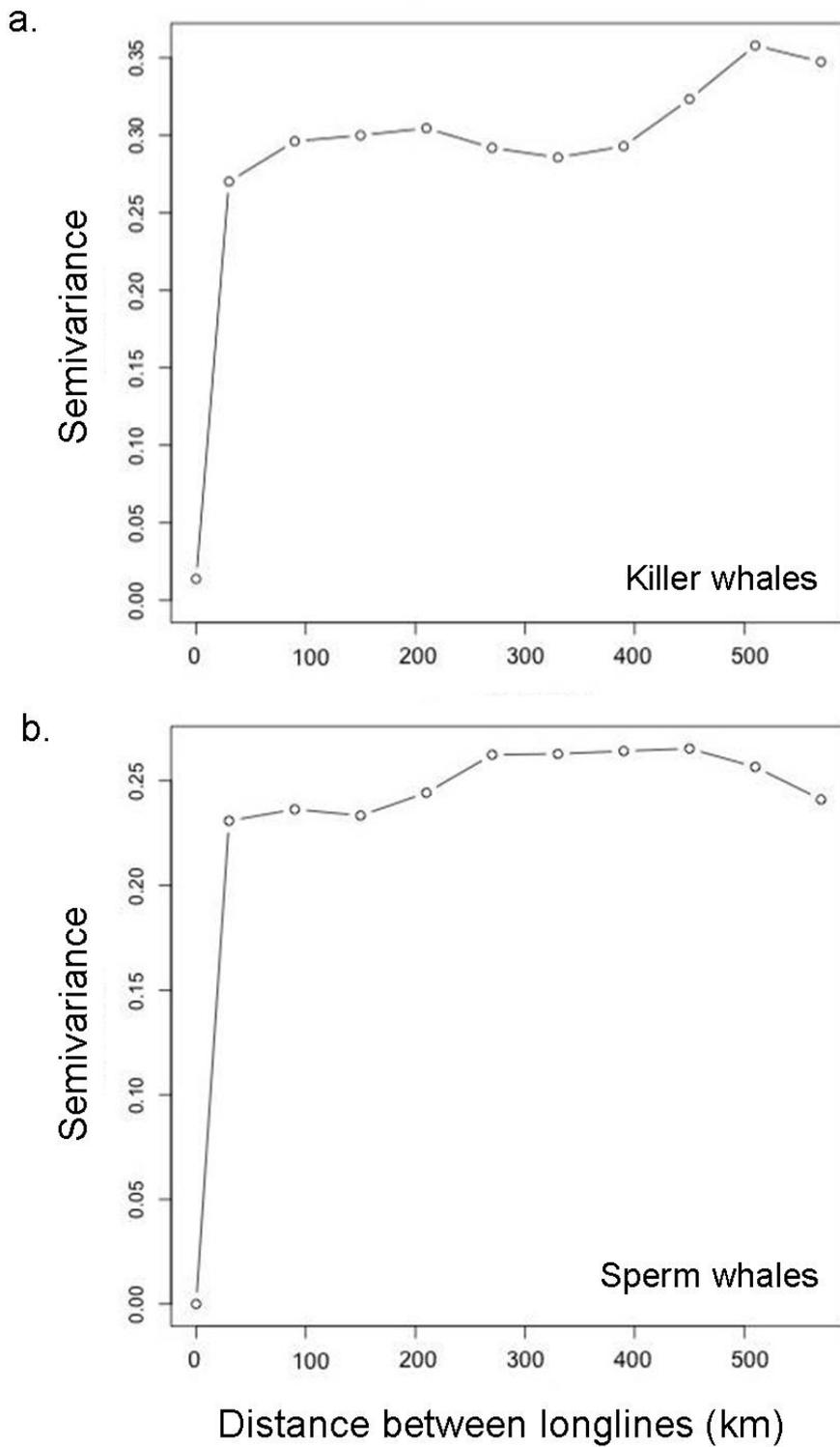


Figure 11. Variogrammes de l'effet de la distance de palangres sur la probabilité d'interaction avec les orques (a) et les cachalots (b). Les distances entre deux palangres ont été calculées en utilisant les positions médianes des palangres et la fonction *Rdistearth* de R.

Les modèles généralisés mixtes développés pour tester les effets temporels sur les probabilités d'interaction révèlent un effet significatif du mois pour les orques (value = $-0,133 \pm 0,021$; df = 4 466, t-value = -1,536, pvalue = 0,002) et les cachalots (value = $-0,071 \pm 0,023$; df = 4 466 ; t-value = -3,102 ; p-value = 0,001) mais aucun effet de l'année pour aucune des deux espèces (p-value >0,005) (tableau 1). L'effet du batch, placé en variable aléatoire, a été estimé expliquant environ 59% de la variance de la probabilité d'interaction des orques et 61% de la variance de la probabilité d'interaction des cachalots.

Inter oo ~ year +month, random = ~ 1|batch + correlation= corAR1()

Parameter	Value	SE	Df	t-value	p-value	% explained by batch
Intercept	0,065	0,493	4466	0,131	0,895	
Year	-0,245	0,501	4466	-0,491	0,624	59%
Month	-0,133	0,0215	4466	-1,536	0,002	

Inter pm ~ year +month, random = ~ 1|batch + correlation= corAR1()

Parameter	Value	SE	Df	t-value	p-value	% explained by batch
Intercept	1,076	0,531	4466	2,024	0,043	
Year	-0,834	0,541	4466	-1,541	0,124	62%
Month	-0,071	0,023	4466	-3,102	0,001	

Tableau 1. Résultats des modèles testant les effets de l'année (year) et du mois (month) sur les probabilités d'interaction des orques (Inter oo) et des cachalots (Inter pm) avec les palangres mises à l'eau dans la ZEE de Crozet entre 2003 et 2010. L'effet de la session de pêche (i.e. succession de palangres relevées consécutivement à des distances les unes des autres inférieures à 45 km pour les orques et 35 km pour les cachalots au sein d'une même marée d'un navire donné, noté batch) a été intégré en variable aléatoire avec une autocorrelation AR1 au sein des palangres d'un même batch.

La figure 12 présente les valeurs prédites moyennes (\pm SD) issues du modèle général de la probabilité d'interaction des orques et des cachalots par mois. Les orques se caractérisent par un maximum en Janvier ($0,61 \pm 0,27$) et une nette diminution entre Octobre ($0,24 \pm 0,21$) et Décembre ($0,22 \pm 0,19$). Les cachalots ont une probabilité maximum d'interaction entre Octobre ($0,64 \pm 0,13$) et Janvier ($0,82 \pm 0,21$), et une probabilité minimum entre Juillet ($0,36 \pm 0,19$) et Septembre ($0,37 \pm 0,22$).

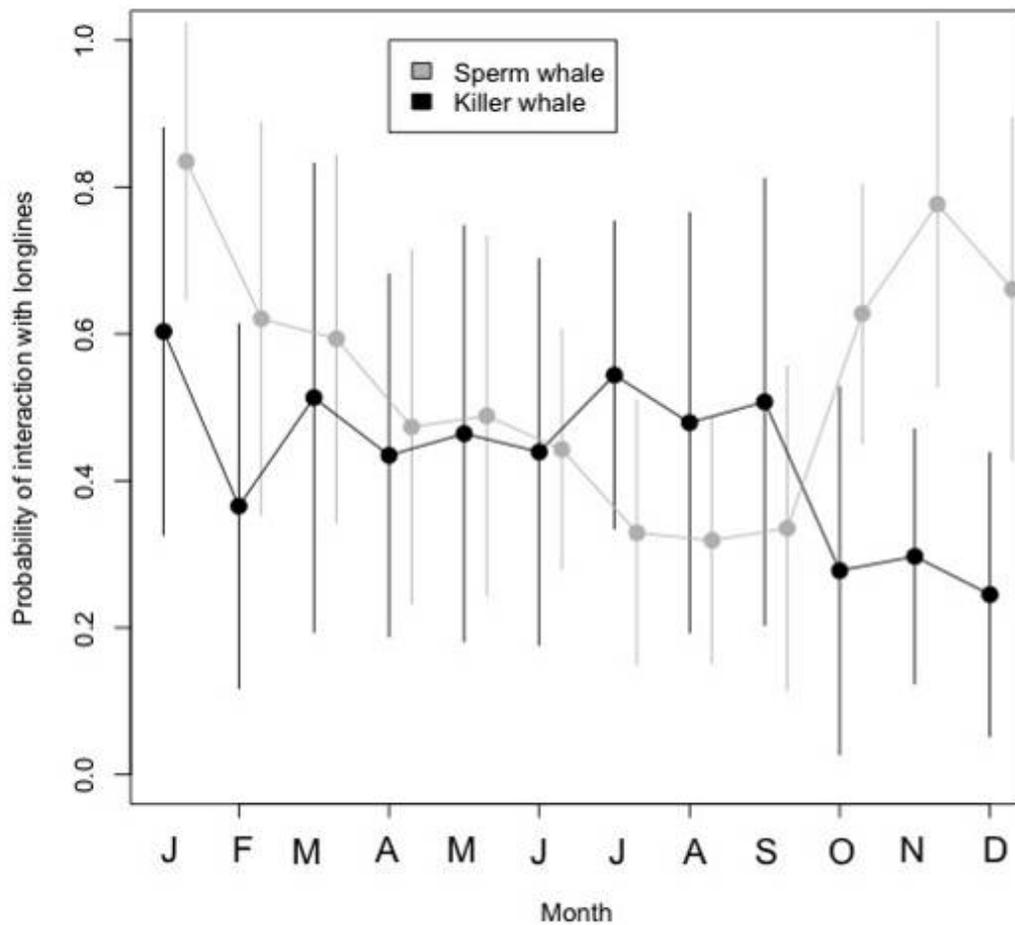


Figure 12. Variations intra-annuelles moyennes \pm SD des probabilité d'interaction des orques (noir) et des cachalots (gris) prédites par les modèles généralisés mixtes intégrant l'effet de la session de pêche (batch).

Variations du rendement de pêche

De la même manière que pour la probabilité d'interaction, nous avons préalablement estimé les degrés d'autocorrelation temporelle et spatiale du rendement de pêche entre les palangres en utilisant l'ensemble du jeu de données brutes. La PACF montre une autocorrelation temporelle de 9 palangres relevées consécutivement par un même navire au sein d'une même marée (Figure 13). Le calcul des distances entre les palangres et l'analyse par variogramme suggèrent une autocorrelation spatiale de 30 km (Figure 14). La figure 15 illustre les variations naturelles de rendement (en absence de cétacés) avec des zones riches ($CPUE > 200 \text{ g.ham}^{-1}$) localisées par exemple au Sud Ouest de l'île de la Possession et des zones moins productives ($CPUE < 100 \text{ g.ham}^{-1}$) situées par exemple à l'Ouest de l'archipel.

Nous avons par conséquent intégré dans les modèles un effet batch défini comme une session de pêche composée de palangres relevées consécutivement et dont la distance d'une palangre donnée avec la précédente est inférieure à 30 km. Les 5 438 palangres ont été ainsi intégrées dans 634 batch différents. L'influence de l'autocorrelation au sein des batch sur les variations de logCPUE apparaît significative selon les différences d'AIC entre les deux modèles constant la prenant en compte ou pas (modèle 17 AIC = 15 853 et modèle 23 AIC = 18 553 respectivement, $\Delta AIC = 2 700$) (tableau 2).

Les tests de corrélation entre les effets fixes testés suggèrent une colinéarité très faible entre l'interaction des orques (presoo) et l'interaction des cachalots (prespm) ($cor=0,11$).

La sélection de modèles effectuée par AIC suggère un effet significatif de l'interaction des orques avec les palangres uniquement sur le rendement (modèle 1, AIC = 15 734). Cet effet apparaît négatif (value = $-0,419 \pm 0,036$; df = 4 043 ; t-value = -11,45), avec 0,1% de la variance estimé être expliqué par l'effet aléatoire batch pour le modèle 1. L'interaction des cachalots, est absente du meilleur modèle, tout comme les effets temporels de l'année et de la saison.

C'est à partir du modèle 1 que les valeurs prédites de rendement de pêche (logCPUE) ont pu être estimées. La figure 16 met en évidence un rendement de pêche moyen significativement inférieur en présence d'orques seules (Oo, logCPUE moyen = $4,6 \pm 1,2$ g.ham⁻¹) et d'orques en co-occurrence avec les cachalots (Oo + Pm, logCPUE moyen = $4,5 \pm 1,4$ g.ham⁻¹) en comparaison avec les rendements prédits en présence de cachalots seuls (Pm, logCPUE moyen = $6,1 \pm 1,1$ g.ham⁻¹) et en absence totale d'interaction avec les cétacés (no interaction, logCPUE moyen = $6,1 \pm 1,0$ g.ham⁻¹).

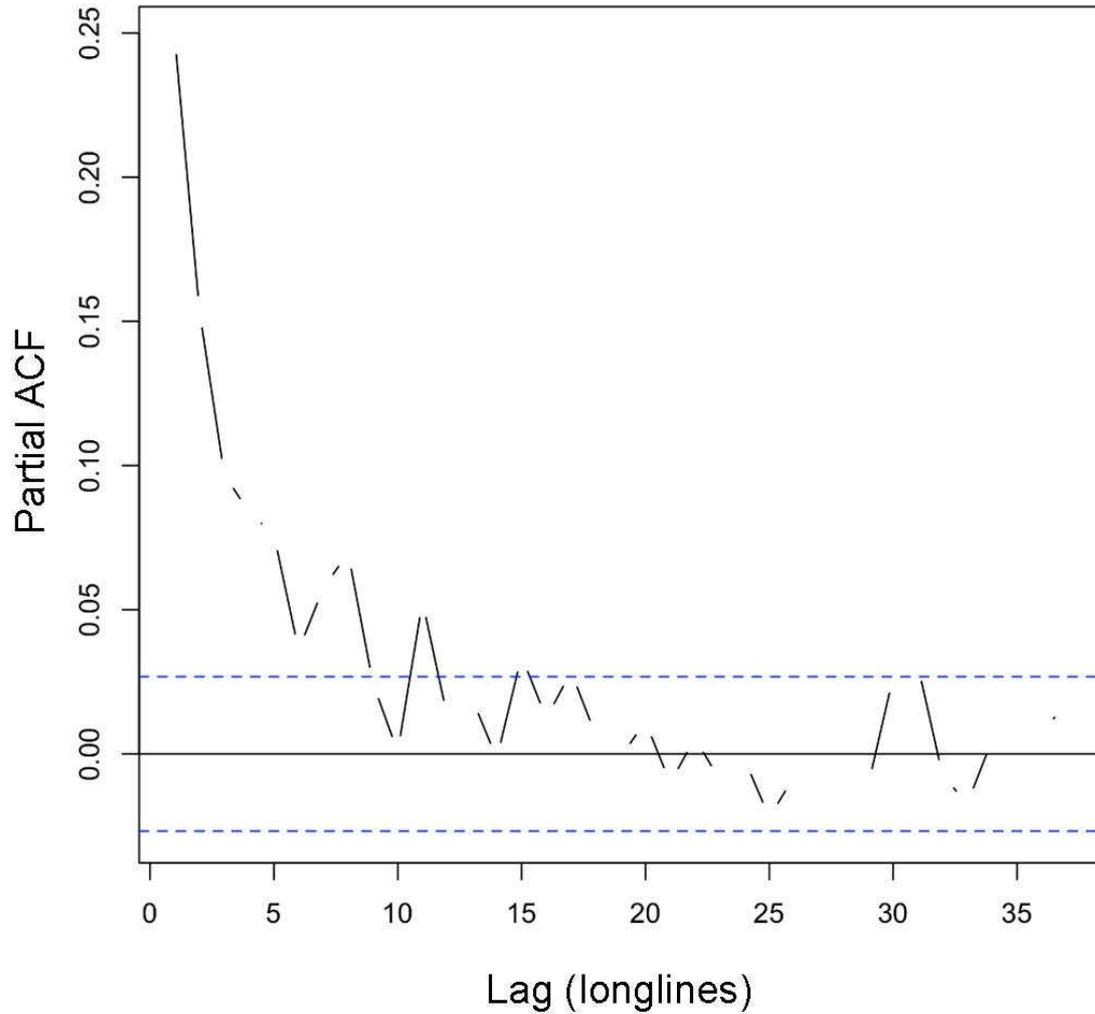


Figure 13. Estimations du degré d'autocorrelation temporelle (lag = palangres relevées consécutivement par un même navire au sein d'une même marée) sur le rendement de pêche (CPUE), par méthode PACF (Partial Auto Correlation Function) pour laquelle la dépendance des évènements intermédiaires (au milieu d'un lag) est enlevée (Box et al., 2008).

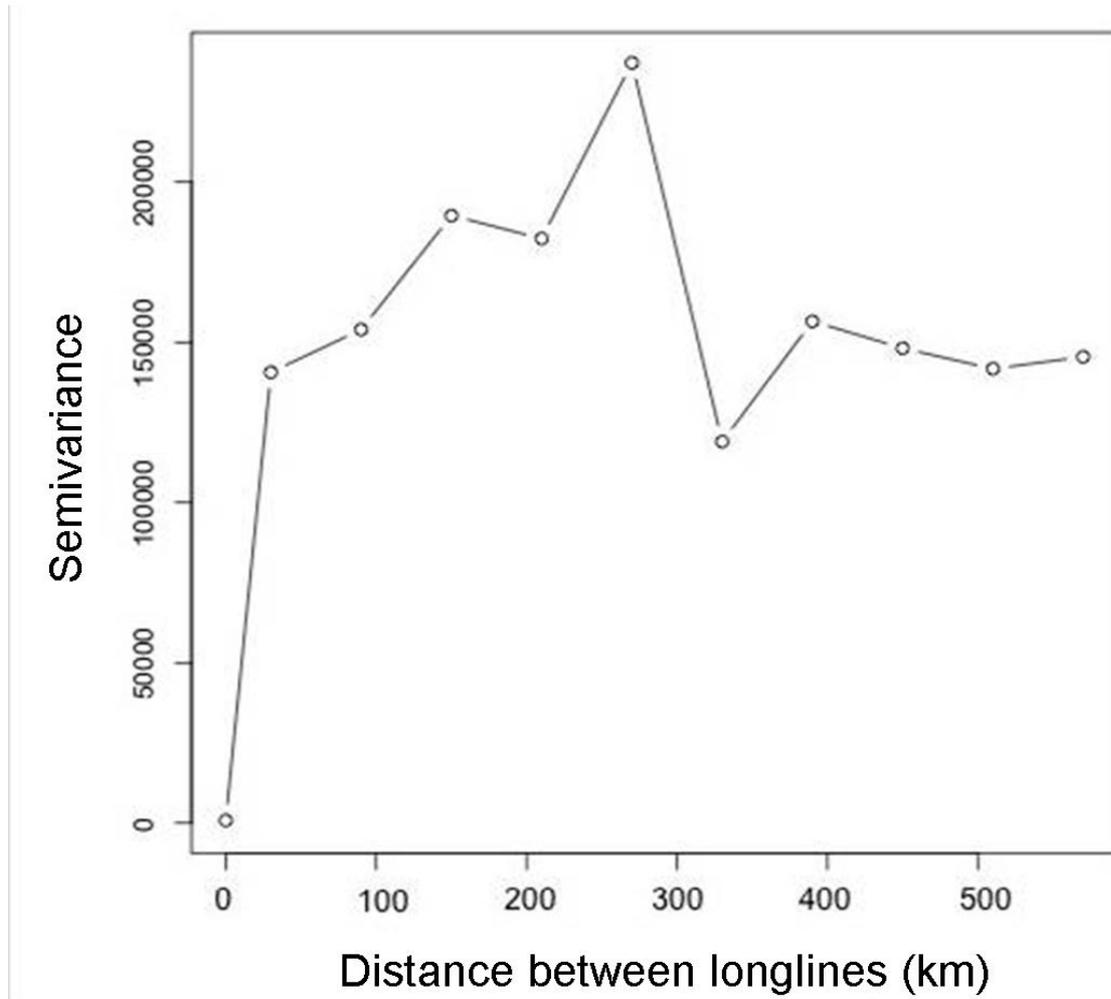


Figure 14. Variogramme de l'effet de la distance de palangres sur le rendement de pêche (CPUE). Les distances entre deux palangres ont été calculées en utilisant les positions médianes des palangres et la fonction *Rdistearth* de R.

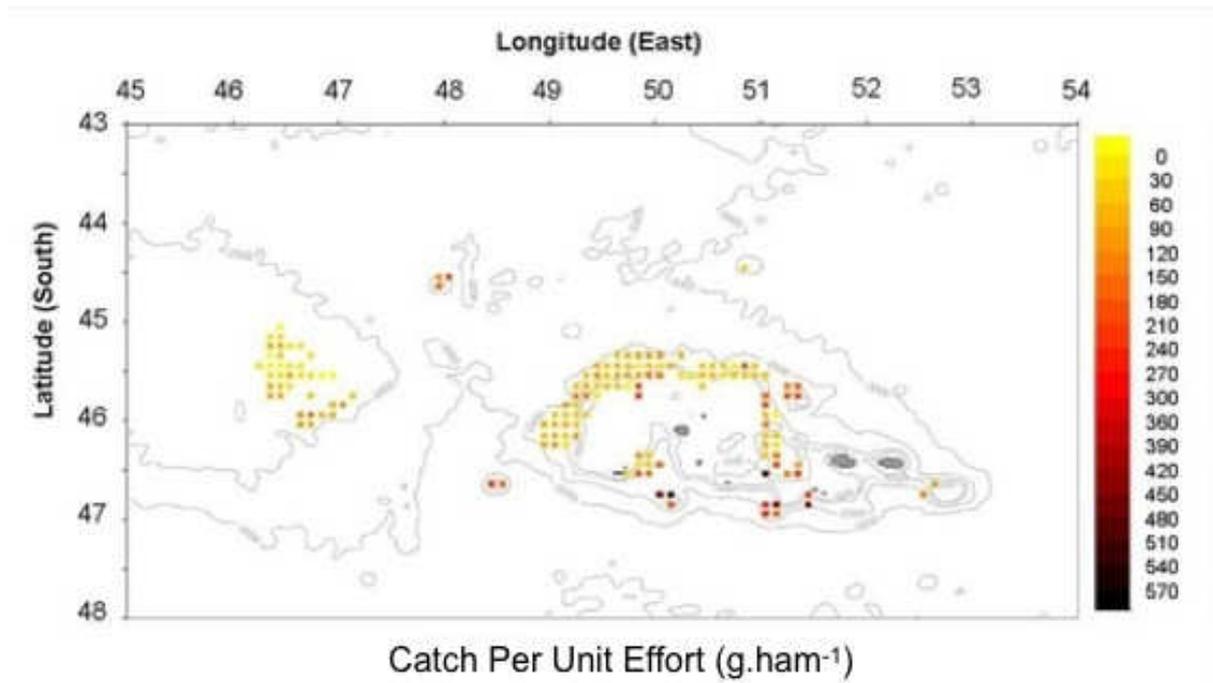


Figure 15. Variations spatiales du rendement (g de légine par hameçon) sur la période 2003-2010 en absence de cétacés. Les valeurs sont des moyennes par maille de $0,1 \times 0,1^\circ$ avec au minimum 4 palangres par maille.

Model #	Model	df	AIC
1	logCPUE ~ presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	5	15734,46
2	logCPUE ~ month + presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	6	15741,82
3	logCPUE ~ presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	7	15746,92
4	logCPUE ~ presoo + presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	7	15746,92
5	logCPUE ~ prespm + presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	7	15746,92
6	logCPUE ~ year + presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	12	15748,03
7	logCPUE ~ month + presoo + prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	7	15748,63
8	logCPUE ~ year + month + presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	13	15753,72
9	logCPUE ~ month + presoo + prespm + presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	8	15754,29
10	logCPUE ~ month + prespm + presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	8	15754,29
11	logCPUE ~ month + presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	8	15754,29
12	logCPUE ~ year + presoo + presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	14	15760,52
13	logCPUE ~ year + prespm + presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	14	15760,52
14	logCPUE ~ year + presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	14	15760,52
15	logCPUE ~ year + month + presoo + prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	14	15760,56
16	logCPUE ~ year + month + presoo + prespm + presoo*prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	15	15766,21
17	logCPUE ~ 1 ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	4	15853,92
18	logCPUE ~ prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	5	15860,46
19	logCPUE ~ month ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	5	15861,42
20	logCPUE ~ year ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	11	15866,16
21	logCPUE ~ year + prespm ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	12	15872,61
22	logCPUE ~ year + month + presoo + prespm ,random = ~ 1 batch	13	17911,45
23	logCPUE ~ 1 ,random = ~ 1 batch	3	18553,85

Tableau 2. Sélection des modèles GLMM (fonction *Lme*, package *Lme4* dans R) testés pour expliquer les variations de rendements de pêche (*logCPUE*). Les variables de réponse sont l'année (*year*) le mois (*month*), la présence d'orques (*pres oo*) ou de cachalots (*pres pm*). L'effet de la session de pêche (*batch*) a été intégré dans les modèles en variable aléatoire avec une autocorrelation *AR1*. L'unité à laquelle ces variables sont mesurées est la palangre. Les valeurs d'AIC sont présentées, par valeurs croissantes.

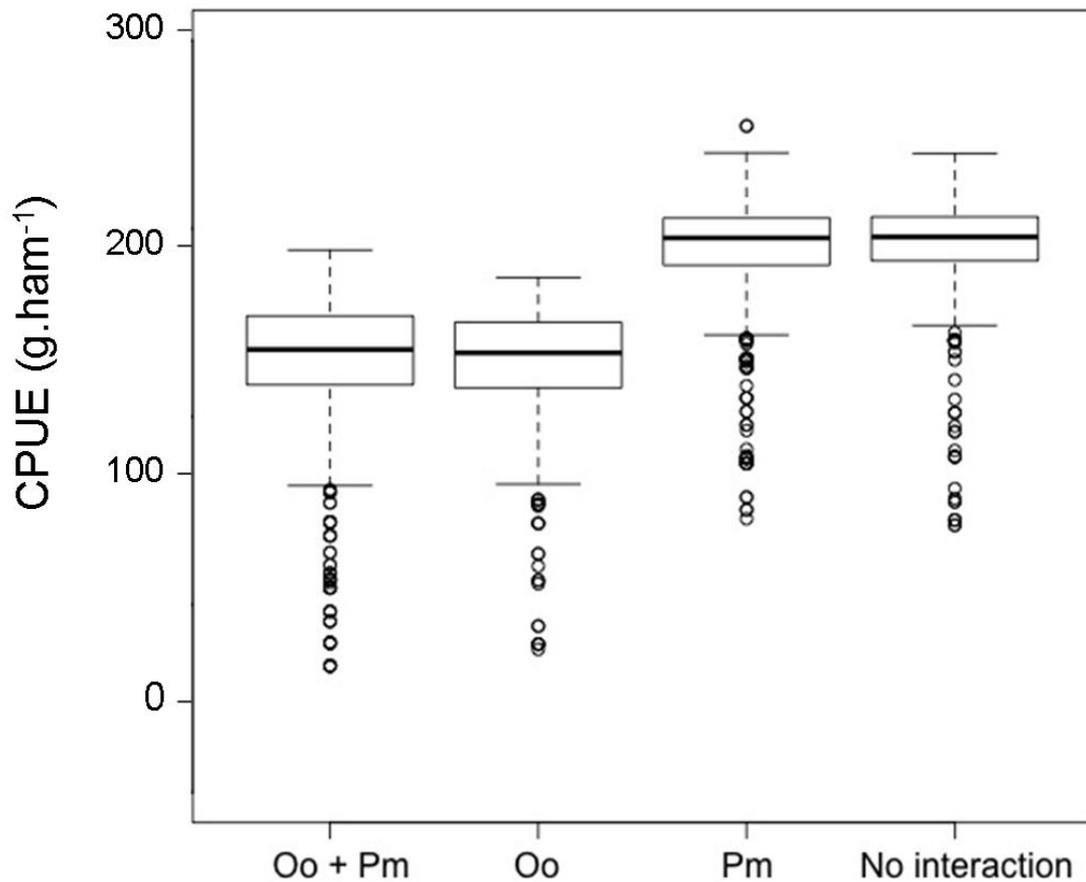


Figure 16. Boxplot dérivés du modèle $\log\text{CPUE} \sim \text{presoo}$, $\text{random} = 1/\text{batch}$, $\text{autocor} \text{ARI}()$ prédisant le rendement de pêche ($\log\text{CPUE}$) en fonction de l'interaction des orques seules (oo), des cachalots seuls (Pm) et des deux espèces en co-occurrence (oo + Pm) avec les palangres. Le rendement en absence totale d'interaction avec les cétacés est aussi présenté (no interaction).

Pertes en biomasse – taux de déprédation

Entre 2003 et 2010, un total de 4 443 t de légine (brut) a été pêchée par les palangriers industriels dans la ZEE de l'Archipel de Crozet (Figure 17), avec un effort total de 31 659 651 hameçons.

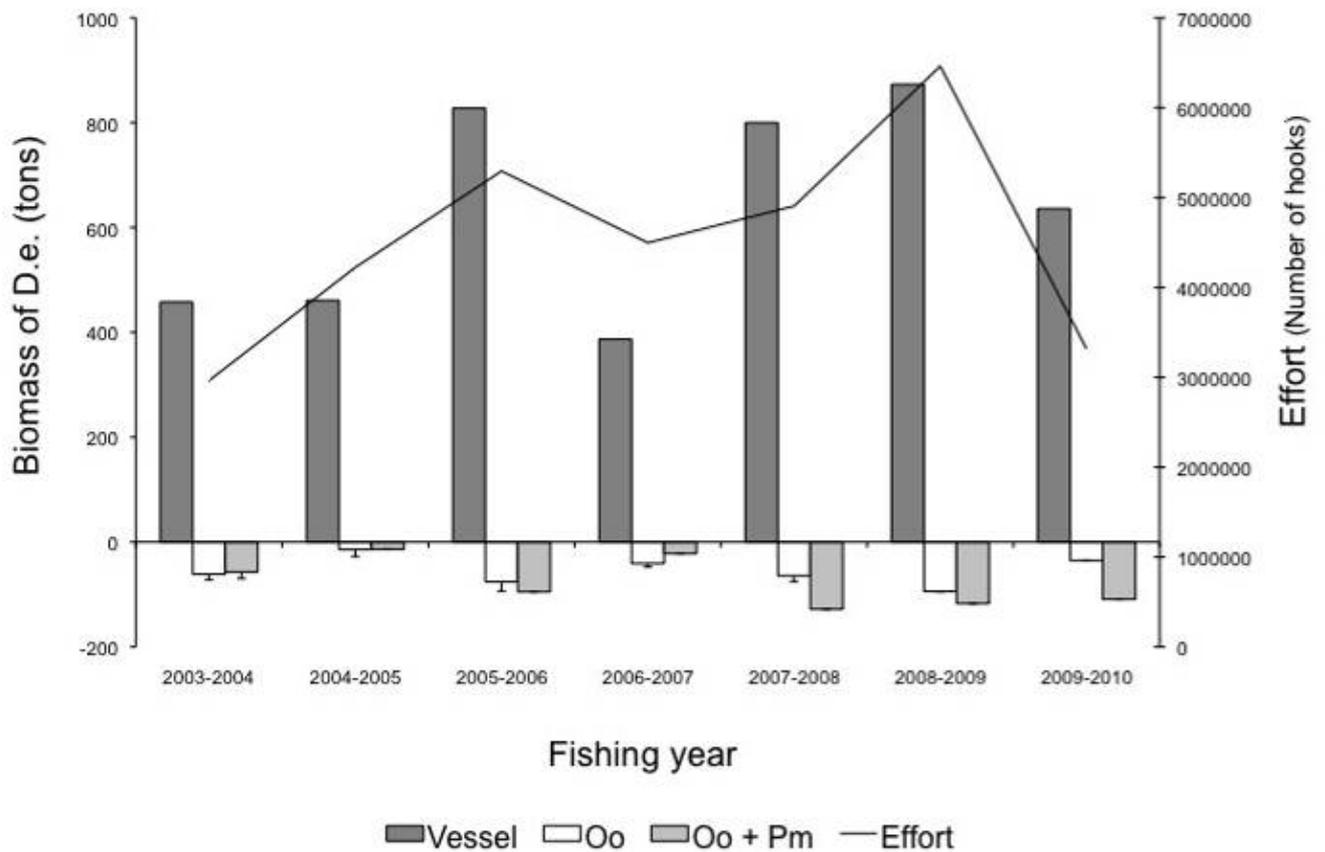


Figure 2. Histogrammes représentant la biomasse totale de légine (D.e.) pêchée (gris foncé) ainsi que la biomasse perdue par déprédation orques, qu'elles soient seules (blanc), ou avec les cachalots (gris clair). La courbe correspond à l'effort annuel en nombre d'hameçons déployés et remontés par les pêcheurs dans la ZEE de Crozet.

Pour estimer les pertes dues à la déprédation, nous avons utilisées 408 mailles contenant un nombre équivalent de données en présence et en absence de cétacés au seuil de 2/3, ce qui représente 70% de la totalité des mailles avec des données sur la période 2003-2010. A partir de ces mailles, les estimations de perte par déprédation entre 2003 et 2010 sont pour les orques seules et associées aux cachalots respectivement de 412 et 514 t. Ainsi, la perte totale de biomasse de légine par la déprédation est de 926 ± 76 t (Figure 17).

Entre 2003 et 2010, on obtient ainsi un taux de déprédation de 17,7% global qui se décompose en 7,9% par les orques seules et 9,8% par les orques associées aux cachalots.

Le cas des cachalots

Aucun effet sur le rendement n'est détecté lorsque les cachalots sont seuls à interagir, et le nombre d'individus ne semble pas influencer le taux de déprédation. Or, les cachalots conservent

des taux d'interaction élevés en comparaison avec les orques. Cependant, contrairement aux orques, il existe une relation positive et significative (Spearman, $\rho = 23,6$; $p < 0,0001$) entre le taux d'interaction des cachalots dans une maille de $0,1^\circ$ de côté donnée, et la richesse en légine de cette maille (Figure 18a). Cette relation n'est pas significative pour les orques (Spearman, $\rho = 1,6$; $p = 0,623$ – Figure 18b).

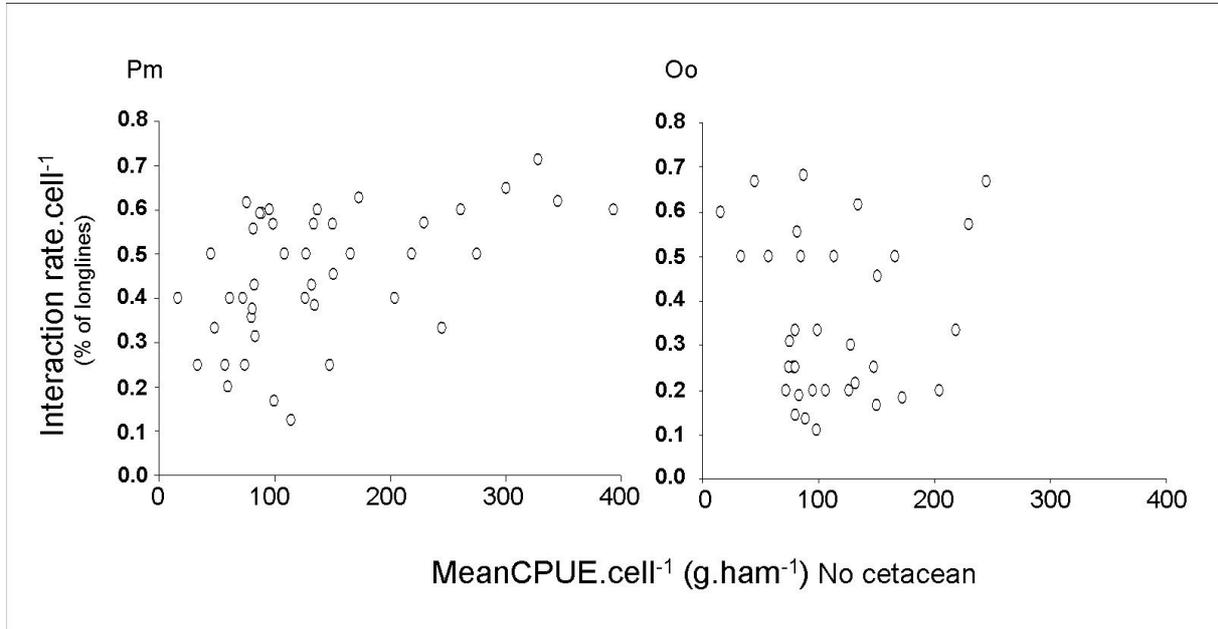


Figure 18. Relation entre la richesse de la zone en légine (estimée par le rendement de pêche en absence de cétacés) et le taux d'interaction des cachalots (Pm) et des orques (Oo) dans cette zone.

D. Discussion

Pertes dues à la déprédation

Entre 2003 et 2010, l'interaction des orques et des cachalots avec la pêche dans la ZEE de Crozet a entraîné une perte estimée à 926 ± 76 t de légine australe. Basé sur le prix actuel de la légine à la débarque qui est d'environ 8,40 € le kilo (Thierry Clot, comm. pers.) cette estimation représente une perte financière de 7 778 400 € (calcul basé sur un cours constant de l'euro). Au-delà de lourdes pertes économiques, un tel niveau de déprédation peut avoir des conséquences sur la conservation des stocks de légine et devrait être pris en compte dans les modèles de gestion de cette pêche. En effet le quota annuel alloué sur Crozet est de 500 t de légine par an et donc la déprédation exercée par les orques représenterait pratiquement deux années de quota sur les 8 années de pêche de la période d'étude, ce qui est considérable. De plus ces chiffres doivent être considérés comme des minimums car la déprédation dans le cas où les cachalots étaient seuls à interagir avec les palangriers n'a pas pu être estimée. La comparaison des rendements entre les palangres relevées en absence et en présence de cachalots dans les mailles de $0,1 \times 0,1^\circ$ n'ont pas permis d'évaluer leur impact. En effet les rendements étaient supérieurs en présence de cachalots pour une proportion importante de mailles ce qui induit un biais significatif dans les estimations. Une explication possible de ce biais est le phénomène de co-occurrence entre les cachalots et les palangriers sur les zones naturellement riches en légine comme suggéré par la relation positive et significative entre le taux d'interaction et la richesse naturelle de la zone (estimée par le rendement en absence de cétacés). Au contraire des orques pour lesquelles cette relation n'est pas significative, les cachalots sont connus pour se nourrir naturellement de légine (Abe and Iwani, 1989).

L'effet de l'interaction des cachalots sur le rendement de pêche n'a pas pu être détecté dans les modèles utilisés. Avec des premières estimations de taille de population de 122 cachalots en 2008 (Vaquie-Garcia et al. in prep), cette étude met en évidence le besoin critique d'améliorer la méthode d'estimation des pertes due à la déprédation par les cachalots qui affichent des niveaux d'interaction plus élevés que les orques. Par exemple les comparaisons de rendement peuvent être faites à une échelle spatio-temporelle plus fine, même si le taux élevé d'interaction des cachalots peut limiter le nombre disponible de palangres relevées sans cétacés. Etant donné les capacités de plongée des cachalots, on ne peut pas non plus exclure la possibilité qu'ils interagissent avec les palangres lorsque celles ci sont en pêche, posées au

fond à des profondeurs entre 500 et 2 000 m. Dans ce cas, un événement d'interaction peut être manqué ce qui peut biaiser l'effet des cachalots sur le rendement et les estimations de pertes de biomasse. Cependant, les observations effectuées sur le terrain combinées aux travaux de Thode et al. (2007a) et Mathias et al. (2011) montrent que les cachalots recherchent une proximité avec le navire et semblent interagir principalement avec les palangres lorsqu'elles sont en pleine eau au moment du virage. De plus la détection sporadique des cachalots au sondeur des navires, montrant ce qui pourrait s'assimiler à un profil de plongée, suggère qu'ils stoppent leurs plongées en pleine eau et vont rarement jusqu'au fond (Gasco., comm. pers.). Cependant, il est possible que leur capacité à décrocher les légines des hameçons soit nettement plus limitée que celle des orques, et donc leur « efficacité de déprédation » significativement inférieure pour des mêmes taux d'interaction donnés. Cette différence d'efficacité peut aussi expliquer en partie la difficulté rencontrée ici pour estimer l'impact des cachalots.

Variations de la probabilité d'interaction et du rendement de pêche : limites

L'analyse des données de pêche requiert la mise en place de modèles complexes, intégrant une combinaison de variables temporelles, spatiales, environnementales et opérationnelles. En particulier, le rendement de pêche peut être significativement influencé par une multitude de facteurs liés par exemple à la biologie de la légine. Bien que peu connue, le cycle de reproduction de la légine australe a été décrit aux Falkland et en Géorgie du Sud, avec notamment une période d'agrégation et de remontée en eaux peu profondes des individus reproducteurs entre les mois de Mai et d'Août (Laptikhovsky et al., 2006). Bien qu'aucune saisonnalité n'ait été détectée par les modèles ici utilisés, la profondeur apparaît avoir une influence significative sur le rendement de pêche. L'effet session de pêche par marée par navire permet de prendre en compte une partie de la variation spatiale naturelle de la ressource même si les zones riches ont par exemple été décrites comme pouvant être extrêmement localisées. Le type de fond (sableux, rocheux), la disponibilité et le type des proies, ainsi que des facteurs météorologiques tels que l'intensité de la lune, l'état de la mer, etc. ont été montrés avoir une influence sur des prédateurs marins supérieurs tels que par exemple les thonidés (e.g. Maury et al., 2001). Concernant les variables opérationnelles potentielles, le navire lui-même ainsi que plusieurs facteurs liés au navire tels que l'identité du capitaine (pour un même navire le capitaine, qui définit la stratégie de pêche, peut être différent d'une marée à l'autre), le matériel et le type d'appât utilisé (généralement 3 types :

maquereau, chinchard, calmar) peuvent aussi influencer le rendement de pêche. L'analyse présentée ici étant préliminaire avec l'objectif de mettre en évidence les conséquences des interactions avec les cétacés, il sera nécessaire à l'avenir d'intégrer un maximum de ces autres variables susceptibles d'expliquer la variabilité du rendement de pêche. En particulier, nous avons tenté ici de prendre en compte l'effet d'une auto-corrélation temporelle entre des palangres mis à l'eau successivement dans une zone restreinte. Cependant, l'effet déplétion, qui se définit comme un rendement diminuant progressivement avec la répétition d'un effort de pêche localisé et un appauvrissement de la ressource, qui peut être aussi significatif n'a pas été pris en compte dans notre étude car il se combine trop souvent dans le contexte de Crozet avec des effets de la déprédation ce qui ne permet pas de l'évaluer correctement. En effet le risque de déprédation augmente avec la durée du séjour du navire de pêche sur une zone restreinte de pêche. Et nous avons pu montrer qu'en moyenne un navire de pêche était généralement trouvé par les orques dans les 3-4 jours suivant son arrivée sur un nouveau site de pêche (Tixier et al., 2010) ou chapitre IV).

La prise en compte de l'auto-corrélation temporelle est particulièrement importante pour la modélisation de la probabilité d'interaction des orques et des cachalots avec les palangres. Comme suggéré par Thode et al. (2007) pour la déprédation des cachalots en Alaska, il est probable que les orques et les cachalots détectent acoustiquement les navires. Le rayon de détection autour d'un navire reste inconnu car les positions initiales des cétacés sont inconnues. Cependant, les auteurs ont suggéré que ces distances sont de l'ordre de 55-75 km étant donné les capacités auditives de ces deux espèces et les caractéristiques acoustiques des navires. Ces capacités de détection permettent aux cétacés de suivre les navires lorsqu'ils passent d'une palangre à une autre, en particulier les orques. Déterminer la distance de détection avec précision peut devenir particulièrement intéressant pour estimer la distance qu'un navire doit parcourir lorsqu'il quitte une zone dans laquelle il est confronté à la déprédation. En effet, la vitesse moyenne de déplacement des cétacés étant inférieure à celle des navires, les orques et les cachalots semblent perdre les navires au-delà d'une certaine distance. Cet aspect sera examiné en détail dans le chapitre IV.

Probabilité d'interaction des cétacés

La population d'orques de Crozet est composée de groupes (unités maternelles) qui interagissent avec les pêcheries et d'autres qui ne le font pas (Roche et al., 2007 ; Tixier et al., 2010). Leur mode opératoire est significativement différent de celui des cachalots. Aussi, on observe des différences importantes de niveaux d'interaction avec les navires entre les unités connues pour interagir. Certaines unités sont en effet capables de trouver puis de suivre les palangriers sur de grandes distances. Ainsi, l'identité de ces unités, les individus appartenant à la même unité synchronisant généralement leurs comportements, devrait être intégrée aux modèles prédisant la probabilité d'interaction des orques (Chapitre VI). 26 orques ont été estimées être responsables de plus de 70% des interactions avec les navires. Dans le chapitre IV, nous examinons les facteurs faisant varier la déprédation par les orques, en particulier le comportement des navires en fonction du mode opératoire des orques. Aussi l'analyse de la probabilité d'interaction des orques suggère la présence d'une saisonnalité, avec une diminution marquée entre Octobre et Décembre. Cette période a été décrite comme une période clé dans l'écologie des orques rencontrées depuis l'île de la Possession (Guinet, 1991b). Elle correspond au retour d'un grand nombre d'éléphants de mer à terre pour la reproduction et le départ des jeunes sevrés de l'année, qui représentent une proie essentielle du régime alimentaire de ces orques. La restriction en ressource ayant été avancée comme un facteur participant au mécanisme de mise en place du comportement de déprédation, il est possible que ce dernier soit temporairement abandonné pendant les périodes d'abondance de proies naturelles riches en énergie comme les éléphants de mer. Cet aspect est examiné plus en détail en fonction de l'identité des unités maternelles d'orques dans le chapitre VI.

Bien que la saisonnalité des cachalots apparaisse anti-corrélée à celle des orques, avec un maximum d'interaction en Octobre et Novembre, il est peu probable que les deux effets soient dépendants et qu'il s'agisse d'un évitement de la part des cachalots. En effet, d'une part la présence d'orques et de cachalots dans les modèles prédisant le rendement sont deux variables présentant une très faible corrélation entre elles. D'autre part, bien que les cachalots exhibent un comportement de défense (regroupement, sonde synchronisée) en présence d'orques et que des attaques ou des interactions violentes entre les deux espèces aient déjà été documentées, les cachalots restent à proximité des navires sans fuir. La saisonnalité des cachalots observée peut être davantage liée à la reproduction. En effet, les cachalots rencontrés en zone sub-antarctique sont majoritairement des mâles, adultes et sub-adultes, qui de manière solitaire viennent dans la zone pour s'alimenter. L'hiver austral correspondant potentiellement à la

période où ils remontent dans les eaux sub-tropicales et tropicales pour la reproduction, ceci pourrait expliquer les faibles niveaux d'interaction entre Juillet et Septembre et la forte présence à leur retour en Octobre. Le suivi individuel par photo-identification et le partage des données avec des zones sub-tropicales et tropicales telles que l'île de la réunion ou l'île Maurice pourra peut être amener des éléments de réponse.

CHAPITRE IV

FACTEURS LIMITANT LA DEPREDATION – RECOMMANDATIONS



Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet, C. 2010. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation solutions. *CCAMLR Science*, 17, 179-195. **(Annexe B1)**

Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet C. Killer whales and fisheries acoustic repulsive device: habituation process recommends precautionary principle.
En préparation

Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet C. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales: depredation levels and mitigation solutions.
En préparation.

A. Introduction

Les cinquante dernières années ont été marquées par un changement progressif des réponses de l'Homme vis-à-vis des conflits d'usage avec les espèces animales engendrant des pertes économiques. La politique de destruction et d'élimination systématique des individus/population concernées dans de telles interactions à été remplacée par une politique de protection et de conservation de ces espèces. Ce nouveau facteur à prendre en compte dans les décisions, déjà soumises aux pressions sociales, a complexifié la définition de solutions de mitigation non-létales pour conserver des forts rendements économiques tout en assurant la durabilité écologique des activités humaines impliquées. Par exemple, la création de parcs nationaux et réserves en Afrique a participé à maintenir certaines populations animales interagissant avec l'agriculture en réduisant les conflits mais sans les supprimer totalement (Sitati et al., 2005). La mise en place de clôtures, d'un effort de surveillance et de répulsifs (visuels, acoustiques et chimiques) peut limiter la déprédation de bétail par des espèces de prédateurs terrestres supérieurs comme par exemple l'ours brun (Swenson et al. 2005), le loup gris (Boitani, 2000), le guépard (Nowell & Jackson 1996) ou le léopard des neiges (Oli, 1994).

En milieu marin, la protection physique des espèces soumises à la déprédation n'est possible que pour l'aquaculture et quelques types de pêcheries au filet (Wursig & Bailey, 2002 ; Brotons et al., 2008). Elles font malgré tout l'objet de destruction par certaines espèces de pinnipèdes (Morris, 1996) ou de dauphins (Lauriano et al., 2009) pour accéder à la ressource et ont dans certains cas été équipées de répulsifs acoustiques. Par exemple en Colombie Britannique, les fermes aquacoles au saumon ont ajouté des systèmes de production de sons à très haute amplitude pour éloigner les phoques veaux marin et lions de mer de Steller capables d'ouvrir les enclos pour prélever les saumons (Würsig & Gailey, 2002). En Méditerranée, la pêche artisanale au filet fait l'objet d'une déprédation régulière par les grands dauphins et s'est équipée de répulsifs acoustique de type « pinger » pour essayer de tenir les animaux à distance (Buscaino et al., 2009).

Contrairement au filet, la palangre est une technique de pêche qui expose pleinement les captures à toutes les espèces capables de déprédation. Les palangres pélagiques ciblant le thon et l'espadon sont exposées à la déprédation exercées par les cétacés et les requins pendant la totalité de la période de pêche, les palangres démersales, notamment celles ciblant des

poissons vivant par grand fond ne le sont le plus fréquemment qu'au moment de la remontée des lignes. Le remplacement des palangres démersales par une pêcherie au casier a été testé dans les zones à haut niveau de déprédation par les orques et les cachalots comme en Alaska (Sigler et al., 2004) ou en Géorgie du Sud (Pilling et al., 2001). Les résultats ont été mitigés, la technique éliminant la déprédation mais atteignant rarement des rendements obtenus avec la palangre. Tout comme en Géorgie du Sud où le principal problème de l'utilisation de casiers est la capture accidentelle de crabes, le test de cette technique dans la ZEE de Crozet en 2009 (campagne ORCASAV) a produit des rendements significativement inférieurs à ceux des palangriers (N. Gasco, comm. pers.). Par conséquent les efforts pour tenter de limiter les pertes dues à la déprédation, en particulier par les orques (cf Chapitre III) se sont concentrés sur les facteurs opérationnels liés au comportement des palangriers et donc pouvant être contrôlés par les pêcheurs.

Les premières données ont révélé des différences significatives de taux d'interaction avec les orques entre les 7 navires autorisés à pêcher dans la ZEE de Crozet entre 2003 et 2010 suggérant l'effet potentiel de facteurs intrinsèques au navire (e.g. variations de détectabilité liée à la signature et l'amplitude acoustique des navires) et/ou l'effet de comportement de pêche différents. Parmi ces derniers, nous avons choisi de tester des facteurs qui peuvent être contrôlés directement par les choix du capitaine et susceptibles d'avoir a priori des effets sur le taux de déprédation. Le premier est la longueur de palangre. Théoriquement, la quantité de poissons prise par les orques par palangre sera d'autant plus importante que cette palangre est longue, et donc munie d'un grand nombre d'hameçon, augmentant le taux de déprédation. Par ailleurs nous pouvons émettre l'hypothèse que plus une palangre est longue, plus le temps de virage le sera également et par conséquent le temps disponible pour que les orques puissent localiser et interagir avec cette palangre devrait augmenter avec sa longueur. Le deuxième facteur est la vitesse de virage des hameçons. Les orques interagissant théoriquement avec les palangres dans des gammes de profondeur situées entre 0 et 400m, le temps qu'elles mettent à décrocher, manipuler et consommer les légines capturées peut potentiellement « sauver » des poissons aux pêcheurs s'ils utilisent des vitesses de virage élevées. Enfin, nous avons examiné la distance parcourue par un navire entre les palangres et son effet sur le temps que mettent les orques à arriver. Les orques suivent généralement les navires d'une palangre à une autre si ces dernières sont relevées dans une même zone restreinte. Etant donné les vitesses de déplacement des navires, la vitesse de nage des orques et leur rayon de détection des navires,

il est possible qu'un seuil de distance existe au-delà duquel les pêcheurs obtiennent une probabilité diminuée de se retrouver confrontés aux orques.

La première partie de ce chapitre a consisté à évaluer l'effet des facteurs évoqués ci-dessus sur le taux de déprédation afin de produire des recommandations insérées dans les prescriptions techniques encadrant la pêche à la légine dans les eaux françaises pour la saison 2009-2010 (Annexe IV, Art 2.2). Le deuxième objectif de cette partie de l'étude a été d'évaluer de façon préliminaire si le respect de ces recommandations par les navires avait des effets sur leur taux d'interaction avec les orques et leur rendement de pêche en comparant les données de pêche antérieurement et postérieurement à ces recommandations.

B. Méthodes

Facteurs influençant le rendement en présence d'orques : longueur de palangre et vitesse de virage

Les deux premiers facteurs opérationnels testés, contrôlés par les pêcheurs et pouvant limiter la déprédation par les orques, ont été la longueur de palangre et la vitesse de virage.

La méthode, similaire à celle présentée dans le chapitre 3, a été de construire un modèle généralisé mixte (GLMM) prédisant le rendement de pêche (CPUE). Le CPUE ayant originellement une distribution de type Beta, il a d'abord été transformé de manière logarithmique pour obtenir une distribution normale (Shapiro, $p=0,41$). La fonction `lme` (package `nlme`) a donc pu être utilisée sous environnement R (Development Core Team 2010) pour construire le modèle en prenant une nouvelle fois en compte des variables fixes et aléatoires, ainsi que l'effet d'une auto-corrélation temporelle et spatiale sous forme de session de pêche (*batch*) propre à chaque succession de palangres relevées consécutivement et espacées de moins de 35 km pour chaque marée de chaque navire (cf chapitre III pour définition du batch pour les orques). Une matrice de variance-covariance autoregressive d'ordre 1 (*corAR1*), représentant une structure d'auto-corrélation d'ordre 1, a été appliquée aux palangres appartenant à une même session de pêche, cette dernière étant placée en variable aléatoire dans le modèle. La longueur de palangre (*length*) est exprimée en mètre

(m). Elle est enregistrée pour chaque palangre par le capitaine du navire en se basant sur le nombre d'hameçons par palangre et l'espacement entre les hameçons. Il arrive que des morceaux de palangres soient perdus au fond, ce qui est majoritairement dû à une rupture par accrochage au fond. C'est uniquement la longueur de palangre relevée au virage qui a été utilisée. Le deuxième effet fixé est la vitesse de virage (*haulspeed* : vitesse de remontée de la palangre, exprimée en nombre d'hameçons par minute). Bien que la vitesse de virage ne soit généralement pas constante tout au long du virage d'une palangre donnée, les seules données collectées sont les heures de relève du premier et du dernier hameçon d'une palangre, nous forçant à utiliser le temps total de virage et le nombre total d'hameçons par palangre. Enfin, nous avons rajouté au modèle la variable binomiale (0;1) de la présence d'orque (*presoo*) au moment du virage de la palangre, avec effet additif ou en interaction avec les variables *length* et *haulspeed*. Ainsi le modèle complet est :

$$\log CPUE \sim length + haulspeed + presoo + length*presoo + length*presoo, random = \sim 1|batch + correlation = corARI()$$

La sélection des modèles a été effectuée par comparaisons des Critères d'Information Akaike (AIC, Burnham & Anderson, 2004). Notre objectif étant d'évaluer l'influence de la longueur de palangre et de la vitesse de virage sur le rendement de pêche en présence et en absence d'orques, seul le meilleur modèle a été retenu. Lorsque deux modèles ont eu des $\Delta AIC < 2$, le modèle le plus parcimonieux a été sélectionné.

Effet de la distance parcourue par le navire sur le temps d'arrivée des orques

Pour modéliser le temps que mettent les orques à trouver ou retrouver un navire en fonction de la distance que ce navire parcourt entre deux zones 1 et 2, nous avons utilisés deux types de modèle généralisé mixtes (GLMM). Nous avons d'abord sélectionné les palangres pour lesquelles des données de photo-identification nous permettant d'identifier les orques présentes, et plus spécifiquement les groupes d'orques présents (n = 9 groupes, cf chapitre V pour l'identification des groupes sociaux) ont été collectées. Nous avons utilisé la fonction « *rdist.earth2* » dans R (Development Core Team 2010) pour calculer la distance parcourue par un navire à partir des coordonnées de sa position à la fin de la dernière palangre virée dans

la zone 1 et du début de la première palangre virée dans la zone 2. Aucune contrainte spatiale n'a été appliquée, nous avons pris en compte toutes mes palangres, y compris celles proches spatialement. Le temps d'arrivée des orques a été calculé comme le temps écoulé entre l'heure de virage du dernier hameçon de la palangre 1 et l'heure de leur arrivée sur la palangre suivante (arrivée définie par une interaction telle que définie dans le chapitre III). Le temps d'arrivée des orques (*Timelag*) suit une distribution de Poisson, et sa transformation logarithmique une distribution normale (Shapiro, $p = 0,0642$).

Nous avons d'abord uniquement sélectionné les couples 1 navire pour 1 groupe d'orques données pour tenter d'estimer au mieux le seuil de distance au delà duquel les orques ont plus de difficultés à retrouver un navire. Pour cela nous avons utilisé un modèle généralisé (GLM), dans lesquels la distance a été placée en variable de réponse (*dist*) et l'identité du groupe d'orques (*unit*) en variable aléatoire. La fonction lme (package nlme) a été implémentée sous R (Development Core Team 2010) pour construire les modèles.

Nous avons ensuite sélectionné l'ensemble des données de distance parcourue par un navire entre deux palangres et le temps que met n'importe quel groupe d'orques pour le retrouver. De la même manière, l'identité du groupe d'orques a été placée en variable aléatoire.

Efficacité des recommandations : résultats préliminaires

Les recommandations ayant été insérées dans la législation à la fin de l'année de pêche 2008-2009, pour chaque navire nous avons comparés 4 variables entre cette année et l'année suivante 2009-2010 : longueur de lignes utilisée en absence d'orques, et distance parcourue pour quitter une zone, ainsi que le taux d'interaction avec les orques et le rendement général. Pour une analyse préliminaire, pour chaque navire nous avons effectué des tests de comparaisons de moyenne (Student par paire). La vitesse de virage des navires en présence d'orques a été aussi présentée.

C. Résultats

Longueur de palangre et vitesse de remontée

Entre 2003 et 2010, la longueur moyenne des palangres relevées dans la ZEE de Crozet a été de $8\,065 \pm 3\,329$ m et la vitesse moyenne de virage de ces palangres de $32,2 \pm 11,4$ ham.min⁻¹

Par exemple, une palangre de 3 000 m est virée en 77,6 minutes (voir figure 19).

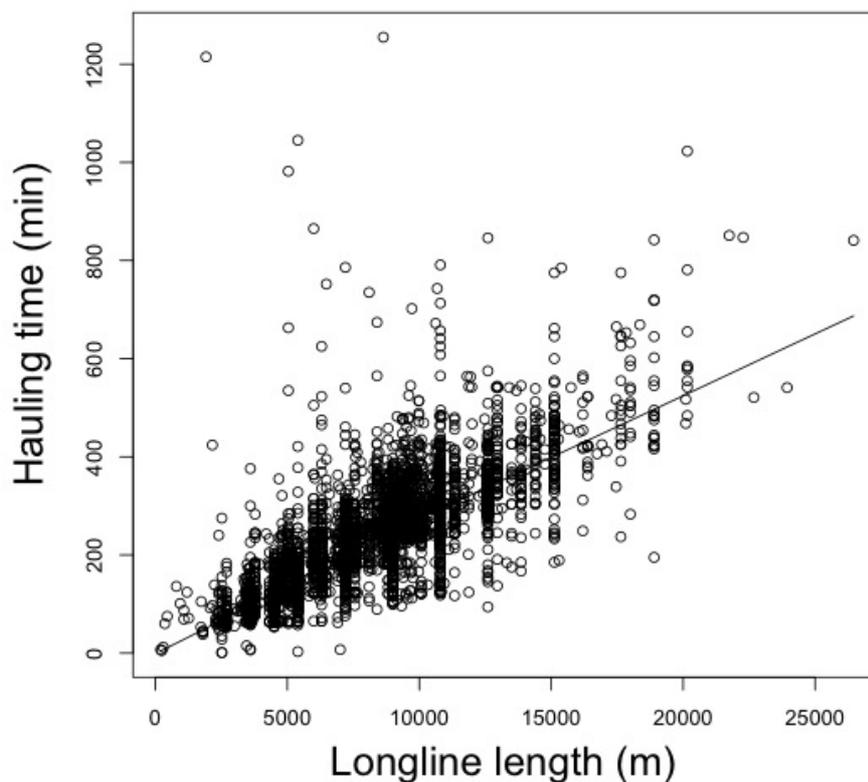


Figure 19. Le temps que mettent les pêcheurs à virer une palangre (temps entre l'arrivée du premier et du dernier hameçon en surface) en fonction de la longueur de la palangre virée. L'équation de la droite d'ajustement est $y=0,027x + 13,21$, $r^2 = 0,59$.

Les résultats de la modélisation révèlent des effets significatifs de la longueur de ligne et de la vitesse de virage en interaction avec la présence ou l'absence d'orques sur le rendement de pêche (AIC = 19 940,65 pour le modèle 1 contre AIC = 20 001,74 pour le modèle constant, tableau 3). Le meilleur modèle est le modèle complet avec l'effet aléatoire de la session de pêche qui apparaît ici expliquer 31% de la variance du rendement de pêche. Les variables fixes longueur de palangres et présence d'orques ont des effets négatifs significatifs (value=-0,00083, $p<0,001$ et value = -0,563 $p<0,001$ respectivement, tableau 4). Cependant, l'effet de la vitesse de virage seul atteint juste le seuil de significativité ($p = 0,042$) et la vitesse de virage en interaction avec la présence d'orques a un effet positif sur le rendement de pêche (value=0,00064, $p=0,004$). L'effet de l'interaction entre la longueur de palangre et la présence d'orques est aussi significatif mais négatif (value = -0,00024, $p=0,003$).

Les valeurs de rendements prédites par ce modèle en fonction de la longueur de palangre et de la vitesse de virage en présence et en absence d'orques sont respectivement présentées par les figures 20 et 21.

En ce qui concerne la longueur de palangre, on observe tout d'abord une diminution nette du rendement avec la longueur de palangre en absence d'orques, passant de plus de 500 g.ham⁻¹ pour des palangres de moins de 5 000 m à moins de 200 g.ham⁻¹ pour des longueurs supérieures à 15 000 m. Cette tendance est accentuée en présence d'orques, avec des rendements supérieurs à 300 g.ham⁻¹ pour des palangres de moins de 5 000 m et inférieurs à 200 g.ham⁻¹ pour des longueurs supérieures à 10 000 m.

En ce qui concerne la vitesse de virage, la courbe d'ajustement montre un rendement prédit qui reste constant entre 300 et 400 g.ham⁻¹ quelque soit la vitesse de virage en absence d'orques. Par contre, en présence d'orques, le rendement est proche de 200 g.ham⁻¹ pour les palangres virées à moins de 50 ham.min⁻¹ puis il devient supérieur à 300 g.ham⁻¹ entre 50 et 60 ham.min⁻¹ pour égaler le rendement en absence d'orques à une vitesse de 62 ham.min⁻¹.

Model #	Model	df	AIC
1	logCPUE ~ length + haulspeed + presoo + length*presoo + haulspeed*presoo , random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	9	19940.65
2	logCPUE ~ length + haulspeed + presoo + length*presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	8	19949.5
3	logCPUE ~ length + haulspeed + presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	7	19950.65
4	logCPUE ~ length + presoo + length*presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	5	19957.95
5	logCPUE ~ length + presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	6	19958.05
6	logCPUE ~ haulspeed + presoo + haulspeed*presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	7	19966.55
7	logCPUE ~ haulspeed + presoo ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	6	19972.83
8	logCPUE ~ length ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	5	19978.03
9	logCPUE ~ haulspeed ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	5	19999.00
10	logCPUE ~ 1 ,random = ~ 1 batch, correlation=corAR1()	4	20001.74

Tableau 3. Sélection par AIC des modèles généralisés mixtes (GLMM) expliquant le rendement de pêche (transformé en logarithme) avec les effets de la longueur de palangre (length), de la vitesse de virage (haulspeed) et de la présence d'orques (presoo), en effet additif ou en interaction. L'effet de la session de pêche (batch) a été intégré en variable aléatoire au sein de laquelle une autocorrelation temporelle (AR1) a été appliquée sur les palangres virées successivement. Seuls les 9 meilleurs modèles sont présentés, le modèle 10 est le modèle constant.

$$\log\text{CPUE} \sim \text{length} + \text{haulspeed} + \text{presoo} + \text{length}*\text{presoo} + \text{length}*\text{presoo},$$

$$\text{random} = \sim 1|\text{batch} + \text{correlation} = \text{corAR1}()$$

Parameter	Value	SE	Df	t-value	p-value	% explained by batch
Intercept	6.226	0.107	4401	58.27	<0,001	
length	-0,00083	0.0001	4401	-7,183	<0,001	
haulspeed	0.00024	0.0001	4401	1.783	0.0416	
presoo	-0,563	0.141	4401	-3,9999	<0,001	31%
length*presoo	-0.00024	0.0001	4401	1.546	0.003	
haulspeed*presoo	0.00064	0.0007	4401	0.856	0.004	

Tableau 4. Estimations des paramètres du meilleur modèle testant les effets de la longueur de palangre (*length*), de la vitesse de virage (*haulspeed*) et de la présence d'orques (*presoo*) sur le rendement de pêche. L'effet de la session de pêche (*batch*) est en variable aléatoire. La fonction utilisée est *lme* dans R, le logarithme du rendement de pêche obéit à une loi normale.

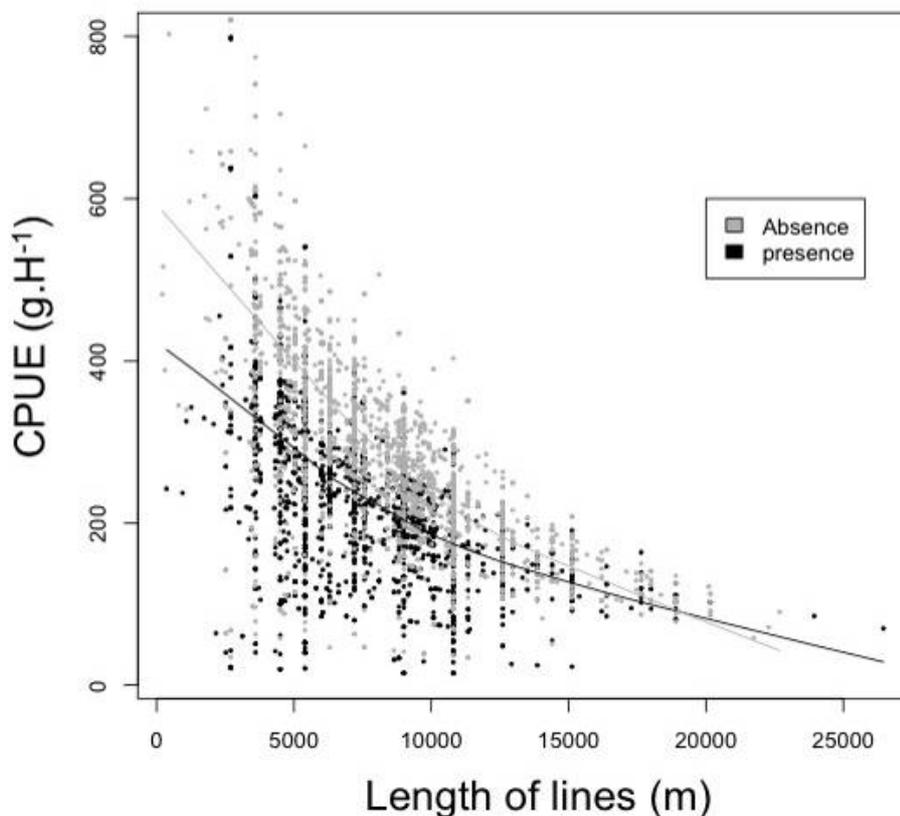


Figure 20. Valeurs prédites de rendement de pêche en fonction de la longueur de palangre relevée en absence (gris) et en présence d'orques (noir). Les courbes ont été ajustées par la fonction *lowess* dans R, qui est de type polynomiale pondérée localement.

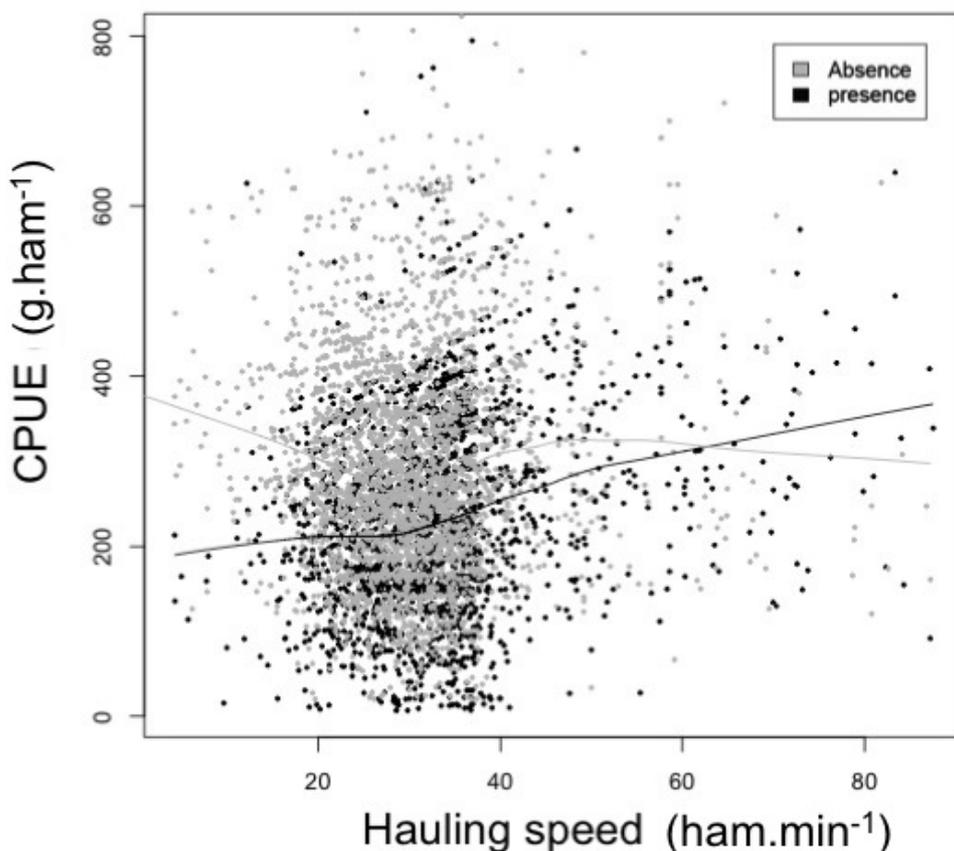


Figure 21. Valeurs prédites de rendement de pêche en fonction de la vitesse de virage de la palangre en absence (gris) et en présence d'orques (noir). Les courbes ont été ajustées par la fonction lowess dans R, qui est de type polynomiale pondérée localement.

Distance parcourue et temps d'arrivée des orques

Le temps que met un groupe d'orques donné ($n = 142$ paires de palangres utilisées) ou n'importe quelle autre unité d'orque ($n = 202$ paires) à trouver ou retrouver un navire est expliqué de la meilleure manière par un modèle intégrant un effet quadratique sur la distance parcourue par le navire, et l'effet aléatoire de l'identité du groupe (AIC = 452,11 et 752,47 respectivement, tableau 5). Dans le cas du temps d'arrivée d'un groupe social quelconque, l'ajustement du modèle suggère par exemple qu'une distance de 75 km induit une arrivée de n'importe quelle unité d'orques 3,7 jours plus tard (Figure 22). De la même manière, dans le

cas où un navire quitte une zone où il est confronté à un groupe d'orques donné, ce dernier met un temps estimé à 4,8 jours pour retrouver le navire s'il parcourt 75 km. En deçà de 75 km, l'unité retrouve le navire à en moyenne $0,9 \pm 0,3$ jours et ce de manière régulière comme suggéré par la faible variance de l'ajustement.

Killer whales	Models	df	AIC
Any social unit	logTimelag ~ 1, random = ~ 1 unit	3	861.13
	logTimelag ~ dist, random = ~ 1 unit	4	764.26
	logTimelag ~ dist + dist2, random = ~ 1 unit	5	752.47
One social unit	logTimelag ~ 1, random = ~ 1 unit	3	551.23
	logTimelag ~ dist, , random = ~ 1 unit	4	453.14
	logTimelag ~ dist + dist2, random = ~ 1 unit	5	462.11

Tableau 5. Sélection par AIC des modèles de GLMM expliquant le temps (Timelag) que met un groupe d'orques donné ou un groupe quelconque d'orques à trouver ou retrouver un navire en fonction de la distance (dist) qu'il parcourt d'une palangre à une autre.

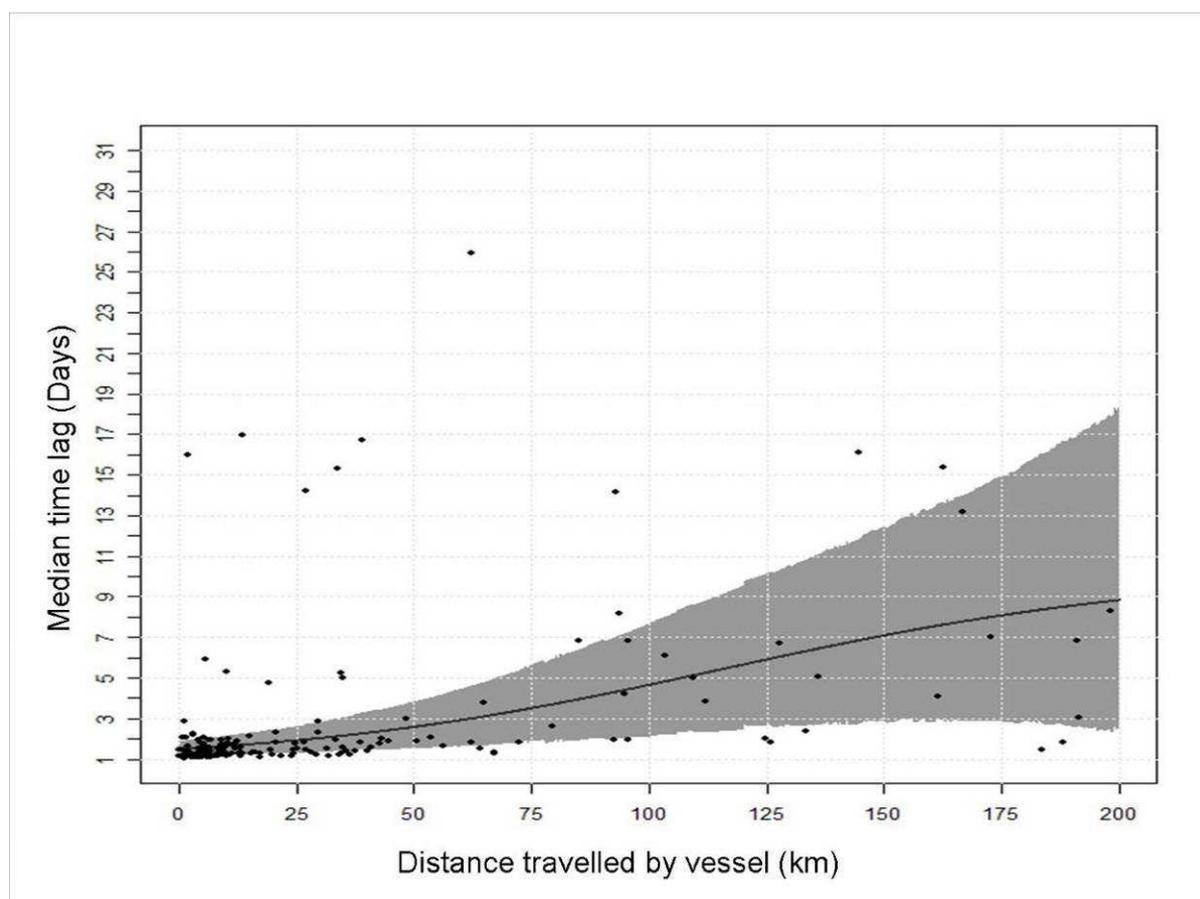


Figure 22. Valeurs prédites par le meilleur modèle GLMM du temps médian (jours) que met un groupe d'orques quelconque à retrouver un navire en fonction de la distance (km) qu'il parcourt pour quitter une zone soumise à de la déprédation. La zone grise représente les intervalles de confiance à 95%.

Respect des recommandations, efficacité

Entre les saisons 2008-2009 et 2009-2010, 4 navires sur 7 ont diminué leur taux d'interaction dont 3 de manière significative (>30%, A, B et C), tandis que 2 navires sur 7 l'ont augmenté (F et G) (Figure 23 et tableau 6).

La figure 23 montre les longueurs de lignes moyennes, les distances moyennes parcourues, la vitesse moyenne de virage en présence d'orques ainsi que les rendements et taux d'interaction moyens avec les orques de chaque navire avant et après recommandations.

Par exemple, le navire A a diminué sa longueur de ligne en absence d'orques en 2009-2010 ($3\,811 \pm 536\text{m}$), s'est déplacé sur de plus grandes distances ($116,3 \pm 47,6\text{ km}$), a augmenté sa vitesse de virage ($45,3 \pm 9,2\text{ ham.min}^{-1}$) et affiche des taux d'interaction avec les orques significativement plus faibles ($0,35 \pm 0,07\text{ ligne}$) et des rendements significativement plus importants ($171,0 \pm 48,2\text{ g.ham}^{-1}$)

A l'inverse le navire G n'a pas diminué sa longueur de lignes en 2009-2010 ($5\,800 \pm 601\text{ m}$) et a diminué sa distance parcourue à $95,7 \pm 22,9\text{ km}$ avec une faible vitesse de virage ($29,1 \pm 7,3\text{ ham.min}^{-1}$). Il représente le navire avec un des plus forts taux d'interaction avec les orques ($0,58 \pm 0,05\text{ lignes}$) et le plus faible rendement ($82,8 \pm 17,6\text{ g.ham}^{-1}$).

Cependant, le navire C qui a augmenté sa longueur de ligne ($7\,318 \pm 874\text{ m}$), conservé une distance parcourue élevée ($139,3 \pm 44,1\text{ km}$) mais une faible vitesse de virage ($33,4 \pm 6,2\text{ ham.min}^{-1}$) a un taux d'interaction qui a augmenté ($0,62 \pm 0,07\text{ lignes}$) et un rendement qui est resté faible ($108,5 \pm 41,3\text{ g.ham}^{-1}$).

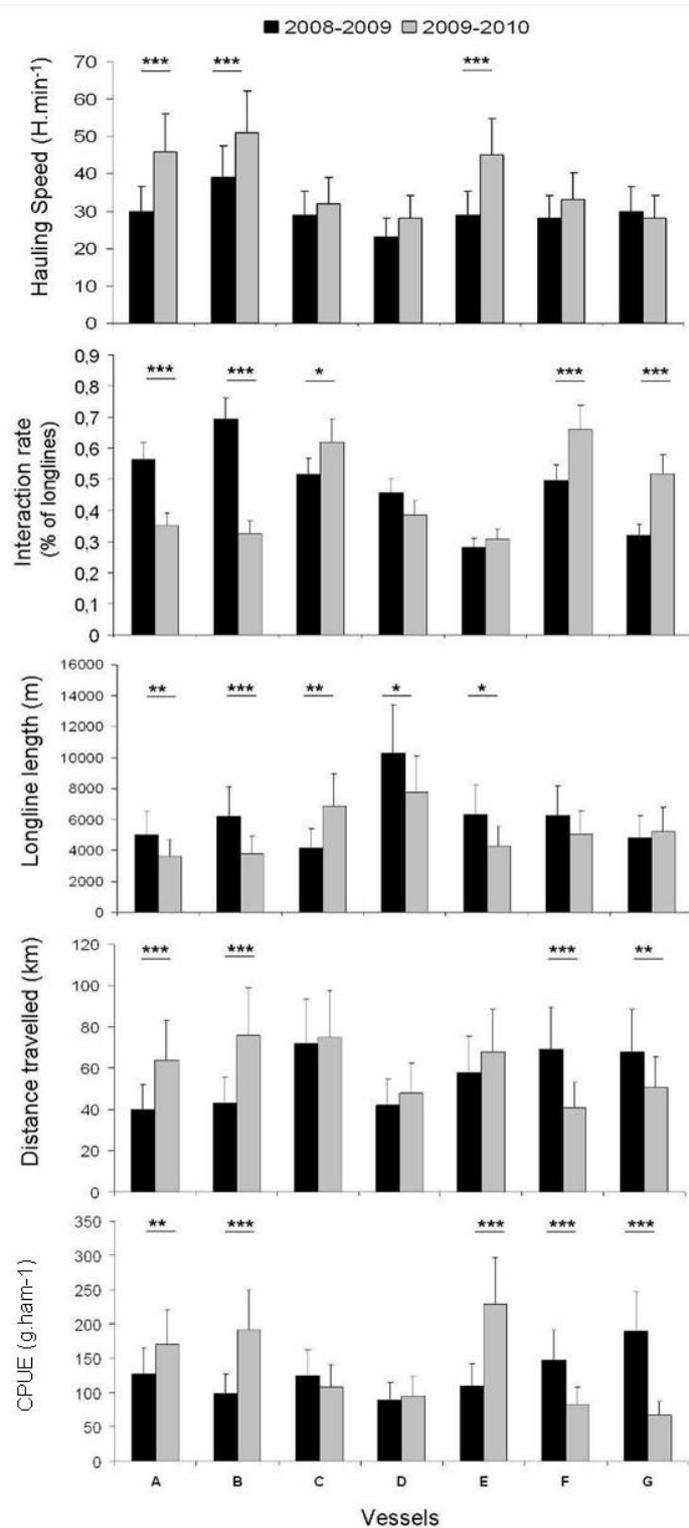


Figure 23. Valeurs moyennes des longueurs de ligne, de la distance parcourue et de vitesse de virage (présence d'orques) ainsi que des taux d'interaction avec les orques et rendements de pêche par navire en 2008-2009 et 2009-2010 dans la ZEE de Crozet. Les indices de significativité après tests de Student par paire sont présentés (***) $p < 0,0001$; ** $0,001 < p < 0,005$; * $p = 0,005$)

Vessels	Length line	Distance travelled	Hauling Speed	Interaction Rate	CPUE
A	-	+	+	-	+
B	-	+	+	-	+
C	+	ns	ns	-	ns
D	-	ns	ns	ns	ns
E	-	ns	+	ns	+
F	ns	-	ns	+	-
G	ns	-	ns	+	-

Tableau 6. Résumé des changements de comportements des navires observés et des variations de leur taux d'interaction et rendements moyens avec les orques. Les signes (+) et (-) indiquent la tendance testée par Student par paire et ns quand les différences sont non-significatives)

D. Discussion

En absence d'orques, les lignes courtes (<5 000 m) ont des rendements supérieurs à ceux des lignes plus longues, ce qui suggère une meilleure efficacité de pêche. Plusieurs facteurs peuvent participer à cette tendance, come par exemple le fait que des lignes plus courtes peuvent permettre aux navires de cibler des zones productives de manière plus précise. Quand les orques arrivent en cours de virage d'une ligne, le rendement sur l'ensemble d'une ligne est réduit de manière significative pour les lignes longues (>5 000 m). Ceci peut s'interpréter comme une conséquence du temps nécessaire aux orques pour atteindre un navire qui commence un virage. Il est probable que les orques détectent les navires de manière acoustique (Kock et al., 2006 ; Thode et al., 2005) et cette étude montre qu'elles sont capables de rapidement retrouver un navire dans des distances inférieures à 75 km. Elles sont aussi capables de maintenir des vitesses comprises entre 7 et 8 m.s⁻¹ sur des périodes relativement longues (Guinet et al., 2007). Par conséquent, en faisant l'hypothèse que leur rayon de détection des navires est de l'ordre de 55 km, les orques vont mettre environ 2 heures à atteindre un navire. Les orques vont mettre d'autant plus de temps à atteindre un

navire qu'elles s'en trouvent loin au moment où le virage d'une ligne commence. Il n'est d'ailleurs pas rare de les voir nager à très grande vitesse vers le navire (marsouiner) lorsqu'elles arrivent en cours de virage. Les lignes courtes nécessitant moins de temps pour être virées, la proportion de ligne à laquelle les orques auront accès à leur arrivée sera aussi plus courte. Pour ces deux raisons que sont des rendements supérieurs en absence d'orques et une perte due à la déprédation limitée lorsqu'elles arrivent en cours de virage, nous recommandons au navire de favoriser les lignes courtes lorsqu'ils arrivent sur une nouvelle zone avant que les orques n'arrivent. Cependant, la contrainte principale des lignes courtes est un nombre d'hameçons virés par unité de temps inférieur à des lignes plus longues quand ramené à un intervalle de temps donné. Par exemple, il est nécessaire de virer 4 lignes de 2 000 m avec 4x2 longueurs d'orin (partie de ligne sans hameçon reliant l'ancre posée au fond et les bouées de surface) quand il est possible de virer une ligne de 8 000 m avec seulement 2 longueurs d'orin. Les orins d'une ligne placée à 1 000 m de profondeur vont prendre environ 30 minutes pour être virés. Multiplier le nombre de lignes aux grandes profondeurs va ainsi diminuer le temps effectif de virage des hameçons et cela constitue l'une des principales limitations de cette recommandation.

Quand les unités maternelles d'orques trouvent un navire, les observations couplées aux données de photo-identification suggèrent qu'elles restent dans la zone et commencent à interagir avec les premiers hameçons de toutes les lignes qui suivent leur arrivée, souvent à l'échelle de plusieurs jours si le navire décide de rester aussi longtemps sur la zone sans se déplacer. Dans ce cas, la longueur de ligne utilisée n'a plus aucun effet sur les pertes dues à la déprédation. Nous recommandons aux navires de quitter la zone et de se déplacer sur une distance de minimum 75 km. En deçà de 75 km, il y a une forte probabilité que le navire soit retrouvé en moins d'un jour par les orques comme suggéré par la faible variance observée pour ces gammes de distances. Au-delà de 75 km, une unité maternelle d'orque donnée met près de 5 jours pour retrouver le navire. En considérant n'importe quelle unité d'orques, les résultats indiquent que le navire peut travailler sur une nouvelle zone pendant en moyenne 4 jours sans être confronté à la déprédation.

Cependant, les données présentées ici suggèrent que dans certains cas, une unité d'orque donnée peut être présente dès les premiers hameçons des lignes virées sur une nouvelle zone après que le navire se soit déplacé sur une distance plus grande que 75 km. Ceci suggère que les orques peuvent être capables de suivre et de retrouver les navires sur de grandes distances.

Les données de photo-identification confirment que certaines unités ont une aire importante d'interaction avec les pêcheries, certaines d'entre elles ayant même été observées dans les eaux de Kerguelen. Leur comportement de recherche des navires reste encore méconnu. Il est possible que les orques assimilent le cap pris par un navire lorsqu'il quitte une zone et utilisent cette information pour le retrouver plus tard. De plus, la zone de pêche est restreinte à la bordure du plateau de Crozet (Figure 4) et les orques ont pu apprendre à rechercher activement les navires dans cette zone. Aussi, elles sont capables de passer facilement d'un navire à un autre si les deux travaillent dans une même zone. Par conséquent, il est conseillé de choisir une nouvelle zone de pêche à distance de celle utilisée par un autre navire confronté à la déprédation.

Les résultats suggèrent un effet négatif de la vitesse de virage sur la déprédation par les orques. Théoriquement cet effet deviendrait potentiellement plus marqué sur les zones naturellement riches en légine, ce qui reste encore à caractériser de manière plus approfondie. Une combinaison de poissons de grande taille en grand nombre sur les lignes peut augmenter le temps que mettent les orques à décrocher puis à consommer la totalité des poissons capturés. Si l'on considère que les orques interagissent potentiellement avec les lignes dans une gamme de profondeurs allant jusqu'à 400 m et si l'on fait l'hypothèse qu'une ligne descend sous le navire de manière rectiligne et perpendiculaire à la surface de l'eau, une légine capturée sur un hameçon met environ 11 minutes pour être remontée à la vitesse de 30 ham.min^{-1} et 6 minutes à la vitesse de 50 ham.min^{-1} (calculé sur la base d'un espacement de 1,2 m entre les hameçons). Bien que ces estimations soient à considérer comme des minimums, les palangres décrivant généralement une courbe descendante sous le navire, une augmentation de la vitesse de virage réduit de manière significative le temps disponible aux orques pour décrocher un grand nombre de poissons. Cependant, cette pratique pose certaines contraintes qui sont l'augmentation des pertes de poissons à leur arrivée à la surface (les matelots doivent crocheter le poisson à un rythme beaucoup plus soutenu), l'augmentation de la vitesse de traitement du poisson (coupe, vidage et conditionnement) par le personnel de l'usine, ainsi que l'augmentation de la vitesse de démêlage des lignes et leur préparation pour les filages suivants.

Le suivi par certains navires des recommandations préconisées lors de la campagne de pêche 2009-2010 suggère un effet globalement positif sur le rendement de pêche et le taux d'interaction avec les orques pour 4 des 7 navires de la flottille. Ces résultats sont

préliminaires doivent être considérés avec précaution et la quantification objective du poids respectif de chacun de ces facteurs opérationnel sur le rendement constituera la prochaine étape de ce travail. D'autres facteurs restent à tester, par exemple l'effet du capitaine ou de la personne aux commandes au moment du virage et du filage. Une utilisation différentielle du moteur et du pas d'hélice d'un navire peut faire varier sa probabilité de détection par les orques. La fréquence et l'amplitude des changements de régime du moteur au moment du virage a été suggéré avoir un effet sur la détection des palangriers au thon et à l'espadon par les globicéphales et les pseudorques (McPherson et al., 2007). Le facteur spatial, avec la présence de zones d'interaction privilégiées par les orques comme suggéré par le Chapitre III et le Chapitre VI, doit aussi être examiné de manière plus précise dans le but de définir les « zones et les saisons à risque » dans lesquelles les navires augmentent leur probabilité de rencontre avec les orques.

Certains navires apparaissent appliquer les recommandations sans les effets attendus sur le rendement et le taux d'interaction. Ceci met en évidence d'une part la présence d'autres facteurs impliqués dans les variations de la déprédation comme précédemment mentionné, et d'autre part probablement une mauvaise compréhension et par conséquent application des recommandations et en particulier la recommandation concernant la distance que les navires doivent parcourir avant de remettre en pêche après avoir été confrontés à de la déprédation. Une analyse de la trajectoire des navires montre que certains d'entre eux quittaient une zone de manière non-définitive, en faisant de grands allers-retours pour revenir sur cette zone quelques heures/jours plus tard. Cette technique peut fonctionner si le navire travaille sur plusieurs zones simultanément. En effet, des observations récentes suggèrent que les orques décident soit de suivre le navire soit de l'attendre dans une zone où il a laissé du matériel de pêche, un choix qui semble être lié à la productivité de la zone. Des navires qui ont opté pour l'établissement de trois zones de pêche chacune espacées de plus de 75 km, créant ainsi une sorte de « triangle », et qui passent d'une zone à une autre dès l'arrivée des orques, ont récemment maintenu de forts rendements. Par contre, si une seule zone est exploitée, la probabilité d'interaction avec les orques, qui vont soit attendre autour des lignes soit retrouver rapidement le navire lors de son trajet retour, devient logiquement très importante. Malgré la nécessité d'examiner ce comportement de manière plus approfondie, l'avantage de combiner plusieurs zones de pêche simultanément en utilisant des lignes courtes et des vitesses de virage élevées en fonction de la productivité d'une zone semble être le comportement à

adopter au vu des connaissances actuelles pour limiter la déprédation et une voie à explorer de façon plus approfondie dans les mois qui viennent.

CHAPITRE V

ORGANISATION SOCIALE



Tixier, P., Gasco, N. & Guinet, C. Social organization and inter-pod behavioural variations of the Crozet killer whales: influence of horizontal culture.
A re-soumettre (Annexe B2)

Tixier, P., Gasco, N. & Guinet, C. Changes in killer whales social organization: consequence of over-mortality?
En préparation (Annexe B3)

A. Introduction

Un des aspects les plus importants d'une population animale est sa structure sociale (synonyme ici de l'organisation sociale). L'organisation sociale est définie par des liens significatifs entre les organismes, principalement entre individus d'une même espèce. Hinde (1976) définit la structure sociale d'une population à la qualité et la structuration des relations entre les individus qui la composent, où une relation entre deux individus est définie par la qualité et l'évolution temporelle des interactions entre eux. L'organisation sociale peut avoir des effets déterminants sur les taux de croissance, de dispersion et d'échange de gènes des populations (e.g. Strier, 1997), et est souvent présentée comme un facteur important dans le domaine de la conservation (Sutherland, 1998 ; Krause et al., 2009).

Ainsi, l'évolution de l'organisation sociale des organismes a été historiquement étudiée par l'analyse des effets de l'environnement sur le comportement, la survie et le succès reproducteur. La majorité des théories développées proposent que certains aspects de l'organisation sociale, tels que la taille de groupe, comme des réponses adaptatives à l'environnement, ressources exploitées, risques de prédation afin de maximiser la fitness des individus (Whitehead & Rendell 2004). Par exemple, les espèces sociales de prédateurs supérieurs, qui sont souvent associés en fonction du lien de parenté des individus, peuvent ajuster la taille des groupes par la dispersion ou par des mécanismes de fission-fusion, et ainsi atteindre une taille de groupe optimale pour laquelle les bénéfices sont maximisés (e.g. Brown, 1982 ; Seno, 2006 ; VanderWaal et al., 2009; Metz et al., 2010). Des facteurs écologiques comme la disponibilité en proies, leur taille et leur structure combinés à des forces de compétition et de densité dépendance peuvent avoir un effet significatif sur ces mécanismes et ainsi déterminer la structure sociale de ces espèces (Fritz et al., 1996 ; Honer et al., 2002 ; Lusseau et al., 2004 ; Lusseau et al., 2006 ; Vucetich et al., 2004 ; Aureli et al., 2011). Cependant, les réponses à des variations dans ces facteurs peuvent être contraintes par des pressions sociales comme le niveau de parenté des individus. Dans la majorité des études, les paramètres démographiques sont considérés comme les variables de réponse aux changements d'organisation sociale. Cependant, des variations rapides et importantes de survie causées par des facteurs naturels ou anthropiques peuvent représenter des variables explicatives influençant l'organisation sociale des individus. Par exemple, la surmortalité des loups causée par la chasse intensive semble avoir un effet significatif sur l'organisation sociale des survivants, avec des taux d'adoption d'individus non apparentés accru dans les

meutes, ayant des conséquences importantes sur la reproduction (Rutledge et al., 2010). Ce type d'étude montre que la modification des groupes familiaux d'espèces présentant des organisations sociales basées sur le lien de parenté peut avoir des conséquences sur la fitness associées à l'évolution adaptative de la socialité. Or le rôle des groupes sociaux dans l'étude à long terme des populations n'est généralement pas intégré dans les décisions de gestion et de conservation, qui reposent essentiellement sur les estimations de tailles de population.

Les orques ont un système d'organisation sociale basé sur le lien de parenté des individus, avec l'unité de base appelée unité maternelle en référence à sa structure composée d'une matriarche et de sa descendance. Ces unités maternelles s'associent généralement de manière préférentielle en ensembles plus grands en fonction du degré de parenté entre les unités. Guinet (1991) a décrit une structure sociale similaire au sein des orques fréquentant les côtes de l'île de la Possession, avec des unités maternelles composées d'individus partageant des associations très stables d'une année sur l'autre. Cependant, Guinet et al (2000) ont suggéré l'apparition d'importants changements sociaux au cours des années 1990, traduits par des changements significatifs dans la définition des unités maternelles établie à la fin des années 1980. La surmortalité mise en évidence dans cette population au cours de cette période (Poncelet et al., 2010) a été avancée comme une des hypothèses principales expliquant ces bouleversements sociaux. L'abondance de la population s'étant stabilisée à partir de 2003, ainsi que l'augmentation significative de l'effort de photo-identification depuis les côtes de la Possession et depuis les palangriers offrent aujourd'hui une opportunité unique de définir les caractéristiques sociales de cette population avec précision ainsi que les changements sociaux subis.

L'objectif principal de cette étude a donc été de caractériser l'organisation sociale de la population d'orques de Crozet en utilisant le jeu de données de photo-identification de 2003-2011, pour lequel l'effort a été continu et significativement important.

De manière préliminaire, le deuxième objectif de cette étude a été de décrire les changements sociaux de cette population en utilisant un jeu de données de photo-identification couvrant les trois périodes historiquement importantes que sont l'avant pêche (1987-1993), le braconnage (1994-2002) et la période d'après braconnage (2003-2011).

B. Méthodes

Calcul des indices d'association

Les analyses d'association ont d'abord été réalisées à l'échelle de l'individu. Toutes les orques photographiées au cours d'une même observation et à une distance maximale l'une de l'autre de 200m ont été considérées comme associées au cours de cette observation.

Nous avons d'abord restreint le jeu de données uniquement aux observations $C > 0$ effectuées entre 2003 et 2011 pour caractériser la force des associations entre les individus. L'indice d'association privilégié a été le Half Weight Index (HWI) comme indice de fréquence d'association entre deux individus (Cairns & Schwager, 1987). Le HWI a été privilégié au Simple Ratio car il réduit le biais induit par des individus manqués au cours des observations (Whitehead, 2009 ; Whitehead & Dufault, 1999). Les tests de permutation ont d'abord été appliqués pour vérifier que le modèle d'association observé entre les individus diffère d'un modèle aléatoire, et ainsi tester qu'il s'agit bien d'associations préférentielles, avec des individus ciblés et d'autres évités (Bejder et al., 1998; Whitehead, 1999). Plus précisément, l'écart type des indices d'association observés doit être significativement plus grand que ceux des jeux de données permutés de manière aléatoire pour montrer que les individus ont des associés préférentiels (Whitehead, 1999).

Pour limiter le biais dû aux observations uniques, le jeu de données a aussi été restreint aux individus photographiés sur un minimum de 10 observations $C > 0$. 20 000 permutations ont été générées, et pour s'assurer de la stabilité des p-values, le test a été réalisé à trois reprises (Ottensmeyer & Whitehead, 2003).

Une analyse de réseau social (social network analysis) a été réalisée pour caractériser les différentes variables sociales de cette population, à savoir :

- *Strength (somme des associations), équivalent à un indice de grégarisme des individus*
- *Eigenvector centrality: (mesure la force des associations d'un individu avec tous les autres, et donc la force globale des individus)*

- *Reach* (pour un individu A, il s'agit de la somme, sur l'ensemble des individus B, de la somme des produits de toutes les paires d'associations reliant A à B au travers d'un autre individu C. C'est une mesure de connectivité indirecte).
- *Clustering coefficient* (mesure de la force des associations des associés d'un individu).
- *Affinity* (Mesure de la force des associations d'un individu, pondérée par l'indice d'association entre eux)

Définition de la structure sociale : modularité de réseau

Un grand nombre de techniques différentes existent pour diviser une matrice d'association en groupes d'individus, principalement des techniques issues de statistiques multivariés (« cluster analysis »), mais peu d'entre elles fournissent des résultats robustes (Whitehead & Dufault, 1999). Les études effectuées sur les orques ont souvent utilisé des valeurs d'indices d'association arbitraire pour définir les groupes sociaux (Bigg et al., 1999). Nous avons ici utilisée une technique d'analyse de type modularité de réseau (« network modularity ») pour identifier des communautés au sein du réseau social des orques de Crozet (Newman, 2006a, b). Le coefficient de modularité, noté Q, est particulièrement utile pour évaluer le degré de regroupement des individus dans une population dont la division sociale n'est pas aléatoire. Appliquée aux indices d'association, le coefficient de modularité se définit comme la différence entre la somme des associations de tous les couples d'individus (dyads) appartenant à un même groupe et la valeur attendue si ces dyads s'associent de manière aléatoire, en prenant en compte la variable « strength » des différents individus.

$$Q = \frac{\sum_{I,J} \alpha_{IJ} \delta(c_I, c_J)}{\sum_{I,J} \alpha_{IJ}} - \frac{\sum_{I,J} \hat{\alpha}_{IJ} \delta(c_I, c_J)}{\sum_{I,J} \hat{\alpha}_{IJ}}$$

où α_{IJ} est l'indice d'association entre les individus I et J, $\hat{\alpha}_{IJ}$ est la valeur attendue de α_{IJ} si les individus s'associent de manière aléatoire, $\delta(c_I, c_J) = 1$ si I et J appartiennent au même groupe, et $\delta(c_I, c_J) = 0$ si I et J appartiennent à des groupes différents. Le coefficient de modularité prend des valeurs de 0 si les groupes sont assignés aux individus de manière aléatoire et de 1,0 s'il n'y a aucune association entre les individus de groupes différents. Ce coefficient a l'avantage de considérer la possibilité que tous les individus appartiennent à un

même ensemble. Par conséquent, une division sociale idéale pour une population est une division qui maximise le coefficient de modularité Q .

Nous avons utilisé le coefficient de modularité de type G comme défini par Whitehead (2009) implémenté dans SOCPROG 2.3. qui permet de contrôler la variable « strength » des individus. Dans ce cas, la valeur attendue de l'association entre I et J est définie comme :

$$\hat{\alpha}_{IJ} = \frac{s_I s_J}{2m}$$

où s_I est la « strength » des associations de l'individu I et $m = \sum s_i / 2$ (total de tous les indices d'association). Newman (2004) suggère que si $Q \geq 0,3$, alors les divisions sociales de la communauté peuvent être considérées comme robustes.

La matrice ainsi obtenue en utilisant tous les dyads permet d'obtenir un vecteur « eigen » de la valeur « eigen » dominante. En réitérant le calcul du coefficient de modularité un grand nombre de fois, il est possible d'obtenir les divisions sociales de la population pour lesquelles ce coefficient est maximisé (Lusseau, 2007). Ainsi, si l'on construit un dendrogramme par « average-linkage cluster analysis » (Whitehead et al., 2009) en utilisant uniquement les individus observés sur au minimum 10 observations $C > 0$, on a la possibilité d'examiner l'intégralité de ce dendrogramme en acceptant ou en rejetant les bifurcations aux nœuds jusqu'à ce que le coefficient de modularité soit maximisé. Le niveau d'indice d'association donnant une modularité maximale est alors choisi. En plus du dendrogramme, nous avons utilisé un diagramme de nœuds (« knot diagram ») qui présente le niveau cumulé des bifurcations du dendrogramme en fonction des indices d'association, pour définir le coefficient de modularité maximisé.

Analyses temporelles d'association

En analyse complémentaire, nous avons effectuée une analyse temporelle des associations entre les orques de Crozet (Whitehead, 1997). Le SLAR (Standardized lagged association rate) est une mesure de la probabilité que deux individus A et B associés au temps t le soient aussi au temps $t+\tau$, τ étant une unité de temps ici mesurée en jours (Whitehead, 1995). Le SLAR est estimé par la formule :

$$g'(\tau) = \frac{\sum_{j,k|(tk-tj)=\tau} \sum_X \sum_{Y \neq X} a_j(X,Y) \cdot a_k(X,Y)}{\sum_{j,k|(tk-tj)=\tau} \sum_X \left(\sum_{Y \neq X} a_j(X,Y) \right) \cdot \left(\sum_{Y \neq X} a_k(X,Y) \right)}$$

dans laquelle a est l'indice d'association entre les individus X et Y , $a_j(X,Y) = 1$ si X et Y sont observés associés pendant la période j , $a_k(X,Y) = 0$ s'il n'ont pas été observés associés au cours de l'ensemble de la période d'étude. Le SLAR est comparé au modèle nul (i.e. le SLAR attendu si les individus s'associent de manière aléatoire) à tous les temps τ .

Les erreurs standards ont été calculées par des méthodes de Jackknife (Efron & Gong, 1983). Les modèles mathématiques représentant les différents types de structure sociale (Whitehead, 1995) ont été ajustés au SLAR et le meilleur modèle a été sélectionné par AIC.

L'ensemble de ces analyses ont été effectuées en utilisant le programme SOCPROG 2.3 (Whitehead, 2009) sous environnement MATLAB.

Changements d'organisation sociale.

Les bouleversements démographiques subis par la population d'orques de Crozet au cours des 30 dernières années soulèvent la possibilité de changements significatifs au niveau de l'organisation sociale des individus. Pour tenter de mettre en évidence ces changements sociaux nous avons effectué une analyse préliminaire visant à comparer des caractéristiques sociales entre les différentes périodes que sont l'avant-pêcherie (1987-1993), la période de braconnage (1994-2002) et l'après braconnage (2003-2011). Pour cette première étape, nous sommes uniquement intéressés aux changements de distribution des indices d'association moyens, des indices d'association maximum et aux changements de SLAR entre les trois périodes.

C. Résultats

582 observations $C > 0$ ont été utilisées pour les analyses d'association sur la période 2003-2011. Sur les 115 orques de Crozet identifiées, 90 ont été rencontrées sur un minimum de 10 observations : nous avons écarté 25 individus trop peu observés des analyses. Parmi ces 90

individus, j'ai retiré 14 jeunes nés pendant la période d'étude pour limiter le biais dû à l'apparition d'individus dans la série, et par conséquent l'analyse a été effectuée sur 76 individus (Tableau 7).

Division sociale de la population

Les tests de permutation ont été significatifs (HWI, $p < 0,001$), indiquant que les individus s'associent de manière préférentielle avec d'autres individus au lieu de s'associer de manière aléatoire en fonction de leur disponibilité.

Le tableau 9 présente les caractéristiques sociales issues de l'estimation des indices d'associations (Half Weight Index). L'indice d'association moyen des individus est de $0,124 \pm 0,002$ et leur indice maximum moyen est de $0,852 \pm 0,342$. La valeur de Strength moyenne est de $5,25 \pm 1,28$ suggérant un niveau élevé de grégarisme des individus.

Le coefficient de modularité calculé pour cette analyse est maximum ($Q=0,697$) pour un indice d'association de $0,117$ (Figure 24). Les résultats de l'analyse par « average-linkage cluster » sont présentés sur un dendrogramme des indices d'association des 76 individus sélectionnés sur la période 2003-2011 (figure 25). Avec un indice d'association de $0,117$, les individus sont divisés socialement en 8 ensembles distincts comprenant en moyenne $10,2 \pm 2,3$ individus. Le « knot diagram » présentant les valeurs cumulées de bifurcation en fonction des indices d'associations (figure 26) suggère un seuil d'association à $0,767$ que l'on peut utiliser sur le dendrogramme pour déterminer un total de 25 groupes sociaux que l'on peut considérer comme des unités sociales selon la définition de Whitehead (2009), un ensemble d'individus partageant des associations proches d'associations « permanentes ». Ces 25 unités sont composées en moyenne de $3,2 \pm 1,1$ individus. Sur ce critère, 4 individus (C124, C151, C156 et C154) n'ont pu être attribués à aucune unité sociale.

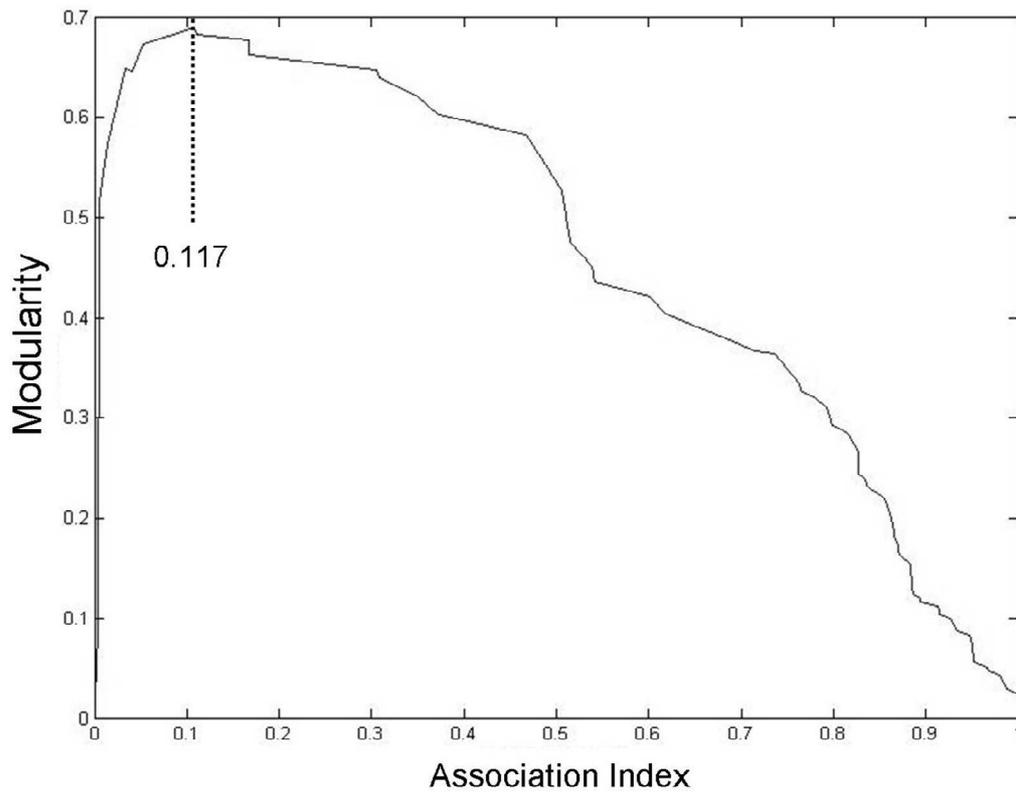


Figure 24. Modularité du dendrogramme présenté sur la figure 25, suggérant la meilleure division sociale de la population pour un indice d'association de 0,117 pour une valeur de modularité G (contrôlant le degré de grégairisme des individus) maximum de 0,697 (Whietehead, 2009)

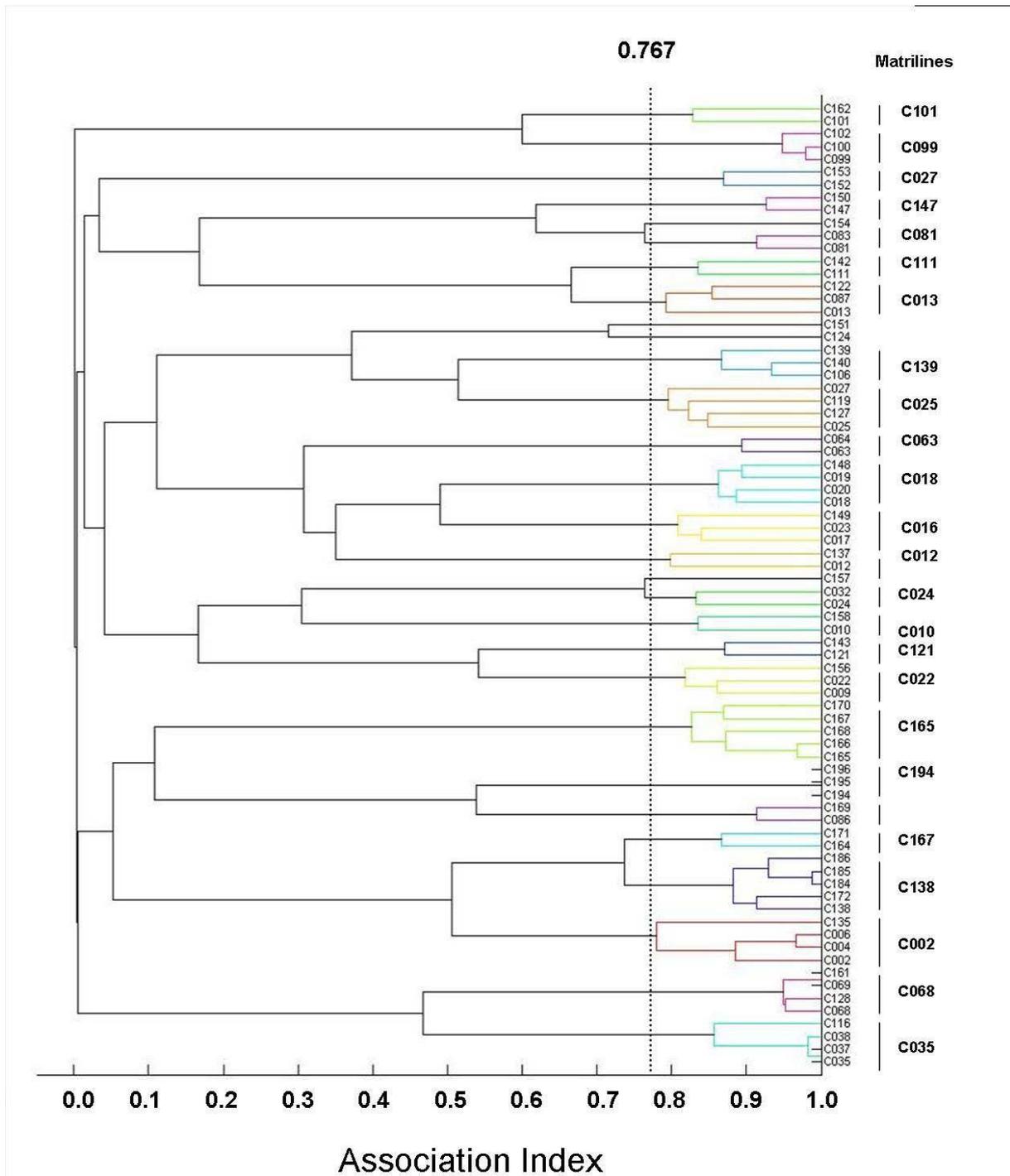


Figure 25. Dendrogramme obtenu par analyse de groupe (Average-linkage cluster) des associations entre 76 individus des orques de Crozet photographiées sur au minimum 10 observations $C > 0$. L'estimation du coefficient maximum de modularité ($Q = 0,697$) pour un indice d'association de 0,117 définit 9 ensembles distincts d'individus. Le seuil défini par le « knot diagram » (figure 26) est de 0,767 ce qui divise le dendrogramme en 25 sous-ensembles pouvant être assimilés aux unités sociales ou unités maternelles dans le cas d'une population d'orques. L'identifiant donné à ces unités maternelles et utilisés pour le reste des analyses est indiqué.

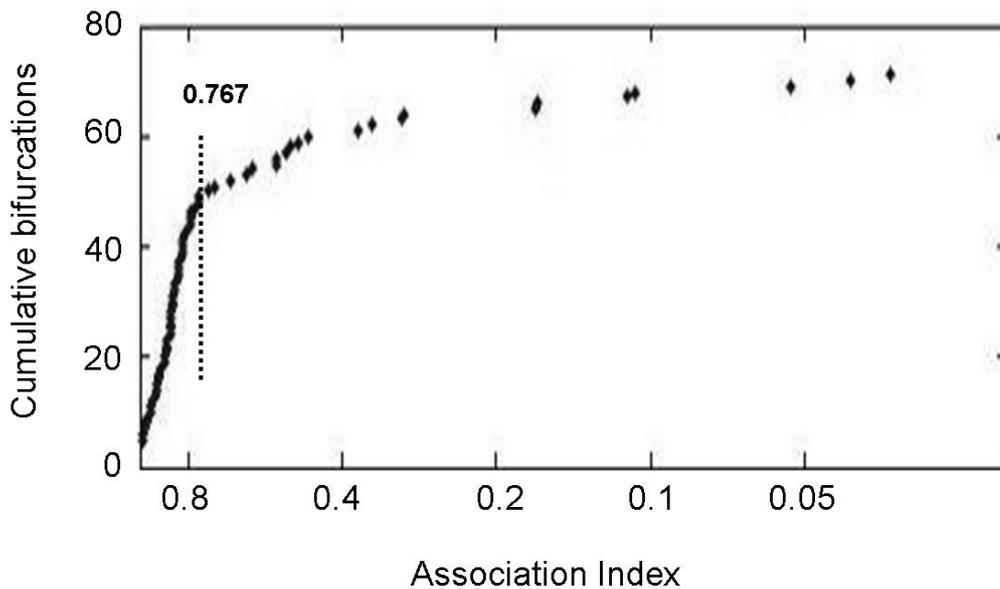


Figure 26. « knot diagram », valeurs cumulées de bifurcations estimées sur le dendrogramme par analyse « average linkage cluster » en fonction des indices d'association des individus. Le diagramme suggère un nœud pour un indice d'association de 0,767.

Les analyses temporelles effectuées sur la période 2003-2011 montrent que les estimations du SLAR sont significativement différentes du modèle nul, suggérant la présence d'association à long terme entre les individus. Le modèle présente une diminution marquée de la force des associations (à environ 40 jours), et se stabilise après au dessus du SLAR attendu si les individus s'associaient de manière aléatoire dans un intervalle de temps de 200 à 2 500 jours.

Le système social qui s'ajuste le mieux aux données observées ($AIC = 404\,301$) est celui décrivant deux niveaux d'association : les associations occasionnelles (court terme) et les associations constantes (long terme) (Tableau 8 et Figure 27). A partir des paramètres de ce modèle, nous avons pu estimer les durées des associations temporaires à 36 jours. Ceci suggère qu'un individu reste avec un ensemble d'autres individus sur des périodes allant de plusieurs mois à plusieurs années (un mélange d'associations constantes et temporaires), mais qu'après environ un mois, il se sépare d'un grand nombre d'individus à l'exception d'un petit groupe d'associés constants. Ces derniers ont été généralement re-observés régulièrement avec l'individu sur une période d'au minimum 9 ans qui correspond à la durée de la période d'étude. Ces ensembles d'individus peuvent correspondre aux unités sociales précédemment décrites.

	Encounters	Encounters with high photographic coverage	Pictures	Fin representations	iD regular	iD type D
Longliners	435	403	46383	58352	105	16
Possession Is.	236	179	4998	8410	57	0
All	671	582	51381	66762	115	16

Tableau 7. Résumé de l'effort de photo-identification depuis les palangriers et depuis l'île de la Possession et nombre d'individus identifiés entre 2003 et 2011, et le nombre d'individus identifiés par les représentations d'ailerons. L'identification des orques de type D est présentée de manière indicative, les analyses sociales s'étant uniquement concentrées sur les orques de Crozet.

Model type	Model formula	Maximum likelihood values for parameters	No. of parameters	Goodness of Fit (χ^2)	AIC
Const. comps	a1	a1 = 0.072803	1	4393.178	405315
Casual acqs	a2*exp(-a1*td)	a1 = 0.00011774 a2 = 0.078583	2	4174.565	405023
Const. comps + casual acqs	a2+a3*exp(-a1*td)	a1 = 0.027135 a2 = 0.068992 a3 = 0.042034	3	3429.176	404301
Two levels of casual acqs	a3*exp(-a1*td)+a4*exp(-a2*td)	a1 = 4.24 a2 = 0.00010289 a3 = 4.3406 a4 = 0.07723	4	3846.610	404720

Tableau 8. Ajustement des modèles de système social au SLAR. Associations constantes (const.) et associations temporaires (casual) sont testées dans les modèles dont les formules, le maximum de vraisemblance, le nombre de paramètres et la qualité d'ajustement sont présentés.

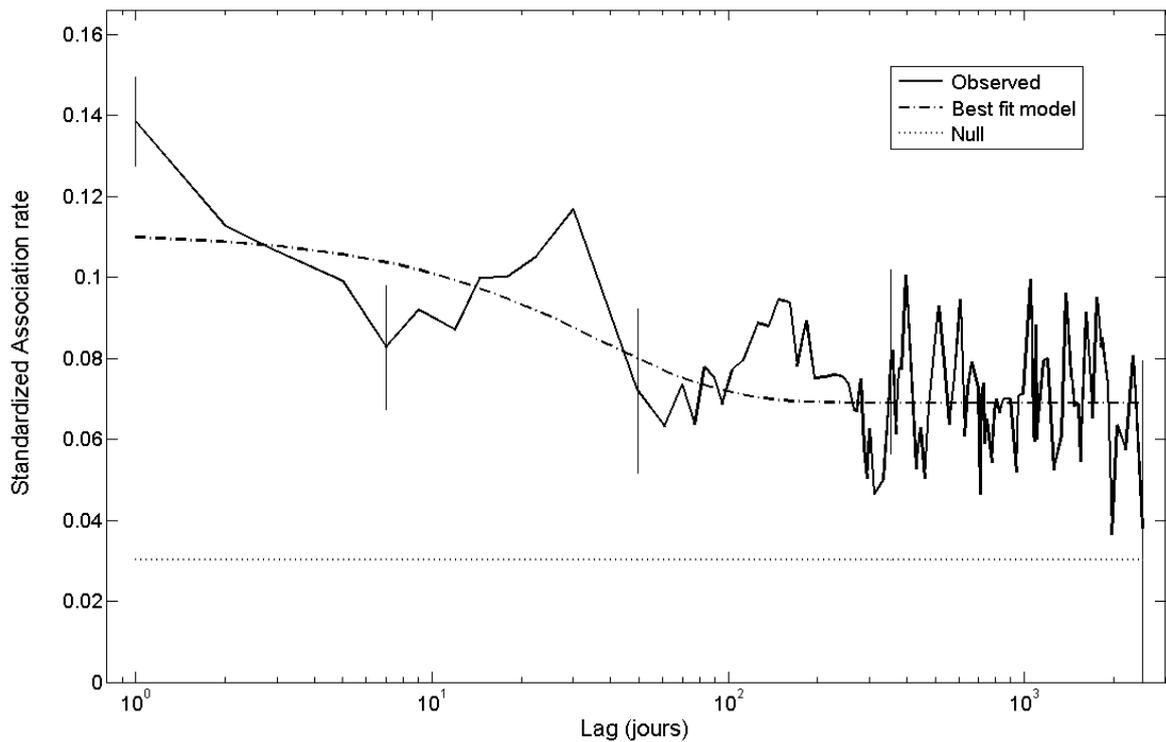


Figure 27. SLAR pour les individus photographiés sur au minimum 10 observations $C > 0$. Les barres d'erreurs ont été estimées par une méthode de Jackknife. Le meilleur modèle (basé sur le maximum de vraisemblance) correspond à des associations occasionnelles (court terme) et les associations constantes (long terme). Le modèle nul représente le SLAR théorique si les individus s'associent de manière aléatoire.

Changements dans l'organisation sociale

Sur la période 1987-2011, l'utilisation des années $Y > 0$ a limité les calculs aux années 1987-1990, 1998, 2000 et 2003-2011 (Annexes A Figure 2).

Les distributions des indices d'association affichent des variations significatives entre les trois périodes (Figure 28). Pendant l'avant braconnage, une grande partie (78%) des indices d'association individuels sont faibles (entre 0 et 0,2). Les indices d'association situés entre 0,2 et 0,4 représentent 12% des associations. Pendant le braconnage et l'après-braconnage, les indices d'association bas sont en plus faibles proportions (<60%) alors que les indices situés entre 0,2 et 0,4 augmentent leurs proportions à plus de 30%. A l'inverse, les proportions de

forts indices d'association (>0,4) ne présentent pas de différences significatives entre les périodes.

	Strength	Eigenvector centrality	Reach	Clustering coefficient	Affinity
pre-poaching	5.90 (2.40)	0.11 (0.06)	10.42 (5.73)	0.30 (0.11)	3.21 (0.76)
poaching	3.20 (1.26)	0.09 (0.06)	11.77 (5.13)	0.25 (0.11)	3.17 (0.71)
post-poaching	5.25(1.28)	0.12 (0.10)	12.12 (6.89)	0.25(0.10)	3.47 (0.83)

Tableau 9. Statistiques des analyses sociales calculées pour les trois périodes d'avant braconnage, braconnage et après braconnage. Les valeurs présentées sont des moyennes \pm SD calculées à partir de l'ensemble des individus.

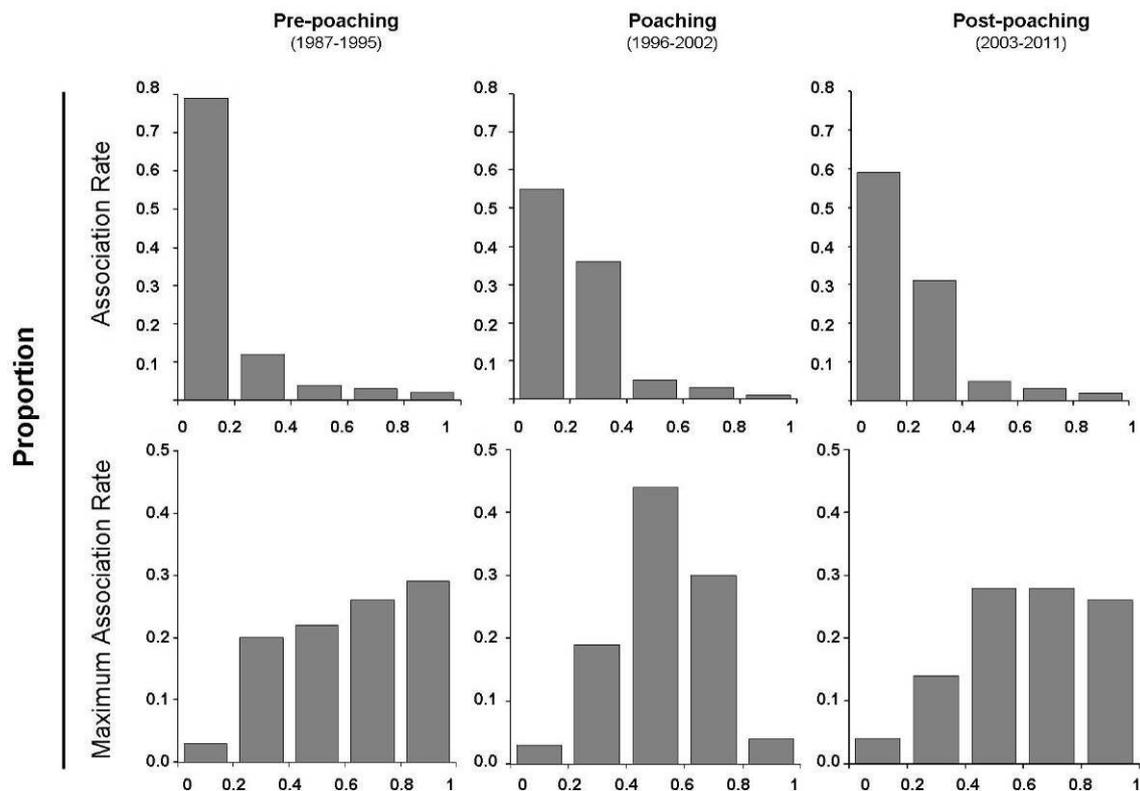


Figure 28. Distribution des indices d'association (HWI) et des maximums d'indice d'association estimés pour les trois périodes avant-braconnage, braconnage et après braconnage.

Pendant les périodes d'avant et d'après braconnage, les maximums d'indices d'association des individus sont élevés (55% et 54% sont supérieurs à 0,6 respectivement). Cependant, pendant la période braconnage, les valeurs affichent une distribution normale, avec la majorité des maximums d'association situés entre 0,4 et 0,6 (44%) alors que les valeurs supérieures à 0,6 représentent seulement 34% (Figure 28).

L'analyse statistique de réseau montre une diminution significative de la variable *Strength* entre l'avant braconnage ($5,9 \pm 2,4$) le braconnage ($3,3 \pm 1,3$), puis une ré-augmentation au cours de l'après braconnage ($5,3 \pm 1,3$). Aucune différence significative des autres variables (*Eigenvector*, *Reach*, *clustering coefficient* & *affinity*) n'ont été détectées entre les 3 périodes considérées (Tableau 9).

L'effet de la taille des unités maternelles, calculée comme une moyenne (valeurs annuelles) entre 2003 et 2011 en incluant les nouveaux nés et les individus morts au cours de la série, sur les maximums d'indice d'association est significatif pour les unités composées seulement de deux individus (Student : $t = -2,85$ $df = 8$ $p = 0,002$) (Figure 29). Ces unités affichent des maximums d'association moyens significativement inférieurs ($0,4 \pm 0,15$) à ceux des unités plus grandes (figure 29). L'analyse a été effectuée pour 23 unités sur les 25 précédemment identifiées. 2 unités (C101 et C099) ont été écartées car elles n'ont été observées que sur 2 années de la série. Pour les 76 individus sélectionnés dans la définition des associations, nous avons utilisé leur valeur unique d'indice d'association maximum et nous l'avons moyenné lorsque par classe de taille de leur unité maternelle d'origine (2-3 ;3-4 ;4-5 ;5-6)

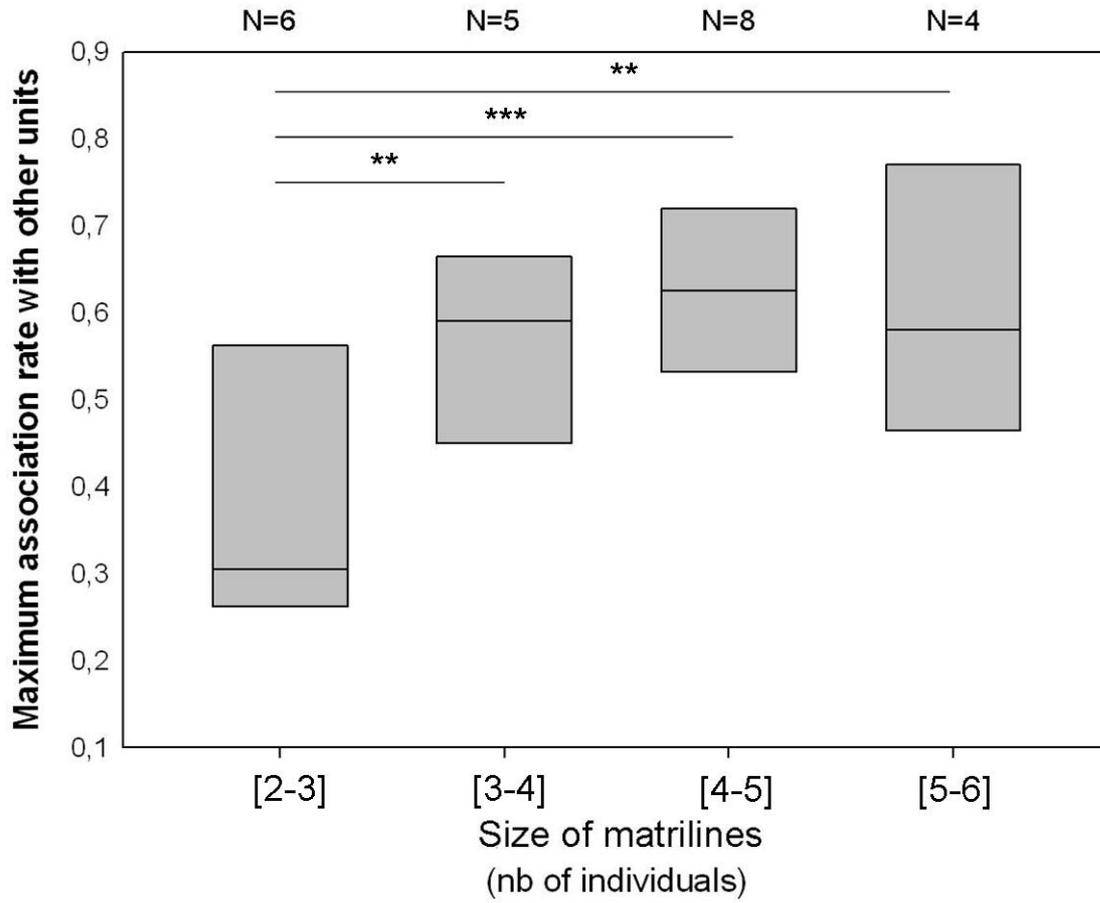


Figure 29. Effet de la taille des unités maternelles ($n = 23$) sur leur maximum d'association moyen avec les autres unités (calculé sur la période 2003-2011). *** traduit une relation significative à niveau de $p < 0,001$; ** $0,005 > p > 0,001$ (Student)

D. Discussion

Organisation sociale des orques de Crozet.

Les orques de Crozet affichent une organisation sociale basée sur une combinaison d'associations constantes et temporaires. Les individus montrent des préférences claires pour certains autres individus avec lesquels ils présentent de fortes associations, formant des ensembles d'individus passant virtuellement tout leur temps ensemble sur plusieurs années. Des études génétiques restent encore à mener pour confirmer que ces ensembles constituent des unités maternelles composées d'une matriarche et de sa descendance. Cependant, cet état de fait est confirmé par le suivi par photo-identification à long terme révélant que les individus nés au cours de la période 1977-2011 restent dans leur unité de naissance jusqu'à un minimum de 33 ans (les individus C002 et C004 par exemple), âge du plus vieil individu suivi depuis sa naissance/stade juvénile. Par conséquent nous avons utilisé la dénomination d'unité maternelle qui correspond à une réalité sociale confirmée par ces analyses et les observations à long terme. La population d'orques de Crozet, apparaît ainsi composée de 25 unités maternelles se regroupant en 8 ensembles distincts

Les associations temporaires suggérées par les analyses temporelles d'association peuvent d'abord être expliquées par des associations occasionnelles entre les différentes unités maternelles. Comme décrites chez la majorité des espèces à hauts niveaux de socialité, ces associations occasionnelles entre unités de base peuvent être préférentielles et fonction du degré de parenté. Chez les orques, ce type d'association a été mis en évidence au sein des populations « résidentes » du Nord Est Pacifique où des ensembles d'unités maternelles dont les liens de parenté sont importants partagent des indices d'association plus élevés qu'avec les autres unités de la population. Dans la littérature, ces ensembles ont été définis comme des « pods » ou « subpods ». Il est possible que les 8 ensembles d'unités maternelles établis dans cette étude correspondent à ce niveau d'organisation sociale. Cependant, il convient encore de rester prudent quant à l'application de ces concepts sur la population d'orques de Crozet, d'une part parce que l'absence de données génétiques ne permet pas d'attester du lien de parenté des unités, et d'autre part parce que des facteurs tels que l'hétérogénéité des distributions et des occurrences temporelles des unités maternelles peuvent fortement influencer les probabilités de rencontre et d'association pour une série de données de seulement 9 années.

En effet, ces associations occasionnelles entre unités maternelles peuvent aussi être opportunistes et dépendre fortement de probabilités de rencontre accrues liées à des facteurs tels que ceux précédemment cités. Ce type d'association, opportuniste, peut jouer par exemple un rôle essentiel dans la reproduction, les unités maternelles distantes génétiquement pouvant s'associer sur des périodes de plusieurs jours à plusieurs semaines.

Cependant, certains individus exhibent uniquement des associations temporaires avec les autres individus, empêchant de les classer dans une unité maternelle spécifique. Ce type d'organisation sociale a été décrit dans quelques autres espèces d'odontocètes tels que les globicéphales noirs et globicéphales tropicaux (Ottensmeyer & Whitehead, 2003). Parmi les autres populations d'orques, la structure sociale des orques de Crozet pourrait s'apparenter à celle des orques de type « transientes » du Pacifique Nord Est dans laquelle des unités maternelles permanentes composées d'une femelle adulte accompagnée de sa descendance (mâle et femelle) sont combinées avec des individus aux associations temporaires (Baird & Whitehead, 2000). La taille des unités maternelles est similaire à celle des orques « transientes » (i.e. 3-4 individus, Baird & Dill, 1996).

La dispersion des individus depuis leur unité maternelle d'origine en fonction de l'âge et du sexe, comme c'est le cas pour les orques « transientes » (les mâles peuvent quitter leur unité lorsqu'ils deviennent adultes) pourrait potentiellement expliquer ce type d'organisation sociale. Or, comme mentionné précédemment, aucun des individus nés pendant la période d'étude n'a été observé quitter son unité maternelle d'origine, le plus vieux de ces individus ayant 33 ans en 2010 (date de la dernière observation de son unité maternelle). Parmi les individus adultes, les cas de changements d'unité maternelle restent rares. Par exemple, un seul mâle adulte a été observé seul ou associé à différentes unités maternelles. Une femelle adulte a été observée passer d'une unité maternelle stable à une autre. Dans les deux cas, les individus étaient historiquement répertoriés dans des unités maternelles très stables qui ont subi des pertes importantes. En fait, en examinant de manière plus précise l'histoire de vie des individus affichant des faibles niveaux d'association, les résultats préliminaires suggèrent qu'il s'agit majoritairement d'individus dont les groupes d'origine ont présenté de forts taux de mortalité au cours de la période d'étude, en particulier pendant la période braconnage. Les changements sociaux observés dans cette population au cours des 25 dernières années pourraient être ainsi la conséquence de la trajectoire démographique de certaines unités maternelles et tout particulièrement de la surmortalité associée à la période de braconnage.

Ainsi les phénomènes de nomadisme social de certains individus pourraient différer des processus classiques de dispersion, tels que ceux décrits chez les orques « transientes ». En d'autres termes j'émet l'hypothèse que les survivants d'une période de surmortalité se retrouvant seuls ou dans des unités trop petites pour être écologiquement fonctionnelles peuvent rejoindre temporairement d'autres unités maternelles et passent régulièrement d'une unité maternelle à l'autre. Des analyses non présentées ici suggèrent aussi que ces orques isolées ou en paire s'associent à un plus grand nombre d'unités maternelles comparées aux unités maternelles composées de plus de trois individus.

Parmi les autres facteurs à prendre en compte pour expliquer ces associations uniquement temporaires, il y a le biais potentiel des observations au cours desquelles des individus sont « manqués ». Malgré la sélection des observations $C > 0$ uniquement, il se peut que les niveaux d'association soient négativement biaisés par des individus présents au cours d'une observation, et donc vivants, mais non capturés. L'effet peut être particulièrement important pour les individus observés un faible nombre de fois, le minimum étant de dix observations.

Changements dans l'organisation sociale

En considérant les données de photo-identification collectées depuis les 24 dernières années, nous avons pu mettre en évidence de manière préliminaire des changements possibles au niveau de l'organisation sociale des orques de Crozet, reflétés par des changements dans les caractéristiques sociales telles que les indices d'association moyens et maximum, le degré de grégarisme et le SLAR. Déterminer le lien entre ces changements sociaux et les changements démographiques subis par la population au cours des années 1990s représente la prochaine étape à ce travail. Ce lien peut d'abord résider dans la modification de la taille des unités maternelles, la taille de groupe étant l'un des facteurs majeurs influant sur la socialité des individus et mis en évidence chez un grand nombre de prédateurs sociaux (e.g. Seno, 2006). Guinet (2002) puis Poncelet et al., (2010) ont évoqué une diminution possible de la taille des unités maternelles au cours de cette période renforçant l'hypothèse du prélèvement simultané d'orques de différentes unités maternelles. Comme mentionné précédemment, il est peu probable que la dispersion soit responsable de cette tendance, les individus ayant disparu de leur unité maternelle d'origine n'ayant pas été observés dans d'autres unités.

J'émetts l'hypothèse que cette surmortalité pourrait avoir forcé les individus survivants à changer leur comportement social afin de maintenir une taille de groupe optimale. En effet, la diminution de la taille des unités maternelles qui s'est produite en même temps que l'augmentation de la proportion d'associés par individu et que la diminution des maximums d'indice d'association. Ceci suggérerait que les individus survivants sont passés d'un mode d'association que l'on peut qualifier d'« exclusif » (i.e. fortes associations avec peu d'individus) à un comportement social plus opportuniste (i.e. nombre d'associés plus grand, préférence pour certains individus diluée). Ceci est confirmé par la relation positive entre la taille des unités maternelles et le maximum des indices d'association entre ces unités, avec les petites unités maternelles (2 individus) affichant des associations plus lâches avec les autres unités. Chez la majorité des prédateurs sociaux, la taille de groupe a été décrite comme une variable déterminante dans l'apport énergétique des individus composant ce groupe. Une taille de groupe optimale pour laquelle cet apport est maximisé peut résulter d'un compromis (« trade off ») des facultés de détection entre le prédateur et sa proie (e.g. Pitcher et al., 1982). En théorie, une taille de groupe plus importante a l'avantage de fournir une détection des proies accrue et par conséquent d'augmenter les taux de rencontre avec ces proies. Une fois détectée, la proportion de proies capturées peut aussi être augmentée avec une taille de groupe importante, les individus étant capables de coopérer pour poursuivre une proie. A l'inverse, une taille de groupe importante peut rendre les prédateurs plus facilement détectables (e.g. Caraco & Wolf, 1975). Dans la population d'orques « transientes » du Pacifique Nord-Est qui se nourrit d'autres mammifères marins, la taille de groupe optimale avec un apport énergétique maximisé a été estimée à 3 individus pour une proie de type phoque veau marin (Baird & Dill, 1996). Quand les orques de Crozet patrouillent dans les eaux côtières de l'île de la Possession, elles se nourrissent principalement sur les éléphants de mer (Guinet, 1991b, 1992). Le risque d'être détecté par une proie de ce type peut avoir des conséquences significatives pour ces orques qui utilisent majoritairement des techniques de chasse basées sur un effet de surprise, les éléphants de mer étant capables de facilement sortir de l'eau ou de s'échapper. Guinet (1992) a montré que ces orques maximisent la discrétion acoustique pendant les phases de chasse, comme les orques « transientes » (Baird & Dill, 1995). Cependant, cet auteur a aussi montré que les orques de Crozet ont développé des techniques de chasse qui nécessitent un niveau élevé de coopération et de coordination entre les individus, les membres d'une unité maternelle ayant des rôles spécifiques pendant les captures d'éléphant de mer, ce qui met aussi en évidence l'importance de maintenir des groupes avec suffisamment d'individus.

Un autre avantage d'un groupe de grande taille est l'augmentation des probabilités de succès des attaques sur de grandes proies (ou sur des proies structurées en groupes ou bancs) par coopération (Baldrige, 1972 ; Ford et al., 2005 ; Similä et al., 1993). Cet effet a été documenté de manière significative chez les prédateurs sociaux terrestres comme les lycaons, les coyotes *Canis latrans* et les loups qui augmentent la taille de leurs proies quand ils sont dans des meutes de taille importante (e.g. Creel & Creel, 1995 ; Bowen, 1978 ; Zimen, 1976). De la même manière, les orques s'attaquant à des proies de grande taille comme les grands cétacés ou les lions de mer de Steller (Pacifique Nord-Est) le font en groupes composés de plus de 5 individus (Morton, 1990). L'augmentation de la taille des proies peut permettre à plus d'individus de se nourrir sans accroître la compétition. Les orques de Crozet ont été observées s'attaquer de manière occasionnelle à des grands cétacés tels que le petit rorqual ou la baleine franche australe en groupes composés de plusieurs unités maternelles. Il a aussi été suggéré que l'augmentation de la taille du groupe peut aussi permettre aux individus de maintenir des proies à la flottabilité négative à des profondeurs accessibles et les empêcher de couler (Guinet et al., 2000). De plus, une taille de groupe accrue peut aussi augmenter le taux de succès des attaques sur des proies qui sont difficiles à capturer, tels que les dauphins (espèce non identifiée de dauphin retrouvée dans les contenus stomacaux d'orques capturées à Crozet par la flotte baleinière russe, CBI, comm. pers.), ou de très grandes tailles telles que des baleines.

Par conséquent, la majorité des proies des orques de Crozet nécessitant plusieurs individus et leur coopération pour être capturées, l'ajustement de la taille de groupe semble constituer une des hypothèses principales quant à la réponse sociale observée suite à l'évènement brutal de déclin démographique des années 1990.

La compétition intra-spécifique peut représenter le principal facteur limitant la taille de groupe des orques de Crozet. Le partage des proies a été régulièrement observé au sein des unités maternelles bien que la capture et la consommation d'une proie telle qu'un éléphant de mer par un individu sans avertir les autres ait été observé sur 10% des évènements de prédation sur cette espèce (Guinet, 1992 ; Guinet & Bouvier, 1995). L'effet de ce type de compétition pour ce type de proie est plus probable à l'échelle des unités maternelles. Selon Guinet (1991b), les unités maternelles rencontrées autour de la Possession entre 1987 et 1990 n'ont jamais été observées partager un éléphant de mer capturé entre elles. Les prédateurs sur les grands cétacés ont été les seuls cas pendant lesquels les unités maternelles ont coopéré et

partagé. Ces observations révèlent que des unités maternelles s'associent temporairement entre elles pour chasser des proies de grande taille suggérant un ajustement dynamique de la taille du groupe de chasse selon un système de coopération-compétition entre les unités maternelles en fonction du bénéfice espéré en fonction de la taille de la proie et de sa maîtrise (Guinet 1991a).

Au-delà du nombre d'individus prélevés dans les différentes unités maternelles, le rôle social et l'importance de ces individus au sein de leurs unités peuvent aussi avoir un effet significatif sur la réponse des survivants. Par exemple, Williams & Lusseau (2006) ont montré que les jeunes femelles de la population d'orques « résidentes » du Pacifique Nord-Est ont un rôle déterminant dans le maintien de la cohésion du réseau social entre les différents groupes sociaux, à l'échelle de la population. De la même manière, la mort des vieilles femelles dans les unités maternelles peut engendrer des changements sociaux importants et avoir des conséquences sur la survie du reste de l'unité. Guinet (1992) a mis en évidence l'importance d'individus spécifiques tels que les femelles expérimentées dans l'apprentissage de techniques de chasse élaborées telles que l'échouage volontaire. Alors que cette technique a été régulièrement observée entre 1987 et 1990, elle a été de moins en moins utilisée au cours du reste de la période d'étude, et n'est aujourd'hui que rarement observée. La disparition d'individus spécialistes de cette technique a probablement un effet sur la transmission verticale de ce comportement aux générations suivantes. Par conséquent, on doit craindre une inquiétude supplémentaire quant aux conséquences de la surmortalité et des changements sociaux des orques de Crozet et la perte progressive de traits culturels uniques. L'importance du rôle social des individus, qui apparaît être en relation avec l'âge et le sexe, ainsi que la caractérisation des individus clés, doit être déterminé et intégré aux futures études de conservation.

CHAPITRE VI

VARIATIONS COMPORTEMENTALES INTRA-POPULATIONNELLES : INFLUENCE SUR L'ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE



Tixier, P., Gasco, N. & Guinet, C. Social organization and inter-pod behavioural variations of the Crozet killer whales: influence of horizontal culture.
A re-soumettre (Annexe B2)

Tixier, P., Gasco, N., Mendez Fernandez., P., Cherel., Y. & Guinet, C. Diet variations between killer whale matriline : influence of artificial toothfish intake from fisheries.
En préparation

A. Introduction

Des variations d'écologie alimentaire ont été documentées aux échelles intra- et inter-populationnelles chez de nombreuses espèces différentes, notamment chez les mammifères, les oiseaux et les arthropodes (Rausher, 1984 ; Wauters et al., 1992 ; Clark & Yoshimura, 1993). Dans la plupart des populations généralistes, les individus répondent de différentes manières à l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'habitat et de la disponibilité en ressource. Chez les espèces sociales, les variations d'écologie alimentaire sont parfois observées à l'échelle de l'unité sociale au sein d'une même population, les individus d'une même unité partageant généralement le même type de comportement alimentaire sur le même type de ressource. Les mécanismes sous jacents à ces variations intra-populationnelles, qu'elles soient observées entre les individus ou entre les unités sociale peuvent combiner des facteurs génétiques, écologiques et sociaux. Les variations génétiques peuvent influencer les capacités physiologiques et la plasticité phénotypique des individus. L'hétérogénéité spatio-temporelle de l'environnement qui prend en compte les variations de distribution et de disponibilité en ressource vont déterminer les stratégies alimentaires développées par les individus ou les unités sociales pour exploiter ces ressources.

L'importance du troisième facteur, le facteur social, a récemment été traitée dans de nombreuses études à l'échelle de l'individu et à l'échelle de l'unité chez les espèces à haut niveau de socialité comme les primates non-humains et les cétacés (McGrew, 1998 ; Whiten et al., 1999 ; Whitehead et al., 2004 ; Rendell & Whitehead, 2001). Un processus clé influençant le comportement alimentaire des individus recrutés apparaît être l'apprentissage social ou la transmission verticale d'une culture non-humaine. Combinée au second processus de transmission sociale, la transmission horizontale ou intra-générationnelle, beaucoup moins étudiée que la transmission verticale, ces deux aspects de la culture semblent avoir une influence significative sur les variations comportementales observées au sein des populations de ces espèces (Mundinger, 1980; Whiten & van Schaik, 2007). Contrairement à la plupart des espèces sociales terrestres pour lesquelles l'outil expérimental fournit des données robustes sur les facteurs sociaux influençant la diversité de stratégies alimentaires, ces processus demeurent difficiles à étudier pour les espèces marines sauvages. Etudier ces mécanismes devient encore plus difficile quand un changement de l'environnement lié à une activité humaine modifie des paramètres clés tels que la disponibilité en ressource.

Les pêcheries commerciales représentent un changement majeur subi par la plupart des écosystèmes marins au cours des 60 dernières années. Leur principal impact sur un grand nombre d'espèces a été de limiter certaines ressources par un prélèvement important. À l'inverse, un autre de leurs effets a été de fournir une source de nourriture supplémentaire et artificielle à certaines espèces de prédateurs marins (e.g. déprédation sur le matériel de pêche, rejet de prises accessoires et restes de poisson). L'apparition des pêcheries dans une zone peut déclencher l'apparition de variations comportementales intra-populationnelles. C'est le cas par exemple de la population de grands dauphins de la baie de Moreton dont les différentes unités sociales apparaissent interagir avec les chalutiers à des niveaux significativement différents (Chilvers et al., 2001).

Au-delà des observations, ce type de variations d'écologie alimentaire peut difficilement être mis en évidence par des méthodes directes telles que l'analyse des contenus stomacaux des individus ou le suivi continu des événements de prise alimentaire. Un moyen indirect d'étudier le régime alimentaire est l'analyse des signatures isotopiques (Carbone et Azote) de tissus prélevés sur les individus. Le ratio des isotopes du Carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) donne une information sur la latitude des zones d'alimentation et pour les organismes se nourrissant en milieu marin sur les préférences de proies benthiques/côtière ou pélagiques. Par exemple, l'enrichissement du ^{13}C suit un gradient négatif des basses latitudes vers les hautes latitudes, reflété par les mêmes variations du $\delta^{13}\text{C}$ chez les prédateurs supérieurs marins. De la même manière, pour une même latitude, les prédateurs se nourrissant en zone benthique auront un $\delta^{13}\text{C}$ supérieur à ceux de prédateurs se nourrissant sur des proies pélagiques. Le ratio des isotopes de l'Azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) fournit les informations relatives à la position de l'organisme/population/espèce dans le réseau trophique. En effet, le $\delta^{15}\text{N}$ d'un prédateur est généralement significativement supérieur à celui des proies composant majoritairement son régime alimentaire. Par exemple, le taux d'enrichissement entre un mammifère marin et une proie de type poisson a été estimé à 2,4 ‰ (Hobson et al., 1996; Caut et al., 2011). C'est par l'analyse des signatures isotopiques que des études ont pu mettre en évidence des variations d'écologie alimentaire intra-populationnelles chez des prédateurs supérieurs tels que les oiseaux marins et mammifères marins. Par exemple De Stephanis et al. (2008b) ont montré que certains groupes sociaux de globicéphales noirs du détroit de Gibraltar ont des signatures isotopiques liées à une alimentation sur des proies benthiques et d'autres groupes sociaux des signatures liées à une alimentation sur des proies pélagiques.

Comme les grands dauphins et les globicéphales noirs, l'orque est un prédateur supérieur social qui exhibe un large spectre de comportements de chasse y compris la déprédation, avec des variations importantes d'écologies alimentaires soumises à des mécanismes de transmission de culture non-humaine (Leatherwood & Dalheim, 1978; Guinet 1992; Whitehead, 1999; Rendell & Whitehead, 2001; Yurk et al., 2002). Alors que ces variations ont largement été documentées à l'échelle inter-populationnelle avec la description des différents écotypes allopatriques ou sympatriques dans le Pacifique Nord Est, en Antarctique et dans l'Atlantique Nord (Bigg et al., 1987 ; Baird and Stacey, 1988 ; Ford et al., 1998 ; Hoelzel et al. 1998 ; Baird, 2000 ; Baird & Whitehead, 2000) de telles variations à l'échelle intra-populationnelle restent très peu étudiées (Baird & Dill, 1995). La plupart des auteurs se sont intéressés à l'effet de l'âge et du sexe sur ces variations (Guinet, 1991b ; Jefferson et al. 1991) mais les différences de préférences alimentaires, de distribution et de saisonnalité qui peuvent se produire entre les unités sociales ont été faiblement examinées (Baird & Dill, 1995 ; Hauser et al., 2007).

Les premiers résultats suggérant des variations de comportement au sein de la population d'orques des îles Crozet ont été produits à la fin des années 1980 avec une utilisation différente des côtes de l'île de la Possession entre les unités maternelles (Guinet, 1992). En effet, alors que la majorité des données ont montré des différences en termes de technique de chasse sur une même proie (e.g. échouage volontaire, recherche le long des platiers rocheux ou en pleine eau pour la capture d'éléphants de mer), des éléments d'observation tendaient à suggérer aussi la présence de variations en termes de préférences alimentaire au sein du spectre total de proies disponibles et potentiellement capturables (i.e. éléphants de mer, manchots et poissons côtiers). Ce type de variation a été confirmé avec l'arrivée des pêcheries en 1994. Certaines unités ont commencé à interagir avec les palangriers dès le début alors que d'autres unités n'ont jamais acquis ce comportement de déprédation et sont encore aujourd'hui uniquement observées depuis les côtes de la Possession (Roche et al., 2007; Tixier et al., 2010a). Le suivi rigoureux de cette population par photo-identification a permis de définir avec précision un nombre conséquent d'unités maternelles (n=25) et avec une recapture régulière au cours de la période 2003-2011 (cf Chapitre V). Avec des estimations de 116 t de légine prélevées par an sur les palangriers par seulement une partie des unités maternelles, on peut s'attendre à ce que de telles variations comportementales et de déprédation se traduisent dans la signature isotopique des unités maternelles, la signature de la légine étant significativement différente de celles de proies communes telles que les

manchots ou les éléphants de mer. Combiné au caractère généraliste de ces orques et à leur implication dans une activité humaine qu'est la pêche, ce suivi offre une situation unique quant à l'étude des variations d'écologie alimentaire intra-populationnelles en relation avec l'organisation sociale.

Le premier objectif de ce chapitre est donc de caractériser les variations comportementales entre les unités maternelles au travers des taux de rencontre depuis les palangriers et depuis les côtes de la Possession, ainsi que de la saisonnalité et de la distribution.

Le deuxième objectif est d'évaluer les conséquences de ces variations comportementales sur l'écologie alimentaire des groupes en utilisant les isotopes du carbone et de l'azote comme traceurs trophiques, avec en particulier l'effet de l'apport artificiel de nourriture provenant de la déprédation.

B. Méthodes

Variations comportementales entre unités maternelles

En utilisant les observations $C > 0$ réalisées depuis les côtes de la Possession et depuis les palangriers, j'ai calculé un taux de rencontre pour chaque unité à différentes échelles temporelles (année et mois). Le taux de rencontre (ou fréquence d'observations) se définit comme le ratio entre le nombre d'observations dans lesquelles une unité donnée est identifiée et le nombre total d'observations $C > 0$ avec minimum une unité identifiée. Nous l'avons calculé séparément pour les observations faites depuis la Possession et depuis les palangriers. La valeur obtenue pour ces derniers est équivalente au taux d'interaction avec les pêcheries par unité maternelle car une observation correspond à une palangre avec laquelle les individus interagissent.

Pour détecter la présence de différences significative entre les unités maternelles, nous avons dans un premier temps modélisé les taux de rencontre depuis les palangriers (*encounterlong*) et depuis la Possession (*encounterposs*) calculés à l'échelle de l'année ($n=9$ années de 2003 à 2011). Le taux de rencontre étant compris dans l'intervalle $[0,1]$, le modèle choisi considère la

distribution de la variable de réponse comme une distribution Beta. Ce type de modèle est particulièrement utilisé pour les variables de type taux et proportion (Neto & Zeileis, 2010). La fonction `Betareg` (Zeileis et al., 2010) dans R (R Development Core Team 2010) a donc été appliquée pour tester l'effet de l'unité maternelle (*mat*), l'effet de l'année (*year*), des deux variables combinées de manière additive (*mat + year*) ou en interaction (*mat * year*).

Dans un deuxième temps nous avons modélisé les taux de rencontre calculés par mois pour chaque unité maternelle sur l'ensemble de la période 2003-2011, depuis les palangriers et depuis la Possession. De la même manière, l'effet du mois (*month*) et de l'unité maternelle (*mat*) ont été testés séparément ou combinés.

La sélection de modèles a été effectuée par comparaison des Critères d'Information Akaike (AIC ; Burnham & Anderson, 2004), notamment par rapport au modèle constant. Notre objectif étant de déterminer l'influence de l'appartenance à une unité maternelle, ainsi qu'une tendance temporelle interannuelle et une saisonnalité des taux de rencontre, seul le meilleur modèle a été retenu. Lorsque deux modèles avaient un $\Delta AIC < 2$, le modèle le plus parcimonieux a été sélectionné.

Les taux de rencontre depuis la Possession et depuis les palangriers par unité maternelle ont été représentés graphiquement en moyenne \pm SE.

Différences de signatures isotopiques entre les unités maternelles

Les échantillons de peau d'orques issus de biopsies (n=16) et d'échouages (n=2) ont été analysés. 9 biopsies ont été réalisées en février 2011 depuis un palangrier dans la ZEE de l'archipel de Crozet, les 7 restantes ont été effectuées depuis les côtes est de l'île de la Possession en Novembre et Décembre 2011. Les 2 échouages ont aussi eu lieu sur la côte est de l'île de la Possession en Janvier et Aout 2006. Ces 18 échantillons représentent 2 mâles adultes, 1 mâle sub-adulte, 12 femelles adultes et 3 juvéniles. 17 de ces individus ont pu être identifiés et appartiennent à 6 unités maternelles : C018 (n=4), C012 (n=2), C121 (n=3), C138 (n=2), C068 (n=5) et C041 (n=1). Ces échantillons ont tous été stockés dans de l'éthanol à 70° et conservés à une température de -20°C jusqu'à leur analyse.

Pour comparer les signatures obtenues pour les orques de Crozet avec celles de leurs proies potentielles, nous avons d'une part analysé des échantillons de muscle collectés sur des spécimens de 6 espèces capturés sur les palangres dans la ZEE de Crozet entre 2005 et 2011.

Parmi ces 6 espèces il y a l'espèce cible, la légine australe *Dissostichus eleginoides* (n=30) et 5 prises accessoires : le grenadier *Macrourus carinatus* (n=10), l'antimora *Antimora rostrata* (n=10), le requin taupe *Lamna nasus* (n=2), le requin dormeur *Somniosus antarcticus* (n=3) et la raie épineuse *Raja taaf* (n=10). 3 échantillons de peau de cachalot collectés par biopsie depuis un palangrier dans la ZEE de Crozet en Février 2011 ont aussi été analysés. Nous avons combiné les valeurs ainsi obtenues à des valeurs trouvées dans la littérature pour 3 autres espèces que sont le manchot royal *Aptenodytes patagonicus*, l'éléphant de mer *Mirounga leonina* et l'otarie à fourrure Antarctique *Arctocephalus gazella* (Cherel & Hobson, 2007). Cependant, nous nous sommes concentrés sur 3 espèces que les observations faites depuis les côtes ou depuis les palangriers confirment parmi des proies et connues comme faisant partie intégrante du régime alimentaire, naturel ou artificiel, des orques échantillonnées à savoir l'éléphant de mer, le manchot royal et la légine australe.

Les échantillons de muscle et de peau analysés ont tous été soumis au même protocole. Ils ont d'abord été séchés et broyés en poudre. Le processus de délipidation (extraction des lipides) qui peuvent altérer le $\delta^{13}\text{C}$ (De Niro & Epstein, 1978) a été effectuée par du cyclohexane. Environ 100 mg de poudre par échantillon ont été agités avec 4ml de cyclohexane pendant 1 heure. L'échantillon a été passé à la centrifugeuse (5min à 4000g) et le surnageant contenant les lipides a été enlevé. L'échantillon a ensuite été séché à 45°C pendant 48 heures et la poudre restante délipidée a été pesée pour analyse isotopique dans un spectromètre de masse (Finnigan Matt Delta Plus) combiné à un analyseur élémentaire (Carlo Erba CHNSO 1108).

Les résultats sont présentés avec la notation communément utilisée δ et associée au PDB belemnite et N_2 atmosphérique (air) pour $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ respectivement. La réplication de mesures standards de laboratoire interne indique des erreurs de mesures de 0,1 ‰ et $\pm 0,3$ ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ respectivement. Les valeurs présentées à partir de $n = 2$ sont des moyennes \pm SD.

A ce stade préliminaire de l'étude et pour répondre en priorité à l'objectif décrit plus haut, nous avons concentrés l'analyses statistique sur les comparaisons de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ entre les unités maternelles. Pour cela, étant donné le faible nombre de données par unité maternelle, nous avons appliqué des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis, 1952).

Les signatures ont ensuite été mises en relation avec le taux d'interaction des unités maternelles avec les pêcheries pour illustrer le possible effet de l'apport en légine sur les

signatures. Compte tenu du faible nombre d'échantillon ces informations et les résultats qui en résultent doivent être considérées comme préliminaires et par conséquent avec prudence.

C. Résultats

Variations des taux de rencontre

Les taux de rencontre des 25 unités maternelles depuis les côtes de la Possession et depuis les palangriers ont été calculés en utilisant 562 observations C>0 réalisées entre 2003 et 2011 (Tableau 10). 82% de ces unités ont été observées tous les ans sur l'ensemble de la période.

Matrilines	Total number of individuals	Number of encounters C>0	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	Mean Encounter Rates ± SE	
												Longliners	Possession
C002	5	78	4	2	14	2	4	5	16	19	12	0.13 ± 0.03	0.09 ± 0.03
C010	2	68	3	4	5	7	6	13	30	0	0	0.14 ± 0.05	0.1 ± 0.02
C012	5	114	0	2	6	5	13	0	27	22	39	0.25 ± 0.04	0.02 ± 0.01
C013	4	56	5	1	2	1	9	3	20	4	11	0.11 ± 0.03	0
C016	7	116	3	2	14	6	17	14	30	22	8	0.22 ± 0.05	0.01 ± 0.009
C018	4	176	4	6	20	7	14	17	38	29	41	0.35 ± 0.07	0.04 ± 0.02
C021	3	26	0	0	13	3	4	6	0	0	0	0.10 ± 0.04	0
C022	3	95	0	0	4	8	6	9	25	8	35	0.07 ± 0.03	0.07 ± 0.03
C024	5	99	5	4	3	6	5	10	37	19	10	0.09 ± 0.03	0.19 ± 0.05
C025	5	69	0	2	3	3	4	3	34	17	3	0.15 ± 0.03	0
C027	3	63	0	0	10	4	9	3	23	12	2	0.14 ± 0.04	0
C035	4	75	9	2	3	15	17	12	7	8	2	0	0;37 ± 0.08
C063	2	93	2	1	6	2	7	4	23	18	30	0.08 ± 0.03	0.05 ± 0.03
C068	4	71	8	4	4	5	14	1	8	12	15	0	0.27 ± 0.05
C081	3	71	4	1	1	4	4	7	30	14	6	0.08 ± 0.02	0
C099	6	11	4	0	0	0	0	7	0	0	0	0.05 ± 0.03	0
C101	3	13	5	0	0	0	0	8	0	0	0	0.06 ± 0.04	0
C111	3	42	1	0	0	2	8	1	15	8	7	0.08 ± 0.03	0
C121	4	75	14	5	1	2	1	0	8	9	35	0.16 ± 0.08	0.03 ± 0.02
C138	6	60	0	0	6	0	0	0	12	20	28	0.04 ± 0.03	0
C139	4	55	0	0	0	4	9	6	17	8	9	0.11 ± 0.03	0
C147	5	16	1	0	2	0	2	4	8	0	2	0.03 ± 0.01	0
C165	6	22	0	0	0	0	0	0	5	7	10	0.02 ± 0.01	0
C167	2	20	0	0	0	1	0	1	7	6	5	0.03 ± 0.01	0
C194	8	13	0	0	0	0	0	0	2	5	6	0.01 ± 0.008	0

Tableau 10. Nombre d'individus total composants les 25 unités maternelles et leur nombre d'observations par année entre 2003 et 2011. Les taux de rencontres moyens depuis les palangriers et/ou depuis l'Ile de la Possession sont indiqués

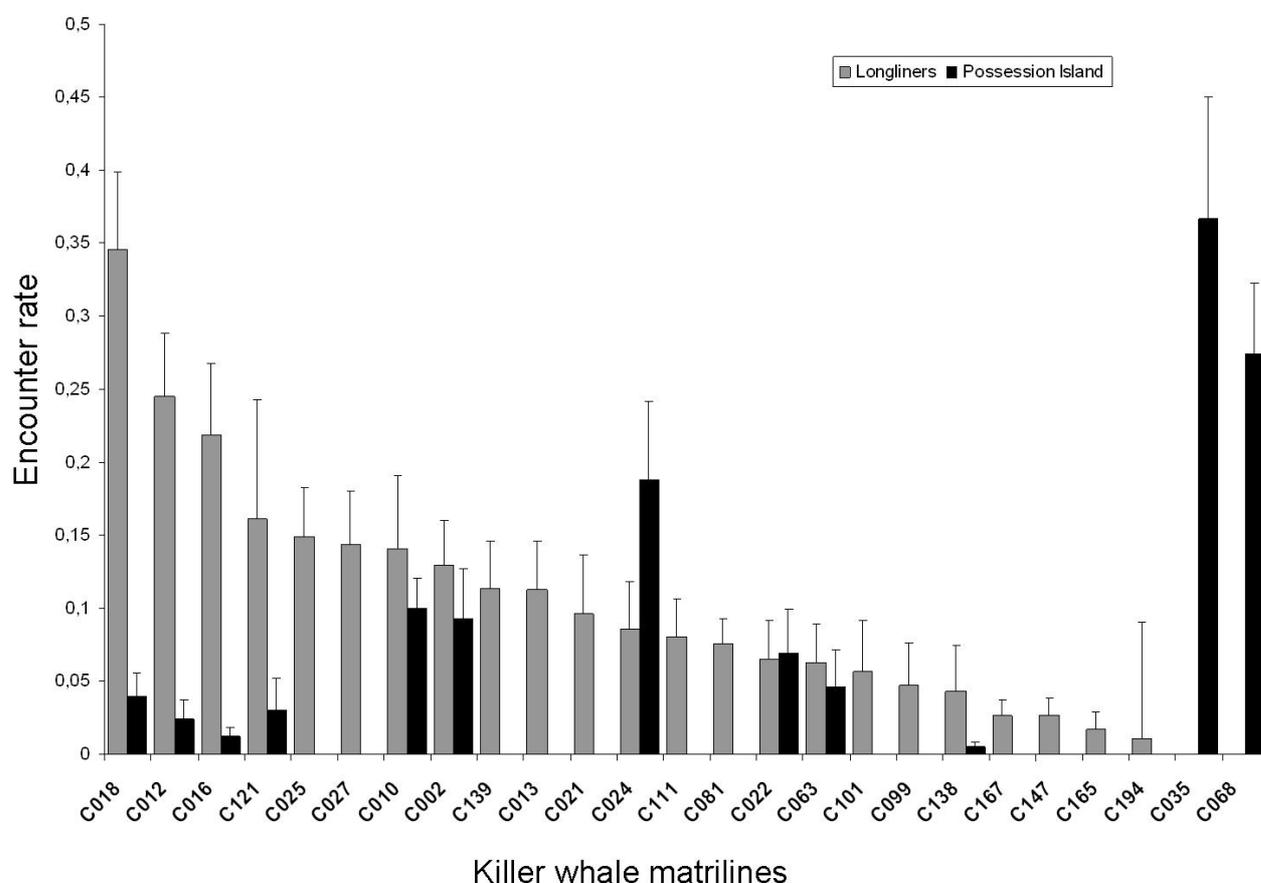


Figure 30. Variations des taux de rencontre moyens entre les unités maternelles depuis les côtes de l'île de la Possession (noir) et depuis les palangriers (=taux d'interaction, gris) calculés entre 2003 et 2011. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard.

A l'échelle de l'année, le meilleur modèle expliquant les taux de rencontre depuis la Possession et depuis les palangriers est celui intégrant uniquement l'effet de l'unité maternelle ($AIC = -1976,1$ et $-1630,1$ respectivement, tableau 11). Ceci suggère d'une part des différences significatives des taux de rencontre selon les unités et d'autre part l'absence de variations importantes entre les années et de tendance sur l'ensemble de la période.

Sur la période d'étude, les taux moyen de rencontre depuis les palangriers (taux d'interaction avec les pêcheries) varient de 0 (unités C035 et C068) à un maximum de $0,34 \pm 0,05$ (C018). Cependant certaines années ces taux d'interaction peuvent atteindre jusqu'à 0,58. Les taux de rencontre moyens depuis la Possession varient de 0 (unités C025, C027, C013, C139, C021, C111, C081, C099, C167, C147, C165 et C194) à un maximum de $0,36 \pm 0,08$ (unité C035). Au total, 2 unités sont uniquement rencontrées depuis les côtes de la Possession, 13 le sont uniquement depuis les palangriers et 10 sont rencontrées depuis les deux plateformes

d'observation. Parmi l'ensemble des unités qui ont été observées au moins une fois depuis les palangriers et totalisant 101 individus, nous avons calculé que 26 individus appartenant à 7 unités représentent 70,3% de toutes les observations depuis cette plateforme. A l'inverse, les unités C035 et C068 représentent à elles deux 82% des observations faites depuis la Possession entre 2003 et 2011.

Year		
Betareg Models	df	AIC
<i>Possession</i>		
Enc.rate ~ 1 1	2	-1939.2
Enc.rate ~ 1 1 + mat	28	-1976.1
Enc.rate ~ 1 1 + year	9	-1932.9
Enc.rate ~ 1 1 + mat + year	35	-1963.3
Enc.rate ~ 1 1 + mat * year	35	-1959.3
<i>Longliners</i>		
Enc.rate ~ 1 1	2	-1595.3
Enc.rate ~ 1 1 + mat	28	-1630.1
Enc.rate ~ 1 1 + year	9	-1612.6
Enc.rate ~ 1 1 + mat + year	35	-1621.3
Enc.rate ~ 1 1 + mat * year	35	-1612.1
Month		
Betareg Models	df	AIC
<i>Possession</i>		
Enc.rate ~ 1 1	2	-1492.5
Enc.rate ~ 1 1 + mat	28	-1476.7
Enc.rate ~ 1 1 + month	12	-1492.2
Enc.rate ~ 1 1 + mat + month	38	-1492.4
Enc.rate ~ 1 1 + mat * month	38	-1456.7
<i>Longliners</i>		
Enc.rate ~ 1 1	2	-780.4
Enc.rate ~ 1 1 + mat	28	-794.8
Enc.rate ~ 1 1 + month	12	-786.4
Enc.rate ~ 1 1 + mat + month	38	-806.8
Enc.rate ~ 1 1 + mat * month	38	-799.7

Tableau 11. Résultats des modèles prédisant les taux de rencontre des orques (*Enc.rate*) des orques depuis les côtes de l'île de la Possession et depuis les palangriers. Les variables testées sont l'année (*year*), le mois (*month*) et l'identité des unités maternelles (*mat*) par des modèles généralisés de type Betareg pour des variables de réponse de type proportion (Zeileis et al., 2010). Le modèle le plus parcimonieux a été sélectionné par AIC.

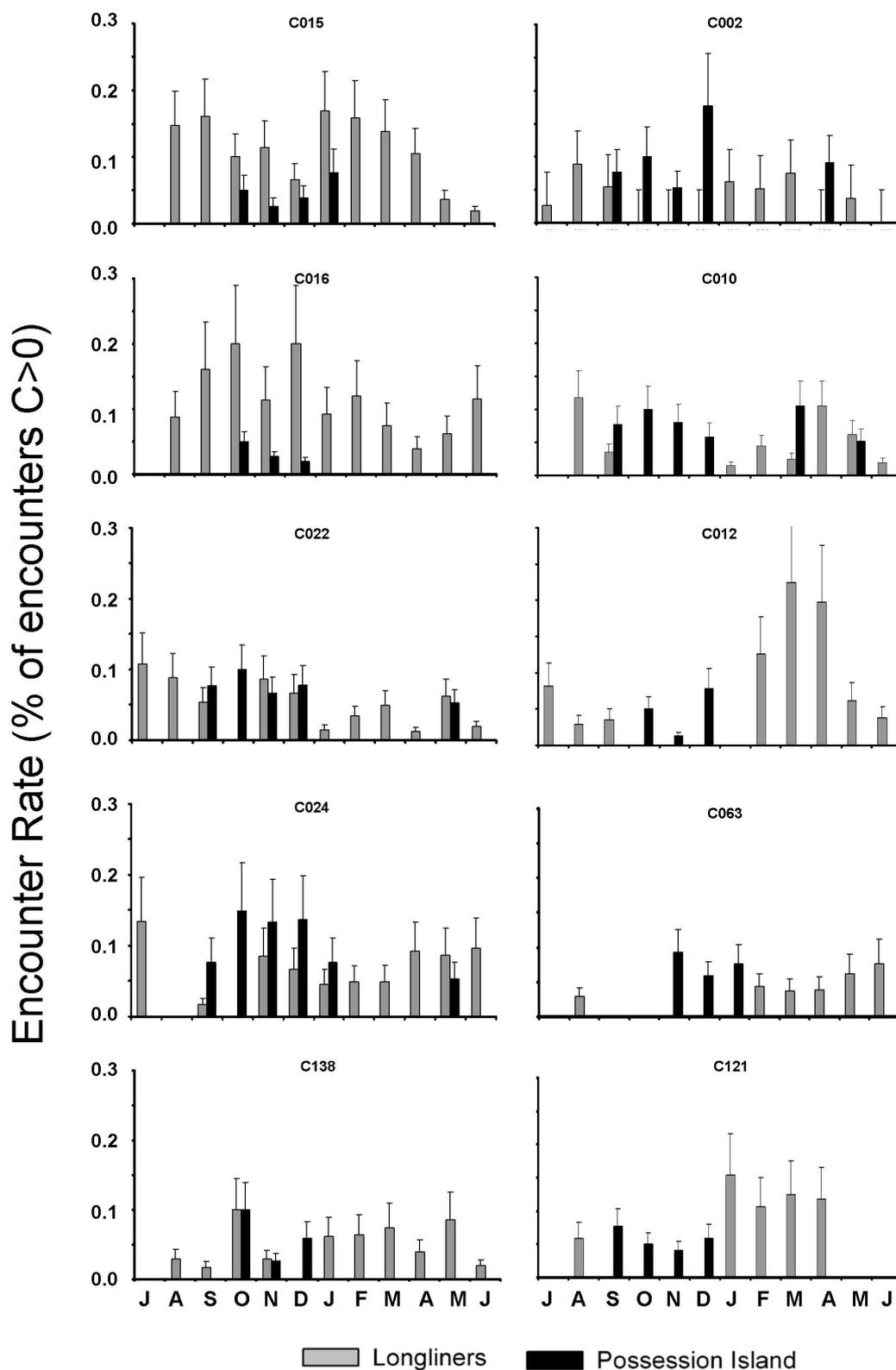


Figure 31. Exemple de variations saisonnières des taux de rencontre entre les unités maternelles observées depuis les côtes de l’île de la Possession et depuis les palangriers. Les valeurs sont des moyennes calculées entre 2003 et 2011

A l'échelle intra-annuelle, le meilleur modèle expliquant les variations des taux de rencontre est celui intégrant l'effet additif de l'unité maternelle et du mois (*mat + year*). Ceci suggère d'abord des différences significatives de taux de rencontre entre les unités maternelles, la présence d'une saisonnalité dans ces taux de rencontre, ainsi que des différences dans cette saisonnalité entre les unités maternelles. (AIC = -1 492,4 pour la Possession et AIC = -806,8 pour les palangriers, tableau 11).

Si l'on s'intéresse en particulier aux unités maternelles caractérisées par des observations depuis la Possession mais aussi depuis les palangriers, (figure 31), on observe en particulier une diminution des taux de rencontre depuis les palangriers entre Octobre et Décembre pour 6 d'entre elles (C018, C002, C010, C012, C063, C121) (Figure 31). En revanche, les unités C018, C016, C025 et C027 semblent n'afficher aucune saisonnalité dans leurs interactions avec les pêcheries, avec des hauts niveaux toute l'année. En ce qui concerne les observations faites depuis la Possession, les unités C002, C010, C012, C022, C024, C063, C018, C016 et C121 sont observées à des niveaux significativement supérieurs entre Octobre et Décembre (figure 31). En revanche, les unités C035 et C068, qui peuvent être observées toute l'année depuis l'île de la Possession, n'affichent aucune saisonnalité significative.

Variations des signatures isotopiques.

Les signatures moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des différentes espèces échantillonnées dans les eaux de Crozet sont présentées sur la figure 32. Les orques ont des signatures moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ et en $\delta^{15}\text{N}$ de $-19,2 \pm 1,0$ et $13,6 \pm 0,4$ respectivement. En considérant un facteur d'enrichissement de 2,4 ‰ entre l'épiderme d'orque et le muscle des proies potentielles les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ du manchot royal et de l'éléphant de mer peuvent correspondre à des proies composant une large partie du régime alimentaire de ces orques. A l'inverse, la légine australe a une signature moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ de $14,6 \pm 0,8$, c'est-à-dire supérieure à celle des orques.

Malgré le faible nombre de données, des différences moyennement significatives de signature entre certaines unités maternelles ont pu être mises en évidence au niveau du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (Kruskal-Wallis, $H = 13,3$ et $H = 7,4$ respectivement, $0,01 < p < 0,05$) (Figure 33 et Tableau 12).

De manière spécifique, les tests de comparaison de moyenne par paire ont révélé des différences de $\delta^{13}\text{C}$ entre les unités C012/C018, C068/C138 et C121, et des différences de $\delta^{15}\text{N}$ entre C012/C018/C121 et C068/C138 (Tableau 12). La figure 34 met en relation de manière préliminaire les signatures isotopiques des unités maternelles avec leur taux d'interaction avec les pêcheries. Malgré le faible nombre d'échantillons qui ne permet pas d'approfondir l'étude statistique de cette relation, les premières tendances suggèrent des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées et des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ plus négatives pour les unités interagissant à des hauts niveaux avec les palangres.

	Matrilines	n	Mean \pm SD	Interaction rate	Test & characteristics	Groups
$\delta^{13}\text{C}$	C012	2	-19.2 \pm 0.1	0.25	KW + MPC tests (Holms's) X ² = 13.3, df= 5 p = 0.02	a
	C018	4	-19.5 \pm 0	0.35		a
	C041	1	-18.8	0		-
	C068	5	-18.9 \pm 0	0		b
	C121	3	-18.3 \pm 0.3	0.16		c
	C138	2	-18.6 \pm 0.3	0.04		b
$\delta^{15}\text{N}$	C012	2	13.9 \pm 0.3	0.25	KW + MPC tests (Holms's) X ² = 7.4, df= 5 p = 0.04	a
	C018	4	13.7 \pm 0.1	0.35		a
	C041	1	13.4	0		-
	C068	5	13.4 \pm 0.2	0		b
	C121	3	13.9 \pm 0.2	0.16		a
	C138	2	13.5 \pm 0.1	0.04		b

Tableau 12. Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) (moyennes \pm SD) des unités maternelles échantillonnées en 2011 depuis les palangriers et depuis les côtes dans les eaux de Crozet. Les groupes avec la même lettre indiquent que les signatures isotopiques ne sont pas significativement différentes (Comparaison multiple par paire [MCP] dans le cas de Kruskal Wallis), n est le nombre d'échantillons par unités maternelles. Le taux d'interaction des unités maternelles calculé sur 2003-2011 est aussi présenté.

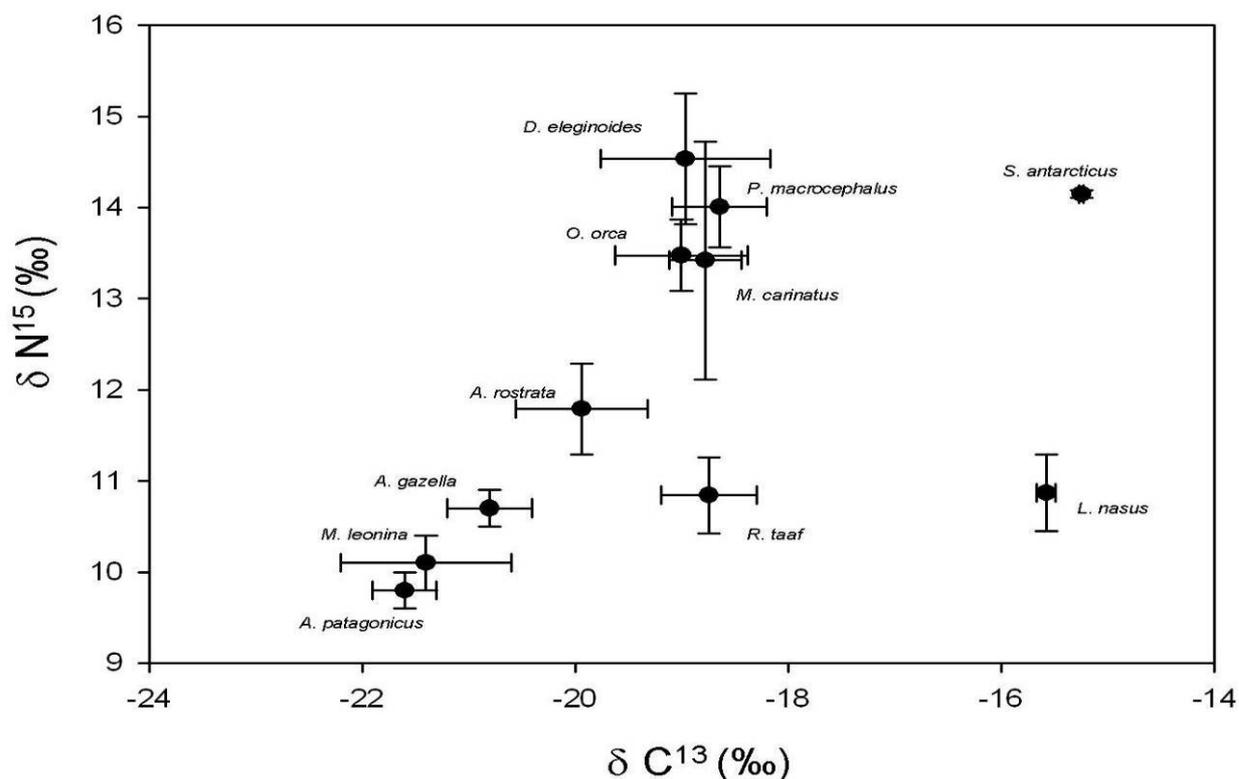


Figure 32. Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) (moyennes \pm SD) des orques de Crozet ainsi que des différentes espèces marines faisant partie de leur régime alimentaire ou susceptibles d'en faire partie. Les signatures des orques et des cachalots sont issues d'échantillons de peau, celles des poissons, raies et requins sont issues d'échantillons de muscle et celles des pinnipèdes et manchot sont issues d'échantillons de sang.

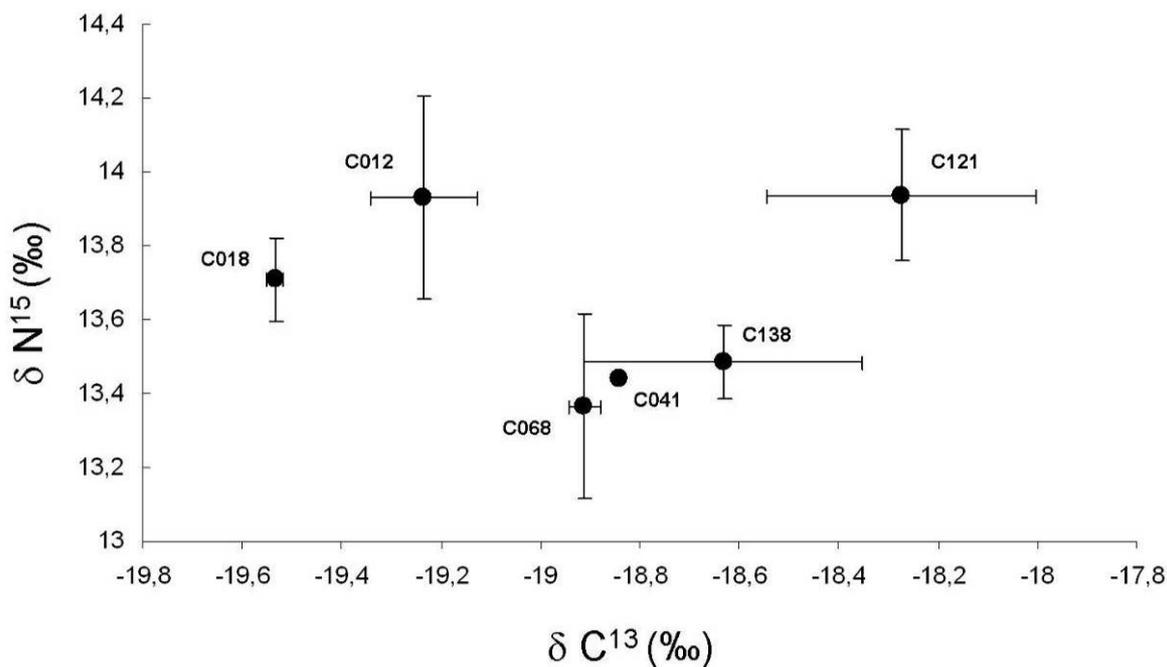


Figure 33. Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) (moyennes \pm SD) de 6 unités maternelles d'orques de Crozet.

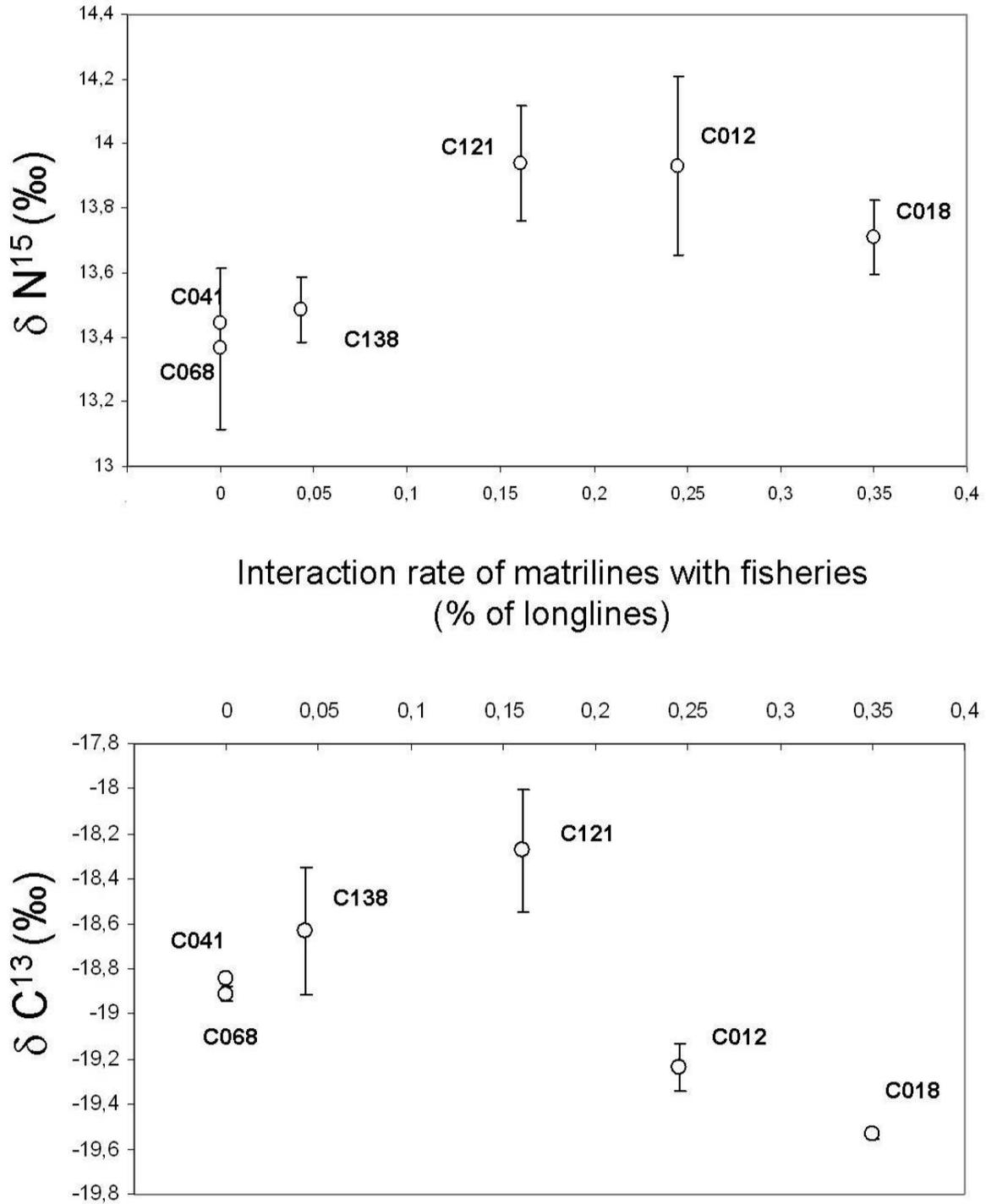


Figure 34. Effet du taux d'interaction des unités maternelles avec les pêcheries sur les signatures de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$).

D. Discussion

Les différentes unités maternelles de la population d'orques de Crozet s'associent de manière plus ou moins occasionnelle. Cependant, nous montrons ici qu'il existe des variations comportementales claires entre ces unités. Ces variations se traduisent par des différences d'occurrence, de saisonnalité et de distribution. L'utilisation des isotopes comme marqueurs trophiques suggère que ces variations comportementales se retrouvent au niveau de l'écologie alimentaire des unités échantillonnées.

Variations comportementales

Les taux d'interaction avec les pêcheries, calculés avec un effort de photo-identification conséquent sur une large superficie autour de l'archipel, témoignent en particulier de grandes variations entre des unités maternelles qui interagissent toute l'année avec les palangriers à des hauts niveaux (exemple de C016 et C018) et des unités qui n'ont jamais été observées depuis les palangriers et qui sont vues pratiquement tous les mois de l'année depuis l'île de la Possession (unités C035 et C068). Il a été découvert que les unités qui interagissent fortement avec les pêcheries (taux d'interaction $>0,15$, $n = 4$) étaient responsables de la majorité des pertes en légine ($>80\%$) et sont capables de rechercher activement puis de suivre les navires sur de grandes distances (Tixier et al., 2010a). La question est de savoir si ces variations d'aire d'interaction sont purement artificielles (i.e. liées à la motivation de la déprédation, recherche et suivi des navires) ou si elles correspondent à des variations naturelles de distribution préexistantes aux opérations de pêche ou s'il s'agit d'une combinaison des deux. Un élément de réponse à cette question provient des observations de deux unités (C012 et C025) qui ont déjà été observées à plusieurs reprises depuis les côtes de l'île Marion ($n = 6$) mais aussi au large de Kerguelen ($n = 2$ en interaction avec un palangrier) sans aucun signe suggérant le suivi actif d'un navire depuis les eaux de Crozet, les deux zones étant séparées par plus de 2 500 km (Reisinger, Tixier & Guinet, comm. pers.). Ces observations ont été réalisées au cours d'années pendant lesquelles ces unités ont aussi été observées dans les eaux de Crozet, suggérant des allers-retours rapides entre les différentes zones.

Variations des signatures isotopiques

Ces variations peuvent aussi être le résultat de stratégies et de préférences alimentaires naturelles différentes face à un environnement hétérogène. Les variations de signatures isotopiques permettent d'approfondir cet aspect, même si le faible nombre de données restreint la portée des résultats qui doivent être considérés avec prudence. Les unités à fort taux d'interaction affichent d'abord des signatures plus appauvries en $\delta^{13}\text{C}$, ce qui peut suggérer une préférence pour des proies plus océanique et donc participer à l'explication des distributions plus vastes, le gradient latitudinal restant peu probable à ce stade. Dans un deuxième temps, les unités à fort taux d'interaction ont des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que les unités n'interagissant pas ou peu avec les pêcheries. En effet, même si la légine n'apparaît pas constituer une composante naturelle essentielle au régime alimentaire des orques de Crozet, son apport artificiel et significatif fourni par les palangriers, combiné à sa signature en $\delta^{15}\text{N}$ élevée ($\delta^{15}\text{N} > 14$), semble modifier positivement la signature de ces unités par comparaison avec les orques qui n'interagissent pas ou peu. Il peut aussi s'agir de préférences alimentaires sur des proies naturelles ayant des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que les proies principales des unités aux taux d'interaction faibles ou nuls. Par exemple la consommation de delphinidés pélagiques tels que les dauphins crucigère (*Lagenorhynchus cruciger*), les globicéphales noirs qui sont observés dans la zone d'étude (Davies, 1960 ; De Bruyn et al., 2006) et/ou éventuellement la consommation de thonidés en milieu subantarctique-subtropical peuvent créer de telles variations de signature isotopiques. Les grandes baleines sont des candidats peu probables car elles présentent des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ appauvries par rapport aux éléphants de mer et manchot royaux.

En effet, malgré la période de turn-over de la peau (i.e. le temps nécessaire à des changements significatifs de signature si l'animal a modifié son régime alimentaire) qui est de deux mois, aucune différence de signature n'a été observé entre des individus d'une même unité ayant été échantillonnés aux deux périodes différentes (Février et Novembre-Décembre). Or ces unités ont interagi à plusieurs reprises ($n = 28$) dans les deux mois qui ont précédé les biopsies en Février, ce qui n'est pas le cas pour ces mêmes unités avant les biopsies réalisées en Octobre-Novembre. La composition des régimes alimentaires avec les proportions de chaque type de proie en fonction de la période de l'année peut être précisée en utilisant les acides gras à partir de ces mêmes échantillons de biopsie (Herman et al., 2005 ; 2008).

La saisonnalité amène des éléments supplémentaires de réponse. Contrairement aux unités à fort taux d'interaction, les unités au taux d'interaction moyens et faibles semblent abandonner les palangriers entre les mois d'Octobre et Décembre. Certaines sont alors régulièrement observées le long des côtes de l'île de la Possession pendant cette période qui correspond à la reproduction des éléphants de mer qui se caractérisent par des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ beaucoup plus faibles que celles des légines ce qui contribuerait à expliquer les plus faibles valeurs observées. De telles variations intra-populationnelles de comportement alimentaire entre des unités maternelles ont déjà été documentées au sein des orques « résidentes » d'Alaska. Certaines unités sont observées interagir avec les palangriers au charbonnier *Anoplopoma fimbria* alors que d'autres non (Matkin et al., 1997). Au sein des orques « transientes » du Pacifique Nord-Est, des unités se nourrissent préférentiellement en milieu pélagique et d'autres en milieu côtier autour de colonies de phoques (Baird & Dill, 1995). Les résultats présentés ici viennent compléter et renforcer les études mettant en évidence le rôle de la spécialisation individuelle dans la partition des ressources, et qui de façon ultime détermine le nombre d'individus pouvant co-exister dans un système donné. Récemment, Bolnick et al. (2003) ont analysé l'existence de ces spécialisations individuelles dans un large spectre de groupes taxonomiques et d'écosystèmes. En particulier les auteurs montrent qu'un grand nombre de populations généralistes sont en fait composées d'individus spécialistes qui utilisent une fraction des ressources disponibles. La partition des ressources peut réduire la compétition, augmenter l'efficacité qu'un individu a de se nourrir, et augmenter la capacité d'accueil du milieu (i.e. carrying capacity, Begon et al., 2006). Cette étude met en évidence que chez une espèce sociale et longévive comme l'orque, la partition des ressources peut se produire à l'échelle de l'unité maternelle. Les variations observées au niveau de l'exploitation des ressources entre les unités maternelles des orques de Crozet sont ici documentées dans les trois dimensions (i) spatiales et (ii) temporelles par une différenciation d'habitat entre les unités et (iii) des différences probables dans la composition des régimes alimentaires des unités maternelles.

Influence de la transmission sociale des comportements

Si la distinction entre l'origine naturelle ou artificielle de ces variations comportementales reste difficile à définir en prenant en compte l'hétérogénéité de l'environnement, cette étude met en évidence la possible influence du facteur social. En effet, l'historique des unités maternelles et leur culture sont des éléments probablement clés dans les mécanismes menant à

ces variations. Le fait que plusieurs unités aient appris le comportement de déprédation peut être le résultat d'un processus dissocié (i.e. les unités l'ont appris de manière indépendante) ou d'un processus de transmission horizontal (i.e. les unités l'ont appris par imitation quand associées à d'autres unités), ou d'une combinaison de ces deux processus. La transmission horizontale de culture a été principalement décrite chez les humains pour lesquels elle est considérée comme le principal avantage adaptatif dans la manière de répondre aux changements environnementaux (Boyd & Richerson, 1988; Laland & Hoppitt, 2003). Des espèces comme les éléphants, les cachalots, les baleines à bosse *Megaptera novaeangliae* et les grands dauphins exhibent aussi ce type de transmission de culture (Slater, 1986 ; McComb et al., 2001 ; Rendell & Whitehead, 2003 ; Zentall, 2004; Krützen et al., 2005). Si les individus peuvent apprendre les uns des autres dans des intervalles de temps très courts, ils peuvent s'adapter à des environnements changeants plus rapidement que lorsque les comportements sont uniquement déterminés génétiquement (Whitehead, 1999 ; Rendell & Whitehead, 2001). Ils peuvent tirer un avantage accru de nouvelles opportunités, comme par exemple quand un comportement augmentant la « fitness » a été découvert par un individu « innovateur » (Boyd & Richardson, 1988). La déprédation peut s'apparenter à un comportement de ce type puisqu'elle donne un accès facile à une nouvelle ressource aux animaux qui la pratiquent. Par exemple, sa transmission a déjà été mise en évidence chez les orques en Alaska qui interagissent avec les palangriers au charbonnier, avec une dispersion progressive du comportement depuis la « Prince William Sound » jusqu'en Alaska du Sud Est (Dahlheim, 1988). Cependant, la transmission horizontale peut être limitée par l'effet de la transmission verticale, qui est un processus plus conservateur. En effet, l'apprentissage social intergénérationnel depuis les individus expérimentés vers les jeunes, décrit chez plusieurs espèces sociales comme les primates humains et non-humains, les éléphants (Whiten, 2001), peut perpétuer un comportement sur de longues périodes. Ce type de transmission « verticale » et/ou « oblique » a été mis en évidence chez les orques de Crozet, notamment au niveau de techniques de chasse exhibées par les unités chassant les éléphants de mer le long des côtes (Guinet, 1991b, 1992 ; Guinet & Bouvier, 1995). Ainsi il se peut que la faible affinité sociale entre les unités maternelles n'interagissant pas avec les pêcheries avec les autres unités favorise la conservation de comportements de chasse naturels par les processus verticaux et inhibe l'acquisition du comportement de déprédation. Le système social des orques étant étroitement lié au lien de parenté des individus, les processus de transmission culturelle reposent en particulier largement sur la parenté maternelle. Calculer les degrés de ce type de parenté entre les orques de Crozet, par des méthodes d'analyse génétique peut

permettre de tester l'effet de cette variable sur l'affinité observée entre les unités maternelles dans les comportements de déprédation et dans utilisation de l'habitat.

Ce chapitre met en évidence les variations significatives de comportement, en particulier concernant la déprédation, puis les variations d'écologie alimentaire entre les différentes unités maternelles de la population d'orques de Crozet. Nous avons discuté les possibles facteurs et mécanismes menant à de telles différences chez cette espèce hautement sociale. Cependant, leurs conséquences, notamment sur la démographie des unités maternelles, restent encore à définir. Dans le chapitre VII, nous examinons l'effet des interactions avec les pêcheries (légales et illégales) sur cette population et la réponse différentielle des unités maternelles en fonction des variations comportementales observées.

CHAPITRE VII

DIVERGENCES DES TRAJECTOIRES DEMOGRAPHIQUES



Tixier, P., Gasco, N. & Guinet, C. Intra-population variations of feeding ecology lead to divergent demographic trajectories in killer whales.
Biology Letters *En Révision* (**Annexe B4**)

Tixier, P., Pardo, D., Gasco, N. & Guinet, C. Demographic consequences of interactions with illegal fisheries on a vulnerable killer whale population.
A re-soumettre (**Annexe B5**)

A. Introduction

Au cours des 50 dernières années de nombreuses études ont examiné la relation entre la disponibilité en ressources alimentaires et la démographie des organismes (e.g. Fox, 1975 ; Skogland, 1985 ; Fuller & Sievert 2001). En particulier, la disponibilité en proie est un facteur déterminant dans les variations démographiques des prédateurs spécialistes (Preisser et al, 2009). La réponse des populations de lynx d'Amérique du Nord aux variations d'abondance du lièvre fait partie des exemples les plus cités en dynamique de population (O'Donoghue et al, 1998). Cette relation, qui augmente avec le degré de spécialisation, a aussi été étudiée au sein d'environnements modifiés par l'activité anthropique notamment responsable de changements de disponibilité de la ressource (Fuller & Siever, 2001).

Par ailleurs, la surexploitation des ressources halieutiques semble responsable de l'accroissement des interactions avec les prédateurs marins (Northridge, 1991; Trites et al., 1997 ; Read, 2005). La majorité de ces études se concentrent sur les effets négatifs sur ces prédateurs de la diminution de ressources induite par l'Homme. Il existe des exemples où l'activité anthropique en augmentant artificiellement la disponibilité-accessibilité des ressources augmente les performances démographiques de certaines populations de prédateurs (e.g. Duhem et al., 2008).

Les pêcheries représentent un des meilleurs exemples d'effets contrastés sur la démographie de prédateurs marins supérieurs. En effet, la surexploitation de certaines ressources marines a un impact négatif sur l'abondance de leur prédateur (Pauly et al., 2005). Cependant, dans certaines situations, les pêcheries peuvent aussi augmenter artificiellement la disponibilité en ressource. Par exemple, les rejets de prises accessoires ou de restes de poisson, ainsi que le comportement de déprédation offrent un accès facile et une disponibilité accrue en ressource à un grand nombre d'espèces d'oiseaux et de mammifères marins (Botsford et al., 1997). Cependant, les interactions avec les pêcheries comportent aussi des risques : mortalité directe liée aux accidents d'accrochage sur le matériel de pêche ou destruction par les pêcheurs des prédateurs interagissant avec leur activité de pêche. Ces coûts peuvent être supérieurs aux bénéfices. Pendant la seconde moitié du XXe siècle, l'une des principales réponses des pêcheurs aux interactions de mammifères marins avec leur activité a été leur destruction de ces animaux perçus comme des compétiteurs. De plus, lorsque cette déprédation se déroule

dans un contexte de déclin de la pêcherie l'impact relatif des pertes économiques liées à ce phénomène de déprédation s'accroît tout comme le ressenti négatif des pêcheurs à l'encontre de ce phénomènes.

Les orques font partie des espèces de mammifères marins qui interagissent fréquemment avec des activités de pêches variées : seines tournantes utilisées pour la pêche au harengs en Norvège (Dyb, 2006), palangre hauturière utilisée pour la pêche au thon et à l'espadon en milieu tempéré (Dalla rosa & Secchi, 2007) et palangres démersales utilisées le plus souvent dans les régions de hautes latitudes pour la pêche au flétan, charbonnier ou à la légine australe. En Alaska, plusieurs individus marqués par des impacts de balles ainsi qu'un accroissement de la mortalité a été documenté pour les groupes connus pour interagir avec la pêche au charbonnier (Dalheim, 1988). Dans la Zone Economique Exclusive (ZEE) française de l'archipel de Crozet, la pêcherie à la légine a été marquée par une période de braconnage intense entre 1994 et 2002 et une diminution conséquente de la survie et des effectifs de la population d'orques a été reportée dans une première étude (Poncelet et al. 2010). L'accroissement des contrôles et des sanctions prises à l'encontre des braconniers ont permis, en 2002, de faire cesser le braconnage. Cette pêcherie est depuis contrôlée et rigoureusement régulée par l'Etat français et l'administration des TAAF. Alors que deux cas de mortalité par noyade du fait d'emmêlement dans les lignes ont été reportés pour les cachalots, aucun accident n'a été reporté en ce qui concerne les orques.

Après l'arrêt du braconnage les orques ont continué à très fortement interagir avec les palangriers autorisés à pêcher dans la ZEE de Crozet. Ces navires ont obligation d'avoir un contrôleur des pêches à bord. Cependant, d'importantes différence de taux d'interaction sont observés selon les unités maternelles (Tixier et al., 2010a ; cette étude). Alors que certaines d'entres elles interagissent tout au long de l'année à de hauts niveaux et se déplacent sur de grandes distance pour trouver ou suivre les palangriers, d'autres unités maternelles de cette même population, n'ont à ce jour jamais été observées interagir avec les activités de pêche sur Crozet. Ces différences de comportement entre unités maternelles m'ont permis d'évaluer les effets positifs ou négatifs que peut avoir cette pêcherie sur la démographie de cette population d'orques. J'examinerai dans cette étude les performances démographiques des différentes unités maternelles d'orques de la population en fonction de leur niveau d'interaction avec la pêcherie à la légine.

En utilisant le jeu de données de photo-identification disponible depuis 1977, les deux objectifs seront abordés:

- (i) Evaluer si la survie des individus diffère selon qu'ils aient ou non interagi avec la pêche, pendant la période de braconnage (1994-2002),
- (ii) d'évaluer l'influence du niveau d'interaction avec les pêcheries sur la fécondité des orques au cours de la période post braconnage (2003-2011)

B. Méthodes

Effet des pêcheries illégales : modèles CMR sur 1977-2011

Les données de photo-identification collectées depuis l'île de la Possession et depuis les palangriers ont fourni les histoires de captures de chaque individu identifié entre 1977 et 2011. Pour l'analyse de la survie adulte par la méthode Capture Marquage Recapture (CMR), nous avons tout d'abord exclu les individus juvéniles, peu marqués (M0) et/ou observés une seule année au cours de la période considérée. A partir des analyses d'association décrites dans le Chapitre V chaque individu a été assigné à une unité maternelle. Les variations comportementales vis-à-vis des pêcheries observées entre les différentes unités nous ont permis de classer les individus en deux catégories ceux « interagissant » et ceux « n'interagissant pas » et de tester cet effet dans les modèles CMR. Cependant, les premières photos depuis les palangriers ont été prises en 1997 avec un effort significatif qui n'a commencé qu'à partir de 2003 (Annexe A – tableau 1), aussi l'analyse CMR effectuée repose sur deux hypothèses :

- Outre les individus observés interagir avec les pêcheries entre 1997 et 2003, ceux qui ont interagi avec les pêcheries (données des contrôleurs de pêche) au minimum une fois entre 2003 et 2011 sont considérés comme ayant aussi interagi avec les pêcheries entre 1994 et 2003.
- Les individus disparus entre 1994 et 2003 mais qui appartenaient à des unités maternelles connues pour interagir avec les pêcheries sont considérés comme ayant interagi avec les navires entre 1994 et 2003.

Le modèle CMR de départ utilisé est le modèle CJS (Cormack, Jolly, Seber) estimant les probabilités de survie des individus en fonction de leur probabilité de détection elle aussi estimée. Ce modèle repose sur trois hypothèses :

- (i) tous les individus ont la même probabilité de survie (Φ) et la même probabilité de capture ou détection (p) à l'occasion (t).
- (ii) Les marques des individus ne sont ni perdues ni manquées par les observateurs
- (iii) Les occasions de capture sont courtes comparées à l'intervalle de temps entre les occasions successives (Pollock et al., 1990)

Ce modèle est ici noté $[\Phi_t P_t]$ et teste l'effet du temps sur les deux probabilités (Lebreton et al., 1992). La probabilité de capture a été contrainte par l'effort photographique standardisé, total (*tot*) ou séparé en effort depuis la Possession (*poss*) et depuis les palangriers (*pal*). En effet, les études démographiques utilisant les données opportunistes de photo-identification comme données CMR ont montré l'effet critique de l'effort sur la détection des individus (e.g. Bearzi et al., 2008). Par conséquent, c'est à partir d'un modèle intégrant l'effet de l'effort photographique que le reste des co-variables, seules ou combinées au temps et autres co-variables, en interaction ou de manière additive, par une analyse de variance, ont été testées sur la survie.

Parmi les covariables principales, l'effet de l'interaction avec les pêcheries noté (g) en interaction avec le temps ($g*t$) ou de manière additive ($g+t$), et le nombre de navires braconniers standardisé (*nb.vessel*) ont été ajoutées à la survie dans les modèles. En parallèle, l'effet de tendances linéaires (*lin*) et quadratiques (*quad*) ont aussi été testées. Quand testés séparément sur les individus qui interagissent ou les individus qui n'interagissent pas, nous avons noté ces deux groupes (i) et (ni) respectivement.

La qualité d'ajustement des données (i.e. « goodness of fit ») du modèle $[\Phi_{g*t} P_{g*t}]$ été testée par le programme U-CARE (Choquet et al., 2009) et nous avons utilisé MARK (Burnham & Anderson, 1998) pour tester les différents modèles candidats. (Hurvich & Tsai, 1989). La sélection des modèles a été effectuée par comparaison des Critères d'Information Akaike (AIC, Hurvich & Tsai, 1989 ; Burnham & Anderson, 2004). Lorsque deux modèles ont eu des $\Delta AIC < 2$, le modèle le plus parcimonieux a été sélectionné.

Effet de l'interaction avec les pêcheries sur la reproduction

Les taux de détection (probabilités de capture) estimé par CMR et contraints par l'effort photographique atteignent des valeurs supérieures à 0,90 à partir de 2003 depuis les côtes de la Possession et depuis les palangriers (voir partie résultats CMR).

Pour estimer la fécondité des individus, nous avons utilisé la méthodologie appliquée aux orques « résidentes » du Pacifique Nord Est (Olesiuk et al., 1990 ; 2005), a savoir : la fécondité des femelles est estimée en prenant en compte seulement les femelles reproductrices, i.e. dont l'âge se situe entre 12 ans et 45ans (Olesiuk et al., 2005). Sur la période 2003-2011 un total de 27 femelles reproductrices ont ainsi été incluses dans l'analyse. 378 observations $C > 0$ ont été utilisées pour identifier ces femelles et confirmer la naissance d'un nouveau né. La fréquence moyenne (\pm déviation standard) de capture de ces femelles est de $1,3 \pm SD$ observations.mois⁻¹. L'année de naissance a été estimée par l'intervalle de temps entre la dernière observation de la femelle avant nouveau né et la première observation avec nouveau né et combiné aux critères de taille et de coloration du nouveau né. La fécondité a ici été définie comme la proportion de femelles matures donnant naissance à un petit, né viable, chaque année :

$$FECf(x) = NCf(x) / Nf(x)$$

Où $NCf(x)$ est le nombre de nouveaux nés de n'importe quel sexe nés d'une femelle mature et $Nf(x)$ le nombre total de femelles matures.

Sur l'ensemble de cette période, le taux de fécondité moyen est seulement de $FECf(x) = 0,09$ nouveau né par femelle reproductrice et par an. L'analyse se faisant par conséquent sur des évènements rares avec des données de type Bernoulli, nous avons utilisé une régression logistique avec une fonction lien « robit », plus robuste dans ce cas de figure (Liu, 2004). Nous avons ici défini la fécondité comme la probabilité pour une femelle reproductive de donner naissance à un nouveau né par an (Calf). Dans le but de prendre en compte la structure hiérarchique des données et de tester l'effet du niveau d'interaction des individus avec les pêcheries sur cette probabilité, le modèle suivant a été testé et ajusté aux données :

$$\text{Calf}_{i,j,k} \sim \text{Bernoulli}_{(p_{i,j,k})} \quad (1)$$

$$\text{robit}_{(p,i,j,k)} = \beta_1 + \beta_2 \times \text{Interaction Rate} + \text{year}_i + \text{mat}_j + \text{ind}_k \quad (2)$$

dans lequel year_i , mat_j , ind_k sont testés en tant qu'effets aléatoire. Nous avons mis en œuvre une analyse Bayésienne, et le modèle a été ajusté aux données en utilisant WinBUGS (Lunn et al., 2000) depuis R (R development Core Team, 2009) avec le package R2WINBUGS (Sturtz et al., 2005). Les priors définis par défaut sont Student-t (moyenne = 0, échelle = 10, $\text{df} = 7$) de Gelman et al., (2008) pour les effets fixés et Half-Student-t (moyenne = 0, échelle = 1, $\text{df} = 3$) pour les composants de la variance (Gelman, 2006). Ces priors sont peu informatifs dans la mesure où ils sont conservatifs. Cependant, si les données sont informatives, l'influence de ces priors devient rapidement négligeable (Gelman, 2006; Gelman et al., 2008; Fquene et al., 2009). Trois chaînes de Markov ont été amorcées avec des valeurs initiales différentes pour un total de 20 000 itérations par chaîne. Les 10 000 premières itérations ont été écartées (« burn-in ») et les 10 000 suivantes conservées pour inférence. La convergence du modèle a été jugée à l'aune du diagnostic de Gelman-Rubin (Cowles et al 1996).

L'effet du taux d'interaction des individus avec les pêcheries a été testé en utilisant le DIC (Deviance Information Criterion) (Spiegelhalter et al., 2003). Les composants de la variance ont été comparés par une analyse ANOVA comme préconisé par Gelman (2005).

C. Résultats

Modèles CMR : 1977-2011

Entre 1977 et 2011, un total de 51 168 photographies ont été réalisées, dont 8 214 clichés pris depuis l'île de la Possession et 42 954 depuis les palangriers. La courbe de découverte de nouveaux individus (en excluant les naissances) atteint un plateau à partir de 2003 ce qui suggère l'identification de la totalité des individus fréquentant les côtes de la Possession ou interagissant avec les palangriers dans la ZEE de Crozet (Annexes A, Figure 2). Un total de 192 individus de type orques de Crozet ont été identifiés. Cependant nous avons exclu de l'analyse CMR : (i) les juvéniles ($n = 18$), (ii) les individus identifiés au cours d'une seule année de la série ($n=19$), les individus de marquage M0 qui n'ont pu être identifiés qu'à partir

de photos de qualité Q0 et Q1 (n = 39). Par conséquent les histoires de captures de seul 112 individus adultes ont ainsi été utilisées dans les modèles CMR.

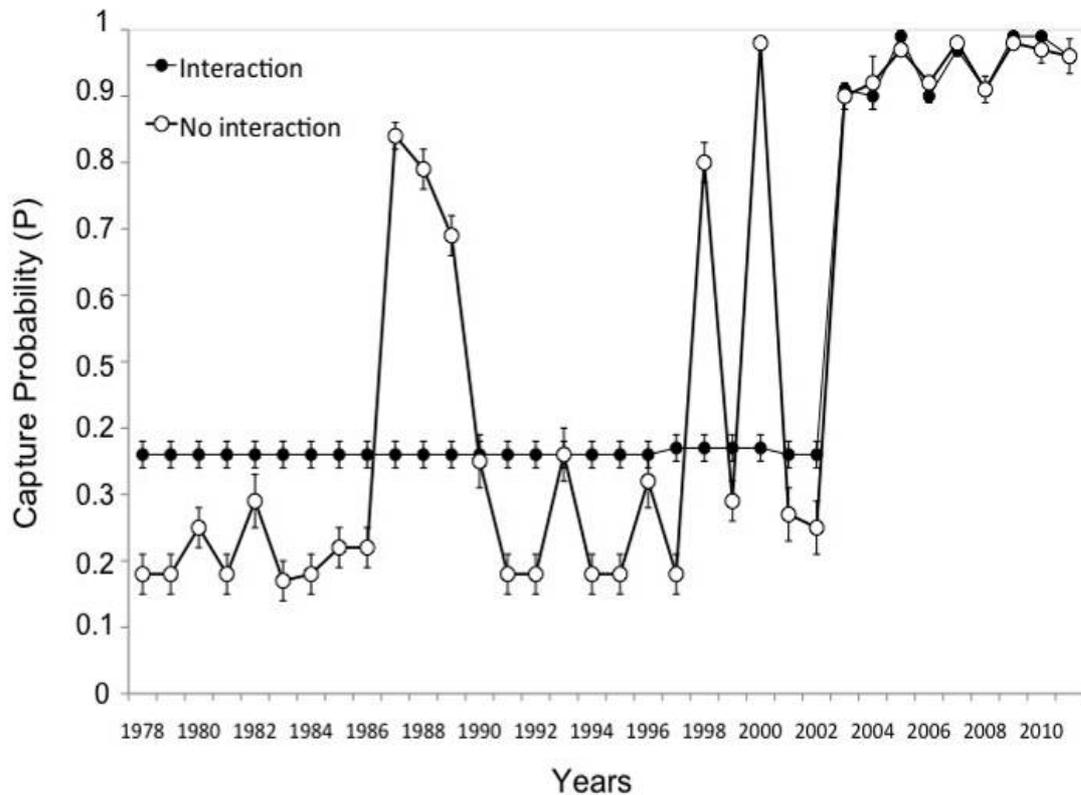


Figure 1. Probabilités de capture estimées par le modèle $[P(g \cdot \text{teffort } n_i)]$ faisant la distinction entre l'effet de l'effort photographique depuis la côte et depuis les palangriers sur les orques connues pour interagir avec les pêcheries et celles qui n'interagissent pas. Les barres d'erreur représentent la SE estimée.

Model	AICc	Δ AICc	Nb. Parameters	Deviance
$\Phi(g^*t \text{ quad}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1670,76	0	9	1328,57
$\Phi(g, \text{ ni quad/ } i \text{ nb.vessel quad}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1672,29	1,53	10	1328,04
$\Phi(g^*t \text{ lin}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1677,38	6,61	7	1339,28
$\Phi(g, \text{ ni quad/ } i \text{ nb.vessel lin}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1677,47	6,70	9	1335,27
$\Phi(g+t \text{ quad}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1677,51	6,74	7	1339,41
$\Phi(g+t \text{ lin}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1681,79	11,02	6	1345,73
$\Phi(g^*t \text{ ni quad/ nb vessel}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1685,59	14,82	8	1345,44
$\Phi(g, \text{ ni cst/ } i \text{ nb.vessel lin}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1689,80	19,04	7	1351,71
$\Phi(.) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1695,24	24,48	4	1363,25
$\Phi(g) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1696,83	26,06	5	1362,80
$\Phi(g^*t \text{ ni quad/ } i \text{ t}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1697,71	26,95	41	1286,71
$\Phi(g+nb.vessel \text{ } i) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1697,86	27,10	6	1361,80
$\Phi(g + \text{ ni } + \text{ nb.vessel } i) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1698,77	28,00	6	1362,71
$\Phi(t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1710,17	39,41	37	1308,12
$\Phi(g+t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1712,23	41,47	38	1307,95
$\Phi(.) P(teffort)$	1712,57	41,81	3	1382,60
$\Phi(.) P(teffort)$	1712,71	41,95	3	1382,74
$\Phi(g) P(teffort)$	1714,48	43,72	4	1382,49
$\Phi(g) P(teffort)$	1714,62	43,86	4	1382,62
$\Phi(t) P(teffort)$	1727,92	57,15	36	1328,09
$\Phi(t) P(teffort)$	1728,05	57,29	36	1328,22
$\Phi(g+t) P(teffort)$	1730,23	59,47	37	1328,18
$\Phi(g^*t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1747,20	76,44	71	1265,54
$\Phi(g^*t) P(teffort)$	1760,51	89,75	70	1281,30
$\Phi(t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1789,02	118,26	37	1386,97
$\Phi(g+t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1790,03	119,26	38	1385,75
$\Phi(g^*t \text{ ni } *nb.vessel \text{ } i) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1805,96	135,20	71	1324,29
$\Phi(g^*t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1826,05	155,29	71	1344,38
$\Phi(.) P(.)$	2048,45	377,68	2	1720,49

Tableau 1. Résumé des modèles CMR testés et sélectionnés pour estimer les probabilités de survie Φ et de capture P des orques adultes de Crozet entre 1977 et 2011. Les modèles présentés sont ceux intégrant l'effet de l'effort photographique sur la probabilité de capture. Le modèle constant [$\Phi(.) P(.)$] est présenté pour comparaison. Le modèle de départ intègre l'effet groupe g (interaction/pas d'interaction avec les pêcheries) et l'effet du temps t . Ce dernier est aussi testé par des tendances constantes (cst), linéaires (lin) ou quadratiques (quad). La co-variable est le nombre d'observations de bateaux braconniers par an (nb.vessel). Les modèles sont classés par valeurs d'AICc. Les différences d'AICc entre les modèles, ainsi que le nombre de paramètres estimés et la déviance du modèle sont aussi présentés.

Le tableau 11 présente les modèles sélectionnés après test des différentes co-variables et tendances. La qualité d'ajustement (Goodness-of-fit) du modèle [$\Phi_{g^*t} P_{g^*t}$] aux données est significative ($df = 84$; $\chi^2 = 106,7$, $p = 0,05$) avec aucun effet de transience ($p = 0,45$) ni de « trap-dependance » (changement de comportement après première capture) ($p = 0,37$).

En contraignant d'abord les probabilités de capture par l'effort photographique, les modèles avec les plus faibles AIC sont ceux faisant la distinction entre l'effort depuis la côte et depuis les palangriers ($P(g^*teffort \text{ ni } i)$). La figure 35 présente l'évolution des estimations des deux probabilités de capture. Avant 2003, les orques qui interagissent avec les pêcheries sont détectées à niveau d'une probabilité de 0,36 ce qui correspond à la proportion d'individus vus depuis la Possession et aussi depuis les palangriers ($n = 58$). Après 2003 et l'augmentation significative de l'effort depuis les palangriers, la détection atteint des niveaux supérieurs à 0,90. Pour les orques qui n'interagissent pas avec les pêcheries ($n = 19$), le minimum de détection est inférieur à 0,2 pour les années de faible effort photographique (<20 photos) : 1978, 1979, 1981, 1983, 1984, 1991, 1992, 1994, 1995 et 1999. Comme pour les orques qui interagissent avec les pêcheries, la probabilité de capture augmente significativement à partir de 2003 et devient aussi supérieure à 0,90. A noter les périodes d'effort dirigé (1987-1989 et 1998 ; 2000) pour lesquelles les probabilités augmentent aussi de manière significative.

Parameter	Beta	SE	95% Confidence Interval	
			Lower	Upper
Φ Int	11,470	0,108	11,262	11,684
Φ g1	-6,860	0,189	-7,225	-6,486
Φ lin ni	0,105	0,005	0,094	0,115
Φ quad ni	-0,006	0,002	-0,008	-0,005
Φ lin i	-0,676	0,013	-0,702	-0,651
Φ quad i	0,012	0,007	0,011	0,014
Φ nb.vessel	-0,166	0,029	-0,223	-0,110
P Int	0,208	0,045	0,121	0,296
P g1	-0,005	0,072	-0,142	0,141
P teffort	1,940	0,065	1,819	2,072

Tableau 14. Détails des paramètres du modèle [$\Phi (g^*t \text{ i quad/ ni vessel quad}) P (g^*teffort \text{ ni } i)$]. Les valeurs Beta, SE ainsi que les bornes des intervalles de confiance à 95% sont indiquées. Int est l'intercept, g1 l'effet groupe, i l'interaction avec les pêcheries et ni l'absence d'interaction, nb.vessel la co-variable nombre de bateaux braconniers et teffort l'effort photographique standardisé.

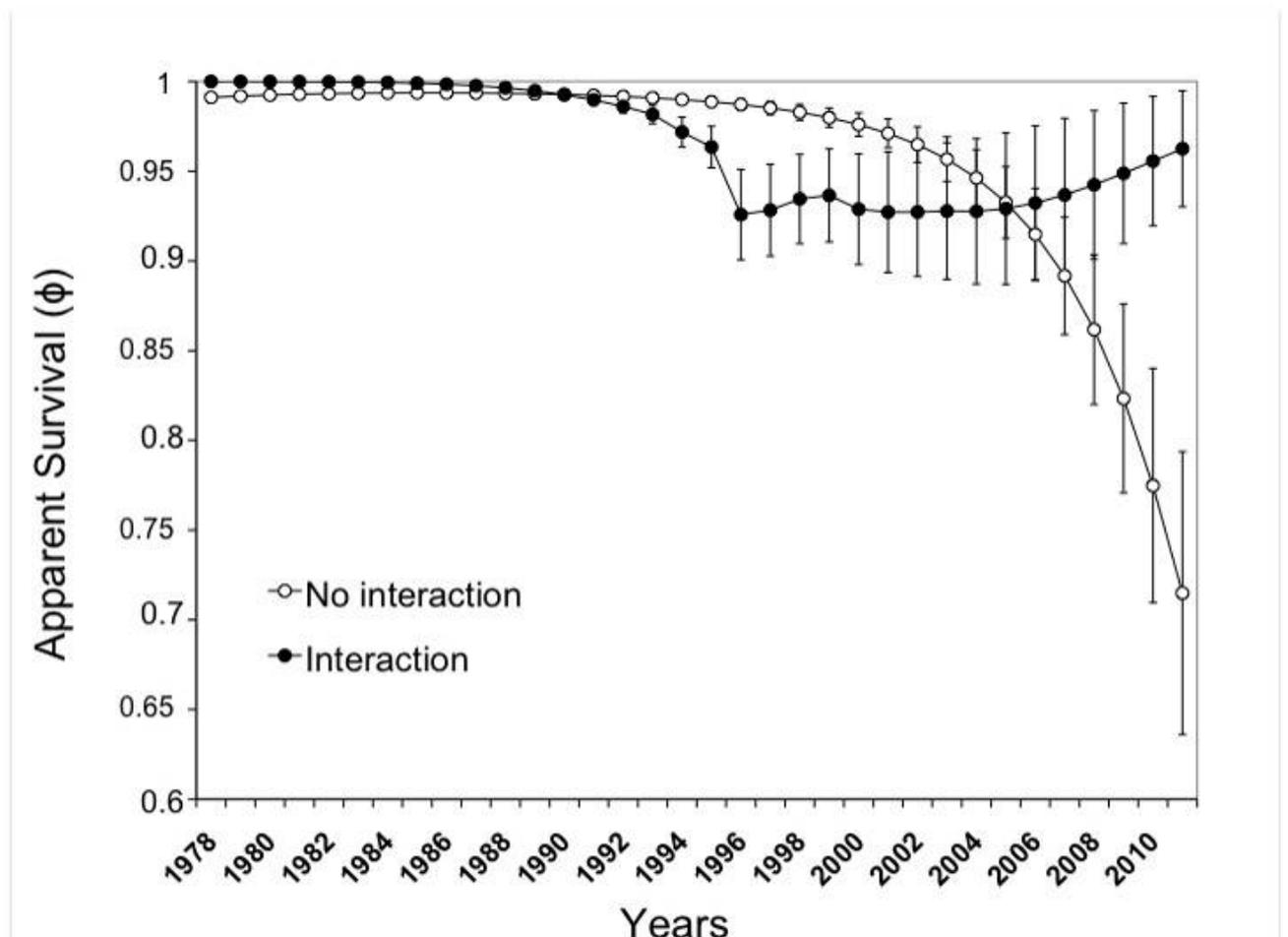


Figure 2. Evolution de la survie apparente adulte Φ des orques de Crozet suivant si elles interagissent ou pas avec les pêcheries estimée entre 1977 et 2011 par le modèle $[\Phi (g^*t \text{ quad}/ ni \text{ vessel quad}) P (g^*teffort \text{ ni } i)]$. Les barres d'erreurs représentent la SE des estimations.

Avec de telles probabilités de capture, le modèle avec le plus faible AICc (AICc = 1670,76) est le modèle $[\Phi (g^*t \text{ quad}) P (g^*teffort \text{ ni } i)]$ qui prend en compte l'effet du groupe (interaction/pas d'interaction avec les pêcheries) ainsi que l'effet d'une tendance temporelle quadratique sur les probabilités de survie. Cependant, le modèle $[\Phi (g^*t \text{ i quad}/ ni \text{ vessel quad}) P (g^*teffort \text{ ni } i)]$ (AICc = 1 672,29) prenant en compte l'effet groupe avec tendance quadratique sur les orques qui n'interagissent pas et l'effet du nombre d'observations de bateaux braconniers sur les orques qui interagissent avec les pêcheries avec tendance quadratique, affiche un $\Delta AICc < 2$ avec le précédent modèle. Etant donné qu'il s'agit du modèle le plus parcimonieux, ce sont les estimations de survie obtenues avec ce modèle que nous avons retenues. Les estimations sont représentées sur la figure 36. Le modèle suggère un effet des interactions avec les pêcheries illégales sur la survie des orques qui ont interagi

pendant cette période avec une diminution brutale des valeurs ($\Phi = 0,98 \pm 0,005$ en 1993 ; $\Phi = 0,92 \pm 0,02$ en 1996) suivie d'une ré-augmentation à partir de 1996 et d'un retour à des valeurs supérieures à 0,95 à partir de 2010. A l'inverse, les orques qui n'interagissent pas avec les pêcheries conservent une survie supérieure à 0,97 au cours de la période de braconnage (1994-2002) mais sont caractérisées par une diminution significative qui débute à partir de 1989 ($\Phi = 0,99 \pm 0,002$) et qui s'accélère à partir de 2003 ($\Phi = 0,96 \pm 0,01$) pour atteindre une valeur minimale en 2011 ($\Phi = 0,71 \pm 0,08$).

Par ailleurs il est à noter qu'aucun des intervalles de confiance des paramètres de ce modèle, et en particulier ceux des pentes quadratiques (IC 95% = [-0,008 ; -0,005] et [0,011 ; 0,014] pour les orques qui n'interagissent pas et qui interagissent avec les pêcheries respectivement) n'englobent 0, ce qui renforce la significativité de ce modèle (tableau 14).

Effet des interactions avec les pêcheries sur la reproduction: 2003-2011.

Parmi les trois effets testés il ressort que d'une part l'effet de l'année et d'autre part l'effet du taux d'interaction avec les pêcheries augmente significativement la probabilité pour une femelle de donner naissance à un nouveau né (DIC: 146,7 vs 154,3) (Figure 37). Les intervalles de confiance des composants de la variance incluent tous 0 (Figure 38) : l'effet de l'année est le plus influent, alors que les variances liées à l'unité maternelle et à l'individu sont très proches et avec une plus faible significativité (Figure 38).

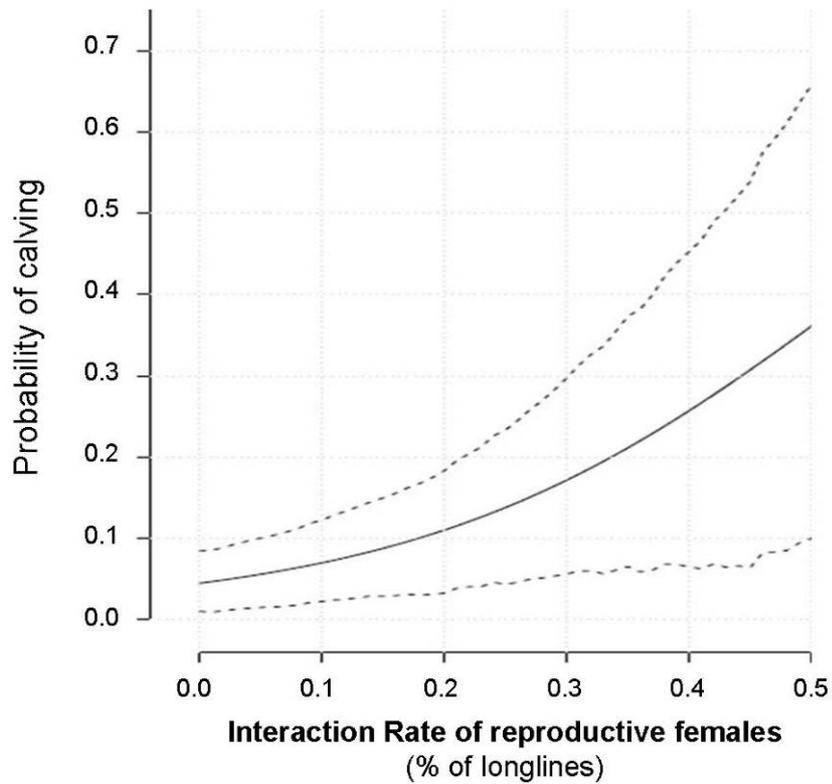


Figure 37. Effet du taux d'interaction avec les pêcheries sur la fécondité (ici définie comme la probabilité pour une femelle reproductive de donner naissance à un nouveau né par an). Le coefficient de régression standardisé suivant Gelman (2008) sur une échelle robit est $1,2 \pm 0,4$.

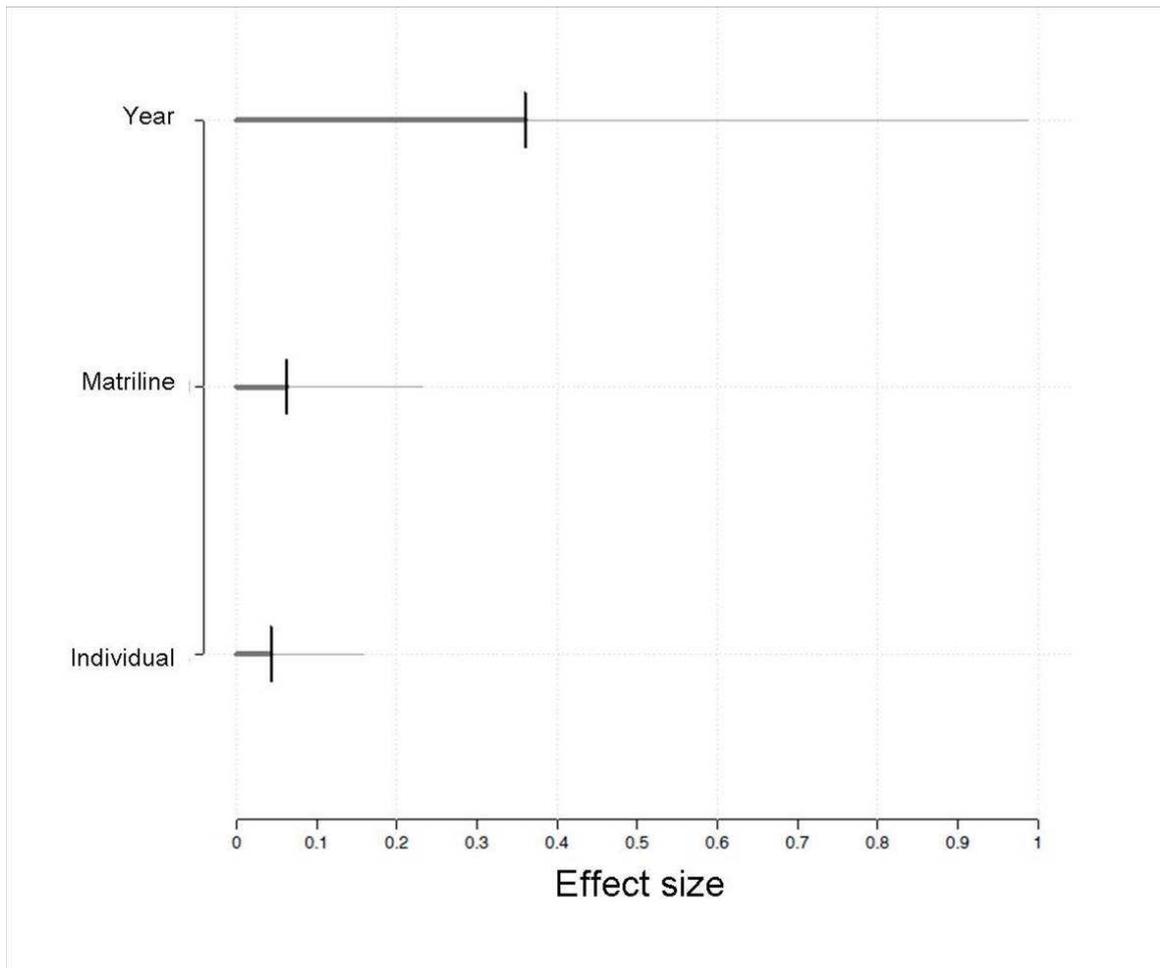


Figure 38. Composants de la variance influençant la probabilité pour une femelle de donner naissance à un nouveau né par an. Les lignes horizontales claires et sombres représentent les intervalles de confiance à 50% et 80% respectivement, et les lignes verticales indiquent la médiane postérieure.

D. Discussion

Cette étude confirme l'influence significative du comportement de déprédation sur deux paramètres démographiques essentiels à savoir la survie adulte et la fécondité des orques de Crozet. Par ailleurs ces analyses soulignent un changement de tendance de survie pour les orques appartenant à des unités maternelles connues pour interagir avec la pêcherie entre la période de braconnage (effet négatif) et la période d'après braconnage (effet positif), alors que la survie des orques connues pour ne jamais interagir avec les bateaux de pêche sur la ZEE de Crozet se caractérisent par un effondrement de leur survie à partir de la fin des années 1990-début des années 2000.

Effet des interactions létales avec pêcheries illégales

Les estimations de survie des orques de Crozet sont similaires entre les individus connus pour interagir et ceux qui n'interagissent pas avec les pêcheries, et supérieures à 0,98 entre 1977 et 1993. Ces valeurs sont comparables à celles de la population stable d'orques « résidentes » du Nord de l'île de Vancouver (0,96 pour les mâles adultes et 0,99 pour les femelles adultes ; Olesiuk et al., 1990). A l'arrivée des pêcheries en 1994, les orques qui sont supposées avoir interagi avec les palangriers dès le début, nous observons une surmortalité. L'un des deux modèles les plus significatifs suggère même que cette mortalité peut être reliée à l'intensité du braconnage sur Crozet (i.e. nombre d'observations de navires braconniers dans la ZEE de Crozet). La survie atteint des valeurs inférieures en 0,93 en 1996, année du pic d'activité braconnière (n=42 observations). Une survie adulte de 0,93 est anormalement basse pour cette espèce longévive et avec maturité sexuelle tardive. Ces résultats renforcent l'hypothèse des interactions létales avec les navires illégaux, qui, en l'absence de tout contrôle ont utilisés des moyens divers et variés pour se débarrasser ou éloigner les orques. Parmi les rares témoignages disponibles de marins provenant de navires braconniers arraisonnés, nous savons que des fusils et des explosifs ont été utilisés pendant cette période. Comme en Alaska dans les années 1980 (Dahlheim, 1988), il est probable qu'une proportion importante d'orques ait été tuée ou gravement blessée à l'issue de ces interactions. Le déclin de 60% de l'abondance des individus entre 1990 et 2000 (Poncelet et al., 2010) est cohérent avec la diminution du taux de survie estimé dans cette étude et vient conforter les hypothèses émises. Le phénomène de dispersion des individus, est peu probable, compte tenu de la forte cohésion sociale des orques au sein des unités maternelles. Or aucune unité maternelle n'a définitivement quitté la zone d'étude, seuls des individus au sein de ces unités ont disparus.

Pour les orques interagissant avec les pêcheries, la période de déclin de la survie adulte est suivi par une augmentation significative de la survie adulte consécutivement à l'arrêt du braconnage. Cette survie adulte retrouve des niveaux plus élevés sans toutefois atteindre ceux généralement observé chez des populations d'orques. Ces changements de tendance dans les paramètres de survie parallèlement à l'activité de braconnage et son arrêt conforte l'hypothèse d'une surmortalité au sein des unités maternelles interagissant avec la pêche à la légine.

La tendance observée de 2003 à 2011 pour les orques connues pour interagir avec la pêche diffère significativement de celle observées par les orques qui n'interagissant pas avec les

pêcheries. Ces dernières sont en effet marquées par une diminution brutale de la survie adulte qui atteint des niveaux critiques en 2011 ($\Phi = 0,71$). Parallèlement des différences significatives de fécondité en fonction du taux d'interaction des individus avec les pêcheries sont observées. Ce résultat pourrait-être interprété comme une augmentation de la probabilité d'interagir en fonction de la natalité du fait de besoins énergétiques plus importants chez les femelles gestantes et surtout lactante. J'écarte à priori cette hypothèse car d'une part les orques interagissant ont une fécondité significativement plus élevée que ceux connus pour ne jamais interagir et qui présentent des niveaux de fécondité extrêmement faibles et incompatibles avec le maintien de ces unités maternelles à moyen terme et d'autre part pour les unités maternelles connues pour interagir, leur taux d'interaction ne varie pas d'une année sur l'autre en fonction de la présence ou non d'un nouveau nés. L'effondrement de la survie des groupes n'interagissant pas avec la pêcherie est très probablement la conséquence de la quasi absence de recrutement au sein de ces unités maternelles au cours des 25 dernières années. Guinet (1991) notait que le taux de fécondité des femelles fréquentant les côtes de l'île de la Possession était anormalement bas. De la même façon Poncelet et al. (2010) ont estimé le taux de fécondité des orques observées depuis la Possession à 0,017 petit par an et par femelle entre les années 1990 et 2000. Ce taux de fécondité anormalement bas était interprété comme une réponse à un stress alimentaire lié à la diminution séquentielle des effectifs de proies exploitées par cette population d'orques à savoir les grands cétacés du fait de la chasse baleinière qui c'est déroulée tardivement dans les eaux de Crozet (Fin des années 1970, IWC) et la population d'éléphant de mer (Barrat & Mougin, 1978, Guinet et al. 1992 & 1999). En effet les effectifs de la population d'éléphant de mer de Crozet ont chuté de plus de 75% au cours des 40 dernières années (Guinet et al., 1999). Cette absence de recrutement, c'est traduit par un vieillissement progressif des membres de ces unités maternelles, ce qui expliquerait le maintien dans un premier temps de taux de survie élevés puis dans un deuxième temps une augmentation de la mortalité reliée pour partie à la sénescence des individus de ces unités et très probablement à une diminution de la fonctionnalité de ces unités en deça d'un certain effectif, qui se traduit par la disparition rapide de l'ensemble des membres d'unité maternelle, comme ce fut le cas de l'unité C35 fréquentant très régulièrement les côtes de l'île de la Possession, et tout particulièrement la baie du Marin depuis au moins 1977 (Guinet, 1992), dont 3 des 4 membres ont progressivement disparu entre 2009 et 2011. La trajectoire démographique actuelle des unités maternelles connues pour ne jamais interagir avec la pêcherie dans les ZEE de Crozet, laisse supposer la disparition de la plupart d'entre-elles à moyen terme. Ces unités sont constituées, pour la

plupart d'entre elles, de femelles trop âgées pour pouvoir se reproduire et profiter de l'augmentation progressive mais régulière de la population d'éléphant de mer de Crozet depuis le milieu des années 2000. Cette augmentation de la population d'éléphant de mer étant probablement une réponse à la relaxation de la pression de prédation exercée par les orques. En effet, la pression de prédation observée représentant près de 25% d'une cohorte d'éléphant de mer juste sevrés sur certaines plages de l'île de la Possession (Guinet 1992).

Le fait que les orques qui interagissent aujourd'hui avec la pêche en retirent des bénéfices démographiques clairs soulève la question : pourquoi est ce que tous les individus n'interagissent pas avec les pêcheries ?

La majorité des autres populations d'orques du monde, qu'elles soient sympatriques ou allopatriques, peuvent exhiber des niveaux élevés de spécialisation sur un large spectre de proies différentes (Ford et al, 1998; Pitman & Ensor, 2003). Par exemple, les orques « résidentes » du Pacifique Nord Est apparaissent étroitement dépendante au saumon Chinook *Oncorhynchus tshawytscha* (Ford et al. 2009; Ward et al. 2009). Les variations de comportement et d'écologie alimentaire décrites Chapitre VI suggèrent de telles spécialisations à l'échelle intra-populationnelle. Par exemple, les orques qui n'interagissent pas avec les pêcheries sont observés régulièrement le long des côtes de l'île de la Possession avec un régime alimentaire composé essentiellement d'éléphants de mer. Il est probable qu'à moyen et long terme les unités maternelles d'orques qui n'interagissaient absolument pas avec la pêche soient progressivement remplacées par les unités maternelles connues pour interagir mais aussi chasser les éléphants de mer en période de reproduction. Nous pouvons émettre l'hypothèse que ces orques puissent progressivement augmenter la part des éléphants de mer dans leur régime alimentaire au fur et à mesure de l'augmentation des effectifs de ces pinnipèdes voir même se spécialiser dans l'exploitation de cette ressource si le différentiel dans l'acquisition d'énergie entre les différentes proies exploitées redevient très bénéfique sur l'exploitation des éléphants de mer. Par ailleurs, ce changement de comportement pourrait être favorisé par la disparition des unités maternelles spécialistes, en effet il semble qu'un certain partage de l'espace et des baies soit observé entre les différentes unités maternelles connues pour chasser les éléphants de mer en période de reproduction. La disparition de ces unités maternelles pourrait favoriser l'implantation d'autres unités qui ne sont que des visiteurs occasionnels de ces baies.

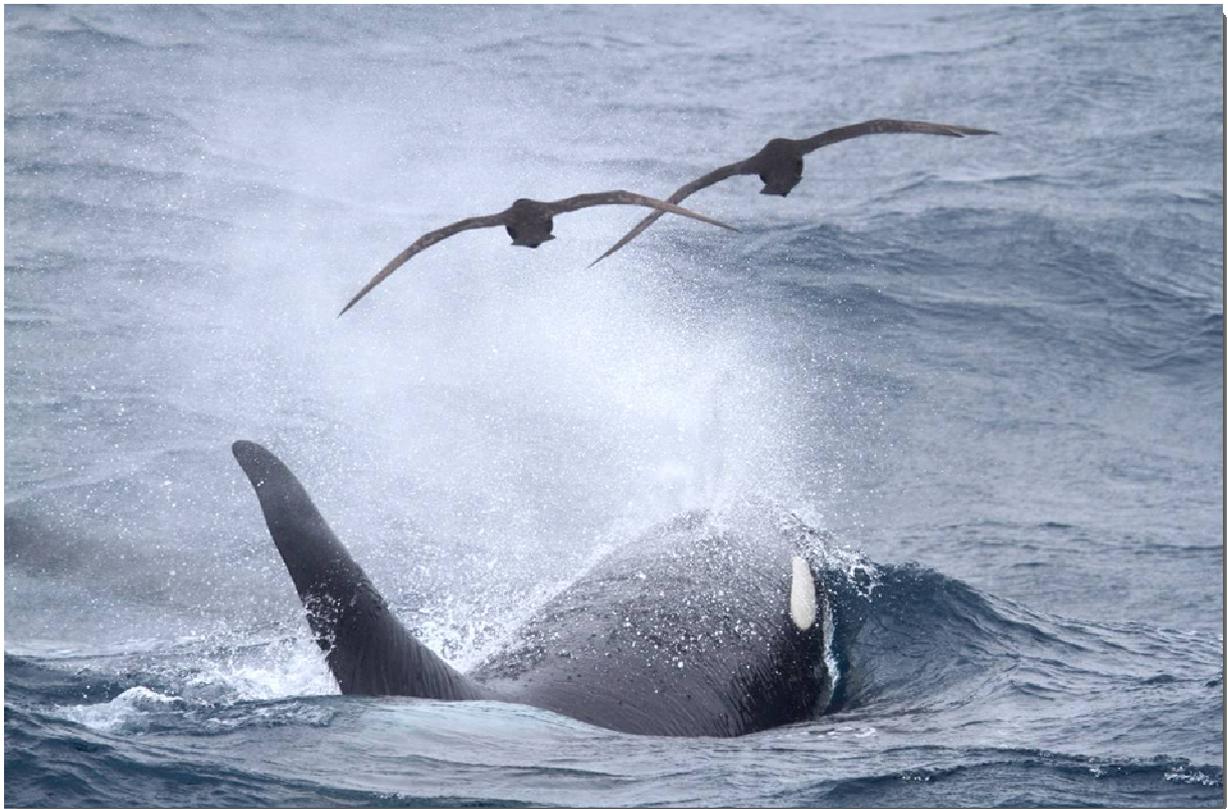
Ces observations posent néanmoins plusieurs questions sur la mise en place des comportements de spécialisation alimentaire. J'émet l'hypothèse que la spécialisation est

essentiellement directionnelle, c'est-à-dire qu'elle se fait à partir d'un comportement alimentaire généraliste vers un comportement spécialiste. Cette spécialisation étant la conséquence probable de l'évolution à long terme des ressources et/ou de la compétition intra-populationnelle entre unités maternelles ce qui pousse certaines unités à se spécialiser. Pour certaines de ces unités le niveau de spécialisation alimentaire semble tel que le « retour en arrière » ou la déspecialisation ne semble pas pouvoir avoir lieu. Ce qui est surprenant dans la population de Crozet, c'est qu'un tel niveau de spécialisation puisse avoir lieu au niveau intra-populationnel alors que l'essentiel des observations disponibles pour les cétacés suggère un niveau de spécialisation essentiellement inter-populationnel. De la même façon la rapidité à laquelle se sont mis en place les comportements d'interaction avec la pêche chez certaines unités maternelles (i.e. dès la première année de pêche), m'amène à émettre l'hypothèse que la légine australe constituait déjà une part du régime alimentaire d'au moins une partie des orques de la population de Crozet. Guinet (1991) indiquait que des poissons étaient consommés par les orques de Crozet. Cependant la légine semblait un candidat peu probable compte tenu des capacités de plongée limitées des orques (i.e. 400 m, Baird et al., 2005). Des données récentes collectées en Péninsule Antarctique (Pitman comm. Pers) révèlent que ces prédateurs sont capables de plonger de façon répétées et régulières au-delà de 500 m de profondeur ce qui est compatible avec une exploitation des légines, notamment des individus reproducteurs de grande taille.

Malgré ses avantages démographiques apparents à court terme, la déprédation soulève une sérieuse question de conservation à long terme. En effet, le maintien artificiel d'une population de prédateur de grande taille peut modifier l'équilibre instauré avec ses proies. La quantité estimée de légine prélevée chaque année sur les palangres suffit à satisfaire les besoins énergétiques de 5 à 6 orques par an (Williams et al., 2004) et contribue à maintenir des effectifs et une pression de prédation artificiellement élevés sur leurs proies naturellement accessibles et engendrer une augmentation de l'effet densité dépendance sur les orques qui n'interagissent pas avec les palangriers. Aussi, un processus d'habituation pouvant mener à des préférences alimentaires strictes, une autre inquiétude est la dépendance accrue de certaines unités maternelles au comportement de déprédation, ce qui pourrait avoir d'importantes conséquences si la pêche venait à s'arrêter. Seul le maintien d'un effort d'observation et de suivi à long terme de cette population permettra d'évaluer les changements comportementaux et démographiques chez cette population en fonction de l'évolution des pratiques de pêches et des ressources naturelles disponibles pour ce prédateur.

CHAPITRE VIII

DISCUSSION GENERALE ET
PERSPECTIVES



A. Synthèse des résultats

Rappel des objectifs de la thèse

Dans un contexte universel de conflits d'usage entre l'Homme et les espèces de grands prédateurs, l'objectif de ce travail a été d'une part d'évaluer les conséquences économiques de la déprédation sur l'activité humaine et d'autre part les conséquences sur trois aspects clés de l'écologie des orques de Crozet : comportement, organisation sociale et démographie. Afin de limiter les effets occasionnés sur la pêche et les orques, une part de ce travail a été consacrée à l'identification des comportements de pêche qui augmentaient le risque de déprédation et au développement de solutions visant à réduire ces risques (« mitigation ») combinant les facteurs opérationnels (i.e. comportement des navires) et biologiques (i.e. comportement des orques).

Pertes économiques de la déprédation

Les cachalots ont des niveaux d'interaction avec les pêcheries significativement supérieurs que ceux des orques. Cependant, l'effet de ces interactions sur le rendement de pêche semble globalement faible. L'impossibilité d'estimer les pertes en biomasse qu'ils peuvent causer s'explique probablement par un phénomène de cooccurrence avec les palangriers sur les zones de forte concentration en légines, qui constituent une proie naturelle des cachalots. En présence d'orques le rendement moyen de pêche est réduit de 40%. Entre 2003 et 2010, les pertes en biomasse causées par la déprédation par les orques, qu'elles soient seules ou associées à des cachalots s'élèvent à un total estimé à 926 ± 76 t de légine, représentant une perte économique estimée à € 7 778400. Cette déprédation est observée tout au long de l'année, cependant les taux d'interaction et de déprédation par les orques sont significativement plus faibles entre les mois d'octobre et décembre. J'ai pu aussi mettre en évidence que le taux d'interaction présente de fortes variations spatiales avec certains secteurs que l'on peut qualifier de zone « à risque » affichant des taux d'interaction très élevés ($>0,8$).

Influence de la déprédation sur la population d'orques de Crozet

Organisation sociale

Les données de photo-identification révèlent que les 85 individus qui composent en 2011 la population de Crozet se répartissent en 25 unités maternelles (i.e. $3,5 \pm 1,1$ orque/unité). Ces unités apparaissent elles mêmes associées en 8 ensembles sociaux. Les analyses conduites révèlent que l'organisation sociale des orques de Crozet repose sur une combinaison d'associations permanentes et temporaires, avec des associations préférentielles ou évitées entre individus. Le déclin de 60% des effectifs observés au cours des années 1990, associé en partie à une surmortalité engendrée par des interactions létales avec des palangriers braconniers, a impacté cette organisation sociale. Ces effets se sont traduits par une diminution de la taille des unités maternelles et une augmentation de la proportion d'individus de la population avec lesquels un individu donné s'associe. En particulier, les unités maternelles ayant subi le plus de pertes au cours de cette période présentent un plus grand nombre d'associations et une plus grande variabilité de la force de ces associations avec d'autres unités maternelles révélant des liens sociaux plus lâches. L'ensemble de ces résultats suggère le passage d'une organisation sociale basée sur de fortes associations avec un petit nombre d'individus à une organisation plus opportuniste, marquée par des associations plus faibles mais avec un plus grand nombre d'individus. Ce comportement social pour les unités maternelles de petite taille peut être interprété comme le moyen de maintenir une taille fonctionnelle du groupe nécessaire à leur survie en maximisant leur efficacité de chasse, mais ces associations ne sont pas durables dans le temps.

Comportement des unités maternelles

Les orques de Crozet se caractérisent par des variations comportementales importantes entre les unités maternelles, traduites par des différences d'occurrence, de saisonnalité et de distribution. En particulier le comportement de déprédation divise la population en unités qui interagissent de façon importante avec les navires, toute l'année et sur un large secteur, des unités qui interagissent saisonnièrement à des niveaux moyens et dans des secteurs plus restreints que les précédents et des unités qui n'interagissent jamais avec les navires et qui sont uniquement observées depuis les côtes. La comparaison des signatures isotopiques des orques avec celle de leurs proies potentielles suggère que la légine ne représente pas une proie majeure de leur régime alimentaire, le principal apport de cette proie provenant probablement des pêcheries. Aussi, des différences significatives entre les unités de la signature en $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ sont détectées, les unités interagissant avec les pêcheries ayant notamment des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées suggérant un niveau trophique plus important comparé aux

unités connues pour ne pas ou peu interagir. Ces résultats reposant sur un faible effectif sont cependant à prendre avec prudence et demandent à être confirmés par des travaux ultérieurs.

Trajectoires démographiques

L'analyse CMR des données de photo-identification collectées entre 1977 et 2011 révèle un effet différentiel et, en deux temps, sur la survie des orques de Crozet selon qu'elles interagissent ou non avec la pêche. Dans un premier temps, les orques appartenant à des groupes connus pour interagir avec la pêche présentent une forte diminution de survie les années où le nombre de palangriers braconniers est important (1994-2000) avec un retour progressif à des valeurs de survie élevées après 2002. Ce résultat vient abonder les travaux réalisés par Poncelet et al. 2010 révélant une forte diminution de la taille de la population d'orques sur cette période. Nous interprétons ce résultat comme la conséquence directe d'une surmortalité occasionnée par les interactions létales avec les braconniers. A l'inverse, les orques qui n'interagissent pas avec les pêcheries conservent des valeurs de survie élevées pendant ces années là mais subissent un déclin important à partir des années 2000. Ceci est confirmé par les trajectoires démographiques divergentes entre les « pods » sur la période post-braconnage (2003-2011). J'ai pu mettre en évidence que la survie adulte et le taux de fécondité des « pods » sont positivement corrélés à leur taux d'interaction avec les pêcheries, traduisant des bénéfices directs liés à l'apport artificiel en ressource issu de la déprédation. Alors que cette relation peut entraîner des problèmes de densité dépendance sur le long terme, l'inquiétude actuelle concerne le devenir des orques qui n'interagissent pas ou que très peu avec les pêcheries.

Solutions de mitigation et efficacité

Des différences significatives des taux d'interaction avec les orques sont observées entre les 7 navires pêchant dans la ZEE de Crozet sur la période 2003 et 2010, suggérant l'influence de facteurs intrinsèques aux palangriers et/ou opérationnels sur le risque de déprédation. Parmi les facteurs opérationnels, les effets de i) la longueur de ligne en absence d'orques, ii) la distance parcourue pour quitter une zone soumise à la déprédation et iii) de la vitesse de virage en présence d'orques sur les zones productives sur le taux d'interaction et/ou de déprédation ont été mis en évidence.

La mise en œuvre par les capitaines de pêche à partir de 2008-2009 de trois recommandations concernant d'une part la longueur des lignes et d'autre part la distance à parcourir avant de

remettre en pêche après avoir été confronté à de la déprédation ainsi que la vitesse de virage des lignes en présence d'orques semble permettre une réduction du taux d'interaction et une augmentation du rendement. Par ailleurs mes analyses suggèrent qu'il serait possible d'agir d'une part sur les période de pêche en recommandant au pêcheurs d'aller pêcher sur Crozet entre le mois d'Octobre et Décembre correspondant à la période de reproduction des éléphants de mer et d'autre part sur les secteurs de pêche, certaines zones semblant moins affectées que d'autres par la déprédation. Ces résultats préliminaires demandent à être confirmés par une étude plus approfondie. D'autre part les analyses effectuées ont permis d'identifier des cas de mauvaise compréhension et par conséquent d'application de ces recommandations, soulignant le rôle essentiel de la communication avec les capitaines de pêche pour leur mise en œuvre.

B. Estimations de la déprédation

Limites

Compte tenu du prélèvement de la quasi-totalité du poisson sur les lignes par les orques et les cachalots, la méthode utilisée pour estimer les pertes en légine causées par la déprédation est uniquement basée sur des comparaisons de rendements en absence et en présence de cétacés. Or, les variances des moyennes de rendement au sein de ces carrés peuvent être importantes, suggérant l'influence d'autres facteurs non pris en compte ici et qui peuvent créer un biais sur les estimations. Le quadrillage de la ZEE en carrés de $0,1 \times 0,1^\circ$ permet de prendre en compte en partie les variations spatiales naturelles du rendement. Or ce biais peut être encore significatif étant donné les variations de productivité qui peuvent être observées à très fine échelle spatiale. En effet, il arrive que des « hotspots » de productivité soient extrêmement localisés et que les rendements en absence de cétacés changent de manière significative entre 2 palangres espacées de quelques centaines de mètres. La prise en compte des variations temporelles d'abondance de la ressource est aussi limitée. Bien qu'aucune variation saisonnière n'ait été détectée à l'échelle globale, elles peuvent se produire localement, en particulier en interaction avec la profondeur, qui n'a pas non plus été prise en compte. En effet aux Falkland, en période de reproduction les légines adultes semblent se rassembler à des profondeurs proches de 1000m en juillet et août (Laptikhovsky et al., 2006). Les légines se distribuent selon la profondeur en fonction de leur âge/taille

(Arkhipkin et al., 2003). Enfin, les variations temporelles à très court terme causées notamment par un effort de pêche important (i.e. effet déplétion) constituent aussi un facteur majeur pouvant influencer les estimations des pertes dues à la déprédation. L'effet de ces facteurs, combiné à un effet cooccurrence avec les zones riches, peuvent en partie expliquer la difficulté à estimer la déprédation causée par les cachalots. La prise en compte de l'ensemble de ces facteurs serait nécessaire pour améliorer la qualité et la précision des estimations. Cependant l'augmentation de la résolution spatio-temporelle s'accompagne aussi d'une réduction sensible du nombre de lignes pouvant être utilisées pour procéder à ces analyses.

La ZEE de Crozet particulièrement touchée

Malgré les biais potentiels décrits plus hauts, nos estimations de pertes dues à la déprédation par les orques, seules ou associées aux cachalots, peuvent être considérées comme des minimums étant donné l'exclusion de nos estimations d'une partie des palangres soumises à la déprédation. Avec un total estimé de 926 ± 76 t brutes de légine perdues par la déprédation, représentant un taux de déprédation moyen de 17,7% entre 2003 et 2010. Ces estimations ont permis au département de gestion des stocks halieutiques (MNHN) d'évaluer l'impact de la déprédation sur les stocks de légine de Crozet, et d'adapter les quotas en conséquence.

En comparaison avec d'autres localités, la déprédation par les orques à Crozet figure parmi les plus importantes de l'hémisphère Sud. En effet, par une méthode similaire de comparaisons de rendements en absence et en présence de cétacés, la déprédation par les orques et les cachalots a par exemple été estimée à 3,6% dans la ZEE de Géorgie du Sud entre 2003 et 2009, avec notamment des taux d'interaction avec les orques de seulement 3,8% des palangres virées (Clark & Agnew, 2011). Au large du Chili Huckle-Gaete et al. (2004) ont estimé la déprédation par les orques et les cachalots en environ 3% entre 2002 et 2003. C'est dans la ZEE des îles Prince Edward (Afrique du Sud) que l'on retrouve des estimations proches de celles de Crozet, avec par exemple environ 49% de taux d'interaction avec les orques entre 1999 et 2001 (Kock et al., 2006). Les caractéristiques communes aux deux localités que sont des superficies de pêche restreintes, une présence d'orques régulière et pour certains d'entre eux commun entre les deux archipels, à l'année et affichant des écologies alimentaires similaires autour des îles, peuvent expliquer les différences de niveaux de déprédation observés. Par exemple, la Géorgie du Sud est d'une part caractérisée par une grande aire de pêche et d'autre part par une déprédation causée par des orques de type B,

migrant saisonnièrement depuis la péninsule Antarctique (Purves et al., 2004 ; Clark & Agnew, 2011 ; Durban & Pitman, 2011b).

Le cas de la ZEE de Kerguelen

Mais l'exemple le plus intéressant est probablement la déprédation négligeable par les orques dans la ZEE de Kerguelen, dont le plateau est pourtant situé à environ 800 km à l'Est de celui de Crozet. Malgré une moyenne de $5,2 \pm 4,3$ observations par an depuis 2003, aucune augmentation significative des interactions avec les orques n'a pu être détectée au cours de la période 2003-2010. Pourtant, des orques régulièrement vues à Crozet ont déjà interagi avec des palangriers à Kerguelen avant d'être ré-observées à Crozet. Les observations d'orques inconnues, probablement appartenant un ensemble d'orques privilégiant les eaux de Kerguelen qui ont aussi interagi avec les navires, ont fait naître une inquiétude grandissante quant au déplacement possible de la déprédation de Crozet à Kerguelen, où les mêmes 7 palangriers travaillant aussi à Crozet réalisent 90% de leur activité. Cette inquiétude a amené les autorités à instaurer une réglementation très stricte obligeant les navires à abandonner leur lignes de pêche à des profondeurs inaccessibles pour les orques pendant plusieurs jours en quittant la zone sur plus de 75 km. Malgré une superficie de pêche environ 10x supérieure à celle de Crozet, éviter la mise en place et la propagation du comportement de déprédation dans la ZEE de Kerguelen constitue un facteur critique du futur de la pêcherie à la légine dans ces deux territoires français.

C. Bilan des facteurs limitant la déprédation et autres facteurs possibles.

Liste des recommandations

La combinaison des analyses comportementales des navires et des unités maternelles d'orques a permis l'identification de 5 facteurs à risque sur lesquels il est possible d'agir afin d'essayer de limiter la déprédation par les orques. Elles sont détaillées dans le tableau 15 et listées ici :

- i) L'utilisation de lignes courtes en absence d'orques réduit les proportions de lignes déprédées à leur arrivée en cours de virage. Cela s'explique qu'une ligne courte

peut être remontée plus rapidement et souvent entièrement avant l'arrivée des orques à proximité des bateaux.

- ii) Le déplacement des navires sur plus de 75 km augmente les chances de distancer les orques et de les perdre avant de remettre en pêche.
- iii) Des vitesses élevées de virage peuvent en présence de quantité de poissons importante diminuer la proportion de poissons décrochés par les orques probablement du fait du temps nécessaire à la manipulation et consommation de chaque poisson par les orques.
- iv) Certaines unités maternelles semblent favoriser des proies naturelles pendant les périodes d'abondance, et notamment les éléphants de mer pendant la reproduction et le sevrage des jeunes d'octobre à décembre ce qui permet d'expliquer les plus faibles taux d'interaction entre la pêcherie et les orques à cette période.
- v) Certaines zones caractérisées par des interactions élevées et systématiques peuvent être définies comme « à risque » et peuvent être évitées.

<i>Facteur</i>	<i>Conditions</i>	<i>Recommandation</i>	<i>Bénéfices</i>	<i>Contraintes</i>
Longueur de ligne	Absence d'orques	Utiliser des lignes courtes (<5000 H)	Perte de rendement limitée à l'arrivée des orques	Perte de temps effectif de pêche en fonction de la profondeur
Distance parcourue	Présence d'orques	Quitter une zone confrontée à de la déprédation et se déplacer sur >40-60nq	Probabilité réduite d'être retrouvé par les orques à la prochaine zone	Pertes en temps effectif de pêche et en gasoil
Vitesse de virage	Absence/Présence d'orques Zone productive	Utiliser des vitesses de virages >50 H.min ⁻¹	Perte de rendement limitée en présence d'orques	Perte accru de poisson à la gaffe, rythme de travail accru pour les pêcheurs
Période de pêche	-	Favoriser la période Octobre-Décembre	Probabilité d'interaction avec les orques limitée	Correspond à une période où les navires sont normalement soit à Kerguelen soit à quai à la Réunion
Zone de pêche	-	Favoriser les zones aux interactions faibles	Probabilité d'interaction avec les orques limitée	Les zones à faible taux d'interaction peuvent être des zones peu productives

Tableau 15. Bilan des recommandations, conditions d'application, bénéfices et contraintes.

Déplacement des navires : la stratégie du « triangle »

L'analyse de l'efficacité des recommandations a mis en évidence l'application biaisée de l'une d'entre elles : la distance parcourue par le navire. En effet, bien que se déplaçant sur de grandes distances, les taux d'interaction d'un navire avec les orques ont augmenté et son rendement a diminué. Il se trouve que ce navire avait la stratégie de ne travailler qu'une zone et de la quitter temporairement à l'arrivée des orques pour y revenir après s'en être éloigné de plus de 75 km (et donc faire un trajet total de 150 km). Or, dans la majorité des cas les orques étaient là dès son retour, elles avaient soit attendu à proximité des palangres que le navire revienne, soit elles l'avaient suivi, perdu, mais détecté à son retour sur la zone de pêche. D'autres navires choisissent de quitter définitivement une zone confrontée à la déprédation des orques en virant tout leur matériel de pêche, puis en ce déplaçant aussi sur des distances >75 km (Figure 39a) mais affichent aussi des taux d'interaction élevés. Des observations récentes suggèrent qu'une combinaison de ces deux comportements peut être le meilleur compromis. Certains navires ont appliqué ce que l'on peut appeler la méthode du « triangle » qui a montré des résultats préliminaires encourageants. Il s'agit de placer simultanément des palangres sur trois zones espacées de plus de 75 km (Figure 39b). Dès que les orques arrivent sur une zone le navire arrête instantanément la pêche et passe sur une autre des 3 zones. Les premières observations montrent que les orques ne suivent pas systématiquement le navire mais attendent sur la première zone, ce qui laisse le champ libre au palangrier pour quelques jours dans l'hypothèse où il ne rencontre pas d'autres groupes d'orques. Cette technique couteuse en temps et en gasoil présente l'avantage de très peu « récompenser » les orques et de limiter significativement les taux d'interaction. Cependant, la décision des orques de suivre le navire ou non peut parfois être en relation avec la productivité de la zone. En effet il est arrivé que les orques attendent à proximité des lignes qui se sont avérées productives au moment du virage, en particulier quand elles sont placées à des faibles profondeurs (500-600m) permettant aux orques de savoir potentiellement si la biomasse est importante.

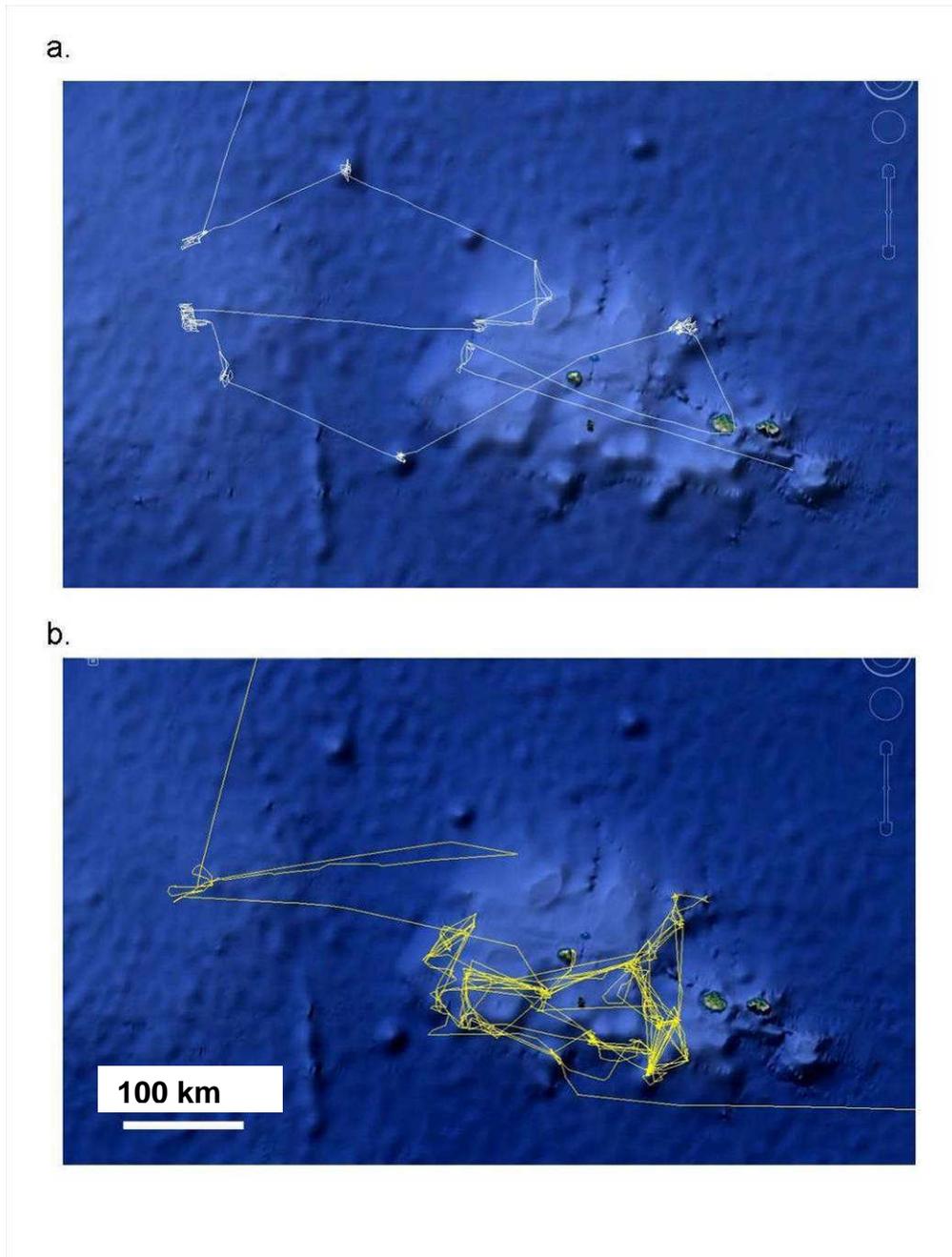


Figure 39. Stratégies de déplacement de 2 navires différents avec a. l'utilisation d'une seule zone à la fois ($n = 21$ jours) et b. la stratégie du « triangle » avec des allers-retours entre trois zones distinctes ($n = 32$ jours).

Les autres facteurs

Facteurs opérationnels

D'autres facteurs opérationnels peuvent influencer significativement sur les taux de prédation par les orques.

La présence et le nombre d'autres navires en même temps qu'un palangrier donné ainsi que leurs distances relatives vont par exemple avoir un effet de dilution parmi les 26 individus appartenant à 7 unités et responsables de 70,3% des interactions et par conséquent sur sa probabilité de rencontrer les orques. En effet, bien que les orques puissent facilement passer d'un navire à un autre, elles tendent généralement à continuer d'interagir avec un même navire s'il continue à pêcher sur une même zone, diminuant la probabilité de rencontrer ces orques là pour les autres navires. Logiquement, un navire opérant seul sur zone aura une plus forte probabilité de rencontrer un groupe d'orque.

Un autre facteur à prendre en compte est l'identité du capitaine ou responsable de pêche dont les décisions vont déterminer le comportement du navire. En particulier, analyser les taux d'interaction avec les orques de deux capitaines différents ayant utilisé un même navire doit permettre de dissocier les effets respectifs des facteurs opérationnels des facteurs intrinsèques au navire. A plus fine échelle, le comportement de la personne aux commandes lors du virage des palangres, qui peut être le capitaine, le second capitaine ou le lieutenant peut aussi avoir une influence sur, par exemple, la détectabilité du navire vis-à-vis des orques. En effet, comme suggéré dans les cas de déprédation sur les palangres démersales en Alaska, l'intensité et les caractéristiques du bruit créé par les changements de régime du moteur au moment du virage peuvent augmenter les chances d'être détecté à distance par les cétacés (Thode et al., 2007b). Selon cette même étude, l'activation de l'hydraulique pour le virage des palangres ne semble pas avoir d'effet significatif sur la détection par les cachalots.

Enfin, les données spatiales doivent être combinées aux données temporelles pour pouvoir identifier les zones à fort taux d'interaction en fonction de la période de l'année. En effet, cette étude montre d'une part une saisonnalité dans les taux d'interaction avec les orques, aussi reflétée par une saisonnalité d'occurrence à l'échelle de l'unité maternelle, ainsi que des variations de distribution significatives entre certaines unités. Ainsi, cibler des zones situées au sein des aires de distribution de certaines unités à des périodes où elles semblent faire priorité à des proies naturelles peut limiter les probabilités d'interaction.

Caractéristiques des navires

Un aspect qui n'a pas été traité dans cette étude est la possible influence de facteurs directement liés aux caractéristiques intrinsèques aux navires et qui, combinés à leur manière d'utilisation par les capitaines, peuvent aussi avoir un effet sur le taux d'interaction des orques. Notamment, les navires vont produire un bruit dont l'amplitude couplée à la fréquence va déterminer leur signature acoustique. Par exemple, les études menées sur l'acoustique des palangriers en Alaska suggèrent que les cachalots semblent détecter systématiquement et plus facilement les mêmes navires produisant des bruits caractéristiques (Thode et al., 2007a; Mathias et al., 2009). Cette dimension acoustique, essentielle à la poursuite de la recherche sur la déprédation, sera examinée dans un futur proche par un système d'hydrophones autonomes posés sur les palangres (Frantoni et al., 2010).

Tests de nouveaux systèmes

L'Orcasphère

Un système de répulsion acoustique appelé « orcasphère » et développé par une entreprise de fabrication de matériel de pêche à la palangre a été récemment testé dans la ZEE de Crozet et une évaluation de l'efficacité de ce système est en cours. Les résultats préliminaires suggèrent une efficacité très limitée. Bien que les orques y répondent d'abord par une réaction de fuite, un processus d'habituation a clairement été mis en évidence. L'absence de littérature sur ce système ne permet pas de connaître avec précision les effets réels de tels signaux acoustiques à haute amplitude sur les orques. Cependant, il est connu d'une part que les cétacés peuvent être significativement impactés par des sons d'origine anthropiques avec une multitude d'exemples de changement de distribution ou d'échouages de masse au sein ou à proximité de zone caractérisées par des hauts niveaux sonores produits par l'Homme (e.g. Richardson & Wursig, 1997; Wursig et al., 2000 ; Glockner- Ferrari & Ferrari, 1990 ; Frantzi, 1998 ; Lusseau et al., 2007). D'autre part, les effets de système de type AHD (Acoustic Harassment Device) utilisés pour éloigner les mammifères marins des enclos d'aquaculture ou des filets de pêche sont aussi confirmés (e.g. Johnston & Woodley, 1998 ; Olesiuk et al., 1995 ; Culik *et al.*, 2001). Notamment, une étude menée sur un système de répulsion acoustique utilisé en Colombie Britannique pour éloigner les pinnipèdes des fermes aquacoles à saumon, et dont les caractéristiques se rapprochent de celles de l'orcasphère (amplitude de 194 dB re 1 Φ Pa 10 kHz contre 197 dB re 1 Φ Pa 7-21 kHz pour

l'orcasphère), a montré un départ des orques des zones d'utilisation du système (Morton & Symonds, 2002). Malgré des contextes d'utilisation différents, ces études démontrent l'efficacité des AHD qui sont développés dans le but de causer une gêne de niveau suffisamment important pour faire fuir les animaux. Or le contexte de la déprédation, qui se définit par un accès facile à une ressource riche en énergie, peut déclencher une motivation capable de modifier le comportement naturel d'évitement d'une telle gêne sonore. Les effets négatifs d'une exposition à long terme au système restent inconnus mais leur potentielle existence préconise le principe de précaution.

La pêche au casier

En Janvier et Février 2010, en partenariat avec l'IFREMER, le DREZEN, le MNHN, le SARPC et les TAAF, a eu lieu une campagne de pêche expérimentale au casier (ORCASAV) dans la ZEE de Crozet à bord d'un caseyeur commercial affrété australien (Austral Leader). Les résultats de cette campagne, visant à tester le rendement d'une pêche à la légine alternative à la palangre, avec suppression des problèmes de déprédation et de mortalité aviaire, ont montré que les rendements restent significativement inférieurs à ceux des palangriers pourtant exposés à la déprédation (Talidec, 2010). Aussi testée en Géorgie du Sud (Pilling et al., 2001) l'efficacité de pêche de cette technique est altérée par la capture accidentelle importante d'espèces de crabes nécessitant des aménagements particuliers (grille de fond) afin de leur permettre de s'échapper lors du virage. La situation est différente en Alaska où le charbonnier est aussi capturé de cette manière avec des rendements proches de ceux de la palangre (Sigler et al., 2004). Cette technique de pêche a aussi l'avantage de permettre une meilleure sélection des poissons de grande taille. Des armateurs de palangriers opérant à Crozet ont récemment fait la demande d'utiliser les casiers pour tenter de dérouter les orques. Les observations faites depuis l'Austral Leader ont en effet montré que les orques sont d'abord venues à proximité du navire et ont rapidement disparu pour ne plus être jamais revues à proximité directe du navire au cours de la campagne expérimentale. Il s'agira d'examiner si les palangriers utilisant aussi des casiers ont des plus faibles probabilités d'interaction avec les orques.

La protection du poisson : « Chilean longline »

Moreno et al. (2008) ont présenté les premiers résultats d'un nouveau système de pêche à la palangre sur la légine australe dans les eaux chiliennes. Le système, encore artisanal, comprend une manche en filet placée sur les lignes, et qui vient protéger les poissons pris sur les hameçons regroupés en « bouquet » (6 avançons et hameçons rattachés au même arpillon). Les données suggèrent d'une part une réduction significative des taux de déprédation par les orques et les cachalots et d'autre part la suppression de la mortalité aviaire accidentelle causée par la palangre régulière. La situation de la déprédation à Crozet est proche de celle du Chili par l'espèce ciblée et les cétacés impliqués dans la déprédation. Cependant, les niveaux de déprédation sont significativement inférieurs à ceux de Crozet. De plus le système requiert un changement complet du matériel de pêche et une adaptation des palangriers automatiques. Enfin, une étude récente menée au large des Falklands a montré que l'utilisation de systèmes similaires peut produire des rendements significativement inférieurs à ceux de la palangre ordinaire, même en limitant la déprédation (Goetz et al., 2011). Et récemment des observations d'orques soulevant les filets de protection ont été faites par des contrôleurs embarqués sur les navires au Chili (Chris Heineken, comm. pers.).

D. La déprédation : un conflit d'usage à l'équilibre coûts-bénéfices fragile

Les trajectoires démographiques prises par la population d'orques de Crozet au cours des 30 dernières années sont illustratives des impacts négatifs et positifs que peuvent avoir un conflit d'usage de ce type sur un prédateur supérieur.

Les coûts

A l'image des effets destructeurs qu'ont pu avoir les périodes d'éradication massive des animaux impliqués dans des conflits de type déprédation, saccage des cultures, et attaques sur l'Homme, l'utilisation d'armes à feu et d'explosifs par les braconniers à la légine entre 1994 et 2002 ont contribué au déclin brutal des orques au cours des années 1990 et à la déstabilisation sociale des groupes ce qui a pu accentuer cette surmortalité. L'exemple de la chasse intensive au loup en Amérique du Nord et ses impacts successifs sur l'organisation sociale des meutes et sur la reproduction est parmi les plus représentatifs des conséquences en

cascade que peuvent avoir les prélèvements multiples d'individus dans différents groupes sociaux (Rutledge et al., 2010). Chez les orques, la survie et la reproduction des survivants à cet évènement a pu dépendre de deux facteurs combinant des effets extrinsèques et intrinsèques : la taille des unités maternelles et l'importance des individus disparus au sein de ces unités. En effet, la déstabilisation sociale suggérée dans cette étude met en évidence que les unités de petite taille (deux individus) s'associent avec un plus grand nombre d'unité mais de façon moins durable suggérant des liens sociaux plus lâche. J'interprète ce résultat comme correspondant à la nécessité de maintenir une taille de groupe fonctionnelle pour cette petite unité sociale, pour cela ces unités doivent systématiquement s'associer à d'autres unités maternelles mais ne peuvent le faire que temporairement. En effet chez les prédateurs sociaux de nombreuses études révèlent l'existence d'une taille optimale de groupe pour laquelle les bénéfices sont maximisés. Il est probable que la reproduction et la survie dans les unités ayant perdues les plus grandes proportions d'individus aient été significativement altérées. Aussi, William et Lusseau (2006) ont montré l'importance de facteurs intrinsèques à la socialité comme par exemple les rôles déterminants de certains individus et de certaines unités maternelles dans le maintien des réseaux sociaux d'une population d'orques avec les conséquences démographiques qu'il implique. La perte d'individus clés dans les unités maternelles, ayant par exemple des rôles importants dans la chasse coordonnée de certaines proies ou dans les processus de transmission sociale de comportements, peut ainsi fortement influencer la survie des survivants. Comme suggéré pour la population d'orques résidentes du Sud de l'île de Vancouver, dont l'effectif est similaire à celle de Crozet (population estimée à 85 individus en 2011), les conséquences d'un prélèvement important d'individus dans les unités maternelles, en particulier s'ils représentent des individus clés dans la reproduction et dans la survie générale, peut être critique pour des populations de petite taille.

Les bénéfiques

La combinaison des variations des taux d'interaction observés entre les unités maternelles et la distinction des périodes de braconnage et d'après braconnage a permis de mettre en évidence les bénéfices potentiels de la déprédation sur la démographie des orques de Crozet. En effet, les dangers et risques les plus importants liés aux interactions avec les pêcheries ont disparu avec l'arrêt du braconnage dans la ZEE de Crozet en 2003. Contrairement aux pseudorques sur les palangres pélagiques au thon (Read, 2005 ; Baird & Gorgone, 2005), ou les cachalots sur les palangres démersales (Hucke-Gaete et al., 2004),

aucun accident lié à un accrochage sur le matériel de pêche n'a été documenté à ce jour pour les orques à Crozet. En fait, dans le monde, un des seuls cas d'accident a été observé au large du Brésil en 1994 sur une palangre pélagique au thon (Dalla Rosa & Secchi, 2007).

Cette absence de danger immédiat a permis de mettre en évidence un net avantage démographique chez les unités maternelles interagissant de façon importante avec les pêcheries. Pour de nombreuses espèces de prédateurs supérieurs une relation étroite entre reproduction et disponibilité en proies a été observée avec une augmentation de la fécondité, mais aussi du recrutement avec l'augmentation de la disponibilité en proies (e.g. Brand & Keith, 1979 ; Ford & Pitelka, 1984 ; Pons & Migot, 1995). Par exemple, Ford et al., (2009) et Ward et al., (2009) ont trouvé une relation linéaire de l'abondance en saumons Chinook sur la fécondité des orques « résidentes » du Nord et du Sud de l'île de Vancouver. Avec une estimation d'environ 116 t de légine prises sur les palangres par an et 78 individus impliqués dans la déprédation, l'apport énergétique de cette ressource artificielle est substantiel. A partir des estimations des besoins énergétiques de l'espèce et des caractéristiques de la légine australe, nous avons évalué que cet apport pouvait satisfaire annuellement les besoins de 5 à 6 orques, soit environ 6% de la population de Crozet (Williams et al., 2004). Mes travaux ont permis d'établir que les très fortes variations de taux d'interaction selon les unités maternelles se traduisent directement sur leur taux de reproduction.

Selon l'hypothèse que les grands prédateurs utilisent prioritairement une ressource naturelle lorsque celle-ci est abondante, la déprédation peut constituer une source d'énergie supplémentaire venant combler les périodes de raréfaction des proies naturelles. Par exemple, Patterson et al. (2004) ont suggéré que la saisonnalité dans la déprédation des lions au Kenya était principalement due aux variations d'abondance de leurs proies principales. Une telle tendance est confirmée par certaines unités maternelles d'orques qui semblent se détourner du comportement de déprédation et privilégient leur proie naturelle, les éléphants de mer, pendant leur période d'abondance entre Octobre et Décembre. Avec très peu d'observations faites depuis les côtes des îles le reste de l'année, les proies recherchées entre Janvier et Octobre sont peu connues. Guinet (1991b) a noté un regain d'observations en Mars-Avril correspondant au retour progressif des éléphants de mer à l'eau après la mue.

E. Influence de facteurs naturels

Déclin des proies

Au-delà des effets des interactions avec les pêcheries, le degré de divergence des trajectoires démographiques entre les unités maternelles peut aussi être significativement influencé par des facteurs environnementaux et démographiques. En particulier, les orques qui n'interagissent pas avec les pêcheries ont conservé une survie élevée pendant la période du braconnage mais sont marquées par un déclin brutal depuis le début des années 2000. Ces orques sont uniquement observées depuis les côtes de l'île de la Possession où elles capturent essentiellement des éléphants de mers. Or cette ressource a diminué de plus de 50% depuis les années 1970 dans la zone Sub-antarctique, en particulier à Kerguelen et Crozet (Guinet et al., 1999). L'évolution des effectifs d'éléphant de mer sur l'île de la Possession atteint ses niveaux les plus faibles au cours des années 1990 et semblent ré-augmenter de manière significative à partir des années 2000 (Figure 40). Combiné à la diminution des grands cétacés dans la zone Sub-antarctique qui fait partie des dernières zones de chasse commerciale dans le monde (Gambell, 1999), le déclin des éléphants de mer peut être impliqué dans les trajectoires démographiques des orques de Crozet, en particulier les unités maternelles dépendant potentiellement grandement de ces ressources. Malgré un besoin de quantifier de manière plus précise leur degré de spécialisation envers ces espèces, les futurs modèles démographiques devront intégrer ce type de variable. Une très faible fécondité a été observée pour les orques observées depuis les côtes (e.g. 0,017 nouveau né par femelle mature par an en 1988 et 2000 correspondant à la naissance d'un petit vivant tout les 58 ans ! Guinet (1991b) et Poncelet et al. (2010) révèlent une absence de recrutement pour ces groupes d'orques. Cette faible fécondité très probablement liée à une raréfaction des proies naturelles (e.g. éléphants de mer) car antérieure au début de la pêche légale et illégale a engendré un effet de vieillissement de la population, en particulier pour les unités qui n'interagissent pas avec les pêcheries et pour lesquelles le taux de recrutement reste très faible. Ce vieillissement affectant leur survie et leur reproduction avec pour certaines unités la présence de femelles post-reproductrice, il peut condamner ces unités à moyen terme. De plus la diminution de la ressource a pu aussi avoir un impact sur l'organisation sociale de ces unités comme cela a été montré chez les orques « résidentes » du Sud de l'île de Vancouver dont la force des associations diminue les années marquées par une faible abondance en saumon (Parsons et al., 2009).

Densité dépendance

Le déclin significatif du nombre d'orques au cours des années 1990 et l'augmentation des éléphants de mer après les années 2000 a pu limiter les effets potentiels de densité

dépendance et de compétition intra-spécifique sur ce type de proie. En effet, si le vieillissement des unités n'interagissant pas avec les pêcheries diminue leur survie et leur reproduction, un abaissement de la compétition entre ces unités a pu participer aux trajectoires positives prises par les orques interagissant avec les pêcheries. Dans la lignée des modèles prédateur-proie de type Lotka-Volterra appliqués aux espèces de grands prédateurs (e.g. Vucetich et al., 2002, 2011), les processus de « bottom up » peuvent être particulièrement significatif pour les population de petite taille en fonction de la biologie des espèces impliquées. Par exemple, le développement lent de certaines espèces longévives peut créer un décalage plus important dans la réponse des populations aux changements de disponibilité en proie (Wangersky & Cunningham, 1957). C'est le cas des orques et la réponse de la population de Crozet à l'augmentation actuelle de la population d'éléphants de mer de Crozet. Il est probable que l'on observe dans les années à venir une inversion de la trajectoire démographique des quelques unités maternelles d'orques n'interagissant pas ou peu avec les pêcheries et ayant conservée un potentiel reproducteur. En effet, outre les éléphants de mer, les effectifs de l'ensemble des proies connues pour être consommées par les orques de Crozet se reconstituent progressivement (otaries, grands cétacés, etc.). Cependant compte tenu des caractéristiques démographiques de l'espèce le rétablissement de cette population sera forcément lent et ne pourra être significativement détecté qu'après un décalage temporel important. Une inconnue majeure est l'effet à long terme de la pêche qui pourrait contribuer au maintien d'un effectif artificiellement élevé par rapport aux disponibilités alimentaires naturelles. Cependant cela est peu probable dans un avenir immédiat compte tenu de la perte de plus de 50 % de l'effectif de la population d'orque dans les années 1990. La poursuite à long terme du suivi de la population d'orques par photo-identification permettra d'évaluer ces réponses démographiques.

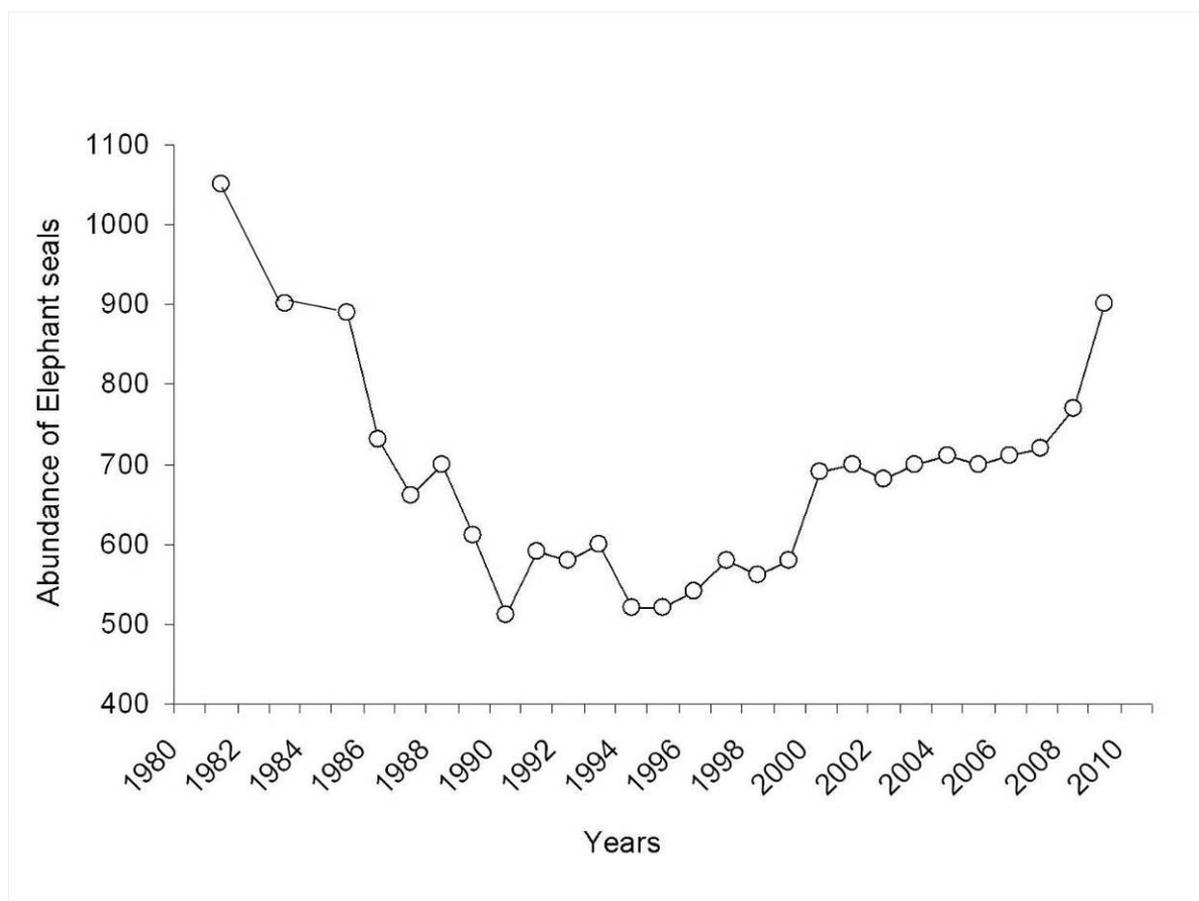


Figure 40. Evolution du nombre de naissance d'éléphants de mer sur l'île de la Possession (source : K.Delord CEBC CNRS).

F. Origine des variations comportementales

Une des questions principales soulevée par cette étude concerne l'origine des variations comportementales observées entre les unités maternelles de la population, notamment au niveau des variations des taux d'interaction avec les pêcheries. Ces variations sont-elles nées avec l'arrivée des premiers palangriers ou traduisent-elles la présence de variations comportementales naturelles antérieures au début des pêcheries ? Les résultats obtenus dans cette étude suggèrent qu'il pourrait s'agir d'une combinaison de ces deux processus.

Variations naturelles.

Guinet (1992) avait déjà remarqué la présence de variations comportementales importantes entre les unités maternelles observées depuis les côtes de l'île de la Possession. Ces variations étaient traduites par la distribution, la fréquence d'occurrence et aussi par les

techniques de chasse utilisées, en particulier sur les éléphants de mer. Plus difficiles à examiner, ce sont les variations d'écologie alimentaire et la présence de spécialisations entre les unités maternelles qui ont pu favoriser l'apparition du comportement de déprédation dans certaines unités et pas dans d'autres. Comme dans de nombreuses populations animales potentiellement généralistes, les spécialisations alimentaires ont été principalement associées à une importante hétérogénéité de l'habitat et à la disponibilité d'un grand nombre de niches différentes (Bolnick et al., 2003 ; Sargeant et al., 2007). Or les orques de Crozet font partie des populations d'orques du monde présentant un comportement alimentaire qualifié de généraliste. Des données d'observation récentes collectées depuis l'île de la Possession entre Octobre et Décembre 2011 suggèrent la présence de variations de préférences alimentaires pour une autre proie potentielle des orques de Crozet à savoir les poissons côtiers. Guinet (1991a ; 1992) suggéraient que les poissons consommés par les orques autour de l'île de la Possession étaient des *Notothenidae*, et ce d'après des restes récoltés à proximité d'animaux se nourrissant. Parmi les espèces qui peuvent potentiellement être recherchées par les orques, il y a, la bocasse à tête massive (*Notothenia coriiceps*), le colin de Kerguelen (juvénile, *Notothenia rossii*), et la bocasse à gorge orange (*Paranothenia magellanica*). Toutes ces espèces sont >30cm et >1kg et peuvent être rencontrées en forte densité en zone côtière. Le comportement de chasse sur ces espèces potentielles se traduit par une dispersion combinée à des allers-retours et des longues plongées des individus sur une zone restreinte située au-delà des barrières de laminaires, généralement à l'entrée des baies à des profondeurs comprises entre 30 et 100mètres. Ce comportement peut durer plusieurs heures sur une même zone. Il peut s'apparenter au comportement de recherche alimentaire décrit chez les orques « résidentes » du Pacifique Nord Est qui chassent le saumon généralement individuellement ou en sous groupes de 2-3 individus (Bigg et al., 1990 ; Ford et al., 1998 ; Ford & Ellis, 2006). Les observations conduites révèlent d'une part qu'une unité connue pour n'avoir jamais été observée interagir avec la pêcherie n'a jamais engagé ce comportement de recherche alimentaire consacrant la totalité de son temps à la recherche d'éléphants de mer le long des « platiers » rocheux (Figure 41). D'autre part, elles montrent que les orques qui interagissent avec les pêcheries à des hauts niveaux passent naturellement une large partie de leur temps de recherche alimentaire à chasser les espèces potentielles de poissons côtiers. Ces unités exhibent aussi des comportements de chasse sur les éléphants de mer le long des « platiers » rocheux, le long des plages avec échouage partiel, ainsi que des captures de manchots, mais à une fréquence plus rare que les autres unités, même pendant une période d'abondance telle que le printemps austral. Malgré le faible nombre d'observations, il est

possible que des préférences alimentaires naturelles envers le poisson par certaines unités aient favorisé l'acquisition de la déprédation sur une autre espèce de poisson qu'est la légine australe. Par exemple, le comportement de déprédation sur les palangres en Alaska été exhibé jusqu'à présent uniquement par des orques de type « résidentes », naturellement piscivores, alors que les orques de type « transientes », se nourrissant de mammifères marins n'ont jamais été observées interagir avec ces navires (Yano & Dalheim, 1995 ; Saulitis et al., 2000 ; Matkin et al., 2004). Les variations de signatures isotopiques présentées dans cette étude pourront être comparées avec les signatures de ces espèces de poissons côtiers. Accompagnée d'une analyse comparative des acides gras (Herman et al., 2005, 2008), ces deux techniques pourront aider à caractériser la proportion de ces proies potentielles dans le régime alimentaire des unités maternelles.

Par ailleurs rien n'exclut que ces orques chassaient naturellement la légine de façon occasionnelle avant l'arrivée des pêcheurs. En effet des données récentes révèlent que les capacités de plongées de certaines populations d'orques sont supérieures à ce qui était présumé. Ainsi des orques de type B (connu pour se nourrir de phoques) ont été observés plonger de façon répétée à 500 m de profondeur (Pitman comm. pers., Pitman & Durban, 2011a), rendant plausible l'hypothèse que les orques sous certaines conditions et certaines période de l'année (reproduction des légine) peuvent accéder naturellement à cette ressource. Cependant les signatures isotopiques observées suggèrent que cette ressource contribue que faiblement au régime alimentaire de cette population.

Outre les variations de préférences alimentaires antérieures à l'arrivée des pêcheries, les variations de distribution, d'occurrence et d'efficacité de chasse des unités, cette dernière les soumettant à des niveaux de pression énergétiques différents, ont pu aussi influencer l'acquisition du comportement de déprédation.

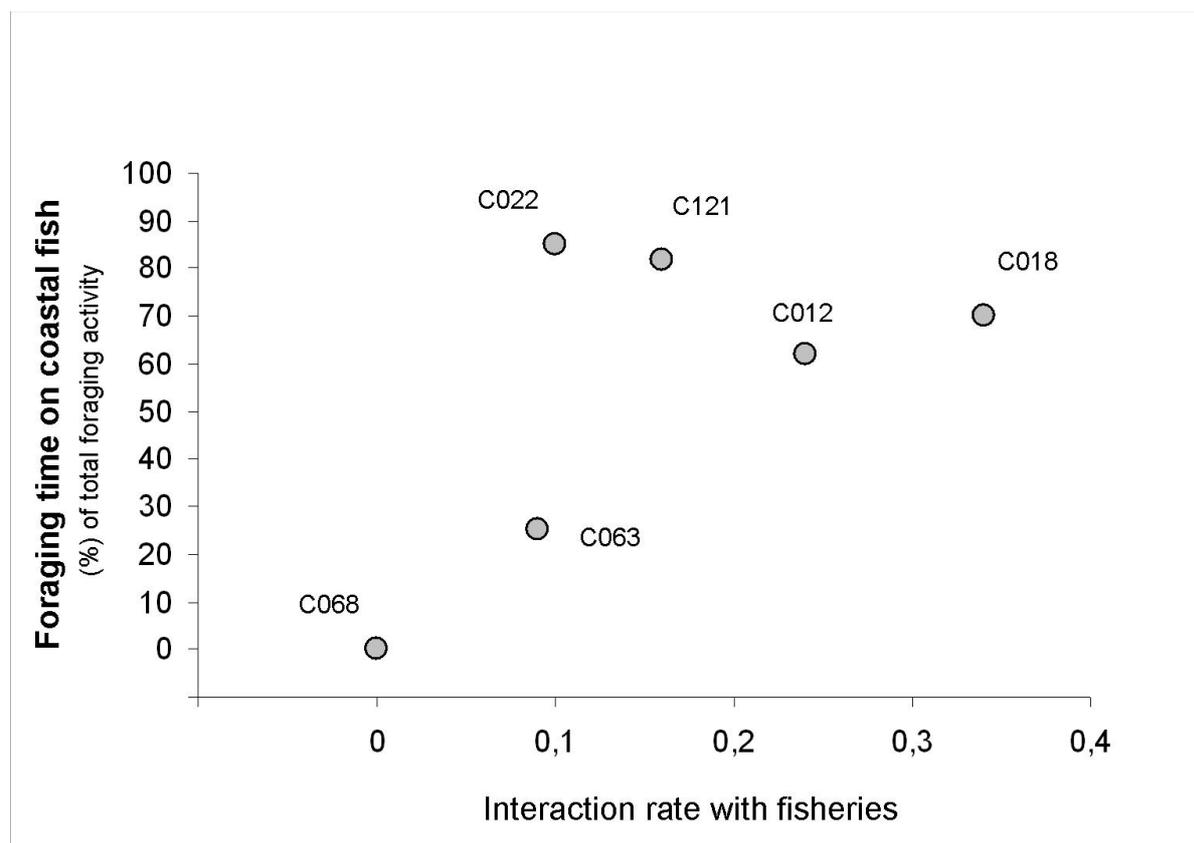


Figure 41. Proportion du temps de recherche alimentaire sur du poisson côtier (entrée de la Baie Américaine et de la Petite Manchotière) calculée pour chaque unité maternelle observée entre le 17/10/2011 et le 3/12/2011 le long des côtes de l'île de la Possession, en relation avec le taux d'interaction des unités avec les pêcheries entre 2003 et 2011.

Variations artificielles : Acquisition et transmission du comportement de déprédation

Comme suggéré en Alaska, le comportement de déprédation par les orques semble avoir été initialement acquis par une faible fraction des unités maternelles des populations, puis consécutivement appris par d'autres unités en un intervalle de temps de l'ordre de quelques années (Dahlheim, 1988). Cet exemple montre l'implication possible de processus de transmission d'un nouveau comportement à partir d'une unité maternelle, et même d'un individu « inventeur ». Alors que l'invention et la transmission de comportements augmentant la « fitness » des individus sous les effets de la sélection naturelle est un processus lent (se chiffrant en milliers d'année) la transmission comportementale se déroule à une échelle temporelle beaucoup plus courte mais implique des facteurs sociaux déterminants. En effet, bien qu'il y ait une possibilité que les unités maternelles d'orques apprennent la déprédation de manière indépendante, la présence de variations comportementales significatives corrélées à l'affinité des unités et combinées aux caractéristiques socio-écologiques de l'espèce vont

dans le sens d'une transmission sociale horizontale (d'individu à individu ou d'unité à unité). Le manque de données collectées à l'arrivée des premiers palangriers sur la zone ne permet malheureusement pas de caractériser les unités maternelles à l'origine de la dissémination du comportement au sein de la majorité des unités de la population d'orques de Crozet. Comme démontré dans de nombreuses espèces animales non humaines (Cavalli-Sforza & Feldman, 1981 ; Laland et al., 1993 ; Whiten, 1999 ; Galef & Giraldeau, 2001 ; Galef & Laland, 2005), la transmission horizontale d'une culture représente le mécanisme permettant une réponse rapide à des changements environnementaux, contrairement aux transmissions verticales et obliques (Laland et al., 1993 ; Freeberg, 2000). Déjà mis en évidence chez les vertébrés en particulier les espèces à haut niveau de socialité tels que les primates non-humain (Van Schaik et al., 2003), cette transmission a aussi été décrite chez les cétacés, en particulier chez les espèces utilisant des comportements complexes telles que l'orque (Whitehead, 1998 ; Whitehead et al., 2004 ; Yurk et al., 2002, Deecke et al., 2000). Les effets de la transmission horizontale, couplés à ceux des transmissions verticales et obliques ainsi qu'à une grande hétérogénéité de l'habitat ont ainsi pu avoir une influence significative sur la manière dont s'est propagée la déprédation au sein de cette population.

G. Conservation des orques de Crozet et implications globales

La déprédation représente aujourd'hui un des conflits d'usage les plus sensibles et controversés entre l'Homme et les espèces animales dans le monde, tant en milieu terrestre qu'en milieu marin. L'intensification des pressions industrielles, énergétiques et alimentaires liées à la croissance accélérée du nombre d'humains sur Terre et la raréfaction des ressources globales accentue cette compétition qui se traduit par une destruction des milieux naturels, une perte de biodiversité considérable et un effondrement mondial des effectifs de la plupart des espèces de grands prédateurs. Comme les orques de Crozet, la majorité des populations animales impliquées dans de la déprédation, qu'elle soit sur des animaux d'élevage, sur des captures de pêche et même sur des cultures céréalières, ont payé un lourd tribut au cours des 50 dernières années, arrivant parfois aux limites de l'extinction. Or, les survivants à cette hécatombe, bien que bénéficiant pour la plupart aujourd'hui de mesures de protection et de conservation, sont maintenant confrontés à d'autres problèmes dont les principaux sont la destruction et la dégradation de leur habitat ainsi que la réduction de leurs ressources naturelles. Inévitablement, ces problèmes représentent les forces qui peuvent amener les

populations animales à se retrouver de plus en plus au contact de l'Homme et de ses activités dans le futur.

L'époque actuelle jouit d'élan de conservation et de protection de l'environnement significatifs, avec la recherche de solutions durables à ces problèmes. Grâce à cette politique, certaines populations animales se rétablissent lentement. En plus des bénéfices directs des mesures de conservation, d'autres populations semblent profiter des effets positifs de l'apport artificiel d'une ressource obtenue par déprédation. C'est le cas de certaines unités maternelles d'orques de Crozet qui en bénéficient démographiquement. Cependant, ces avantages à court terme ne garantissent pas une stabilité à long terme. L'inquiétude concerne d'une part les conséquences biologiques (e.g. perturbation de l'équilibre énergétique naturel par l'apport d'une proie non naturelle) et écologiques (e.g. conséquence que représenterait un sureffectif d'une population de prédateur maintenue artificiellement sur l'ensemble de l'écosystème). D'autre part, le facteur socio-économique, qui représente sans doute le facteur le plus puissant et influent dans n'importe quelle décision humaine d'aujourd'hui et de demain, peut rapidement changer le sens de ces tendances. Par exemple, la perte d'une culture ancestrale de co-existence avec les grands prédateurs chez les éleveurs, et même chez l'ensemble de la population d'Europe Occidentale, rend leurs retours progressifs et récents (e.g. loup, ours) extrêmement compliqués d'un point de vue socio-économique et ramène régulièrement l'Homme à une réponse de type « contrôle légal ». Nous l'avons vu, la population emblématique d'orques de Crozet a un statut de population vulnérable et fragile par sa petite taille. Dans ce contexte, cette étude, représentant le fruit d'une collaboration entre les pêcheurs, les décisionnaires et gestionnaires (i.e. l'Etat) et les scientifiques me semble tout à fait originale et a été bénéfique pour l'ensemble des acteurs impliqués dans cette démarche. Continuer à chercher des solutions de mitigation par une telle collaboration tout en perpétuant le suivi des populations animales concernées et en prenant en compte leurs caractéristiques dans les plans de conservation, constitue sans doute le meilleur chemin à suivre dans l'optique d'une cohabitation durable avec ces espèces dans le futur.

Par ailleurs ce travail souligne l'importance de disposer de suivis démographiques à long terme pour être en mesure d'évaluer les conséquences de changement naturel ou d'usage des écosystèmes. En effet, sans des travaux préalables à la mise en place de la pêcherie de Crozet les changements considérables présentés dans cette thèse seraient passés inaperçus ou n'auraient pas pu être interprétés. Cette étude plaide pour la nécessité de maintenir partout où

cela est possible et a été déjà entrepris des suivis à long terme des populations animales et/ou d'écosystèmes qui seuls nous permettent d'évaluer les conséquences des changements en cours et d'étudier les mesures compensatoires.

H. Perspectives

A l'issue de ce travail de thèse, les perspectives sont larges en terme d'approfondissement de certains travaux ou de nouvelles voies à explorer. Un grand nombre de ces perspectives ont déjà été évoquées dans cette discussion. En voici les principales :

L'identification de nouveaux facteurs faisant varier la déprédation des orques

Les données de pêche déjà collectées depuis 2003 offrent la possibilité d'examiner d'autres facteurs opérationnels tels que l'effet du nombre de navires présents simultanément sur une zone de pêche à des distances différentes les uns des autres, le comportement de la personne aux commandes au moment du virage, et l'interaction entre la zone de pêche, la période de l'année, l'identité et la distribution des unités sociales d'orques. Les bénéfices nets finaux à la fin d'une saison de pêche pour avoir appliqué la stratégie du « triangle » doivent aussi être évalués avec plus de précision au cours des prochaines années.

Enfin, l'influence des caractéristiques intrinsèques au navire, en particulier leur niveau de détectabilité acoustique par les orques reste aussi à déterminer.

La meilleure définition de l'écologie alimentaire des orques

Isotopes stables et acide gras

En 2011 a commencé un projet de collecte d'échantillons de peau et de gras sur les orques au moyen de biopsies. L'augmentation du nombre d'échantillons au cours des années à venir pourra permettre de caractériser avec plus de précision les proies qui composent le régime alimentaire des orques de Crozet. En particulier, l'utilisation des acides gras peut permettre d'affiner les estimations des proportions de chaque type de proie dans le régime alimentaire des unités maternelles. 6 unités maternelles ont déjà été échantillonnées sur les 28

qui composent la population. L'augmentation de ce chiffre aidera à mieux caractériser les variations d'écologie alimentaire entre ces unités. Aussi, la comparaison des résultats avec les données collectées par Reinsiger et al. (2011b) autour des îles du Prince Edward, zone aussi fréquentée par certaines unités d'orques régulièrement vues à Crozet permettra de mettre en évidence le degré de variations d'écologie alimentaires des orques des deux sites. Par ailleurs des techniques récentes de dosage du rapport d'acides gras dans la couche supérieure du lard permettent d'estimer l'âge des individus avec une précision d'environ 4 ans (Herman et al., 2008). Ces données sur l'âge seraient d'un apport considérable pour les analyses démographiques et l'interprétation des trajectoires démographiques observées entre les différentes unités maternelles (i.e. est-ce que les unités maternelles sans recrutement sont uniquement composées de femelles âgées et donc ayant probablement achevé leur vie reproductrice ?)

Suivi satellite et données de plongées

Lors d'une mission effectuée sur l'île de la Possession entre Octobre et Décembre 2011, 4 balises ont pu être déployées sur 3 mâles adultes et 1 femelle adulte. Malheureusement 1 seule de ces balises a correctement fonctionné une fois placée sur l'animal appartenant à une unité n'interagissant pas avec les pêcheries. Les premiers résultats montrent des déplacements dans une zone extrêmement restreinte au cours de la période de reproduction des éléphants de mer. Les dernières générations de balises développées par Wildlife Computers ont été déployées en Antarctique, dans le Pacifique Nord Est et en Arctique avec succès (Andrews et al., 2008 ; Durban & Pitman, 2011b ; Matthews et al., 2011). Récemment les systèmes de localisation Argos ont été couplés avec un TDR (Time Depth recorder) fournissant les profils de plongée des animaux. Le déploiement de ce type de balise pourra d'abord amener des informations déterminantes sur les zones de recherche alimentaire des unités maternelles ainsi que les stratégies d'alimentation dans l'axe vertical (i.e. plongée). Si plusieurs unités maternelles peuvent être équipées simultanément les données satellite peuvent confirmer les variations d'écologie alimentaires entre les unités décrites dans cette étude.

Aussi, ce type de données peut amener des éléments déterminants dans la compréhension du comportement de prédation des orques vis-à-vis des palangriers. En effet, elles peuvent renseigner d'un part sur les positions des unités avant l'arrivée d'un navire et la distance nécessaire de détection, et d'autre part sur le mode opératoire des orques autour des palangres

dans la dimension horizontale mais aussi verticale (e.g. profondeurs auxquelles les orques interagissent avec les hameçons).

La précision des facteurs influençant les variations démographiques des orques

Définition de la population

Une des premières étapes nécessaires à l'application de modèles démographiques et l'estimation de paramètres tels que la survie est de délimiter la population d'orques de Crozet de manière plus précise. Les cas d'observations d'orques de Crozet le long des côtes de l'île Marion ou dans les eaux de Kerguelen suggèrent en effet la possibilité d'échanges de gènes avec les orques étant davantage affiliées à ces îles. Bien que les données d'observation suggèrent une grande fidélité au site par certaines unités maternelles, il est possible que d'autres unités, par leur distribution et leurs mouvements, fassent le lien entre les orques des différentes îles. Evaluer la connectivité entre les îles par les données génétiques représente une étape majeure à franchir au cours des prochaines années. Une fois de plus la collaboration internationale avec les chercheurs Sud-Africains sera un moyen d'y parvenir.

Abondance des proies naturelles

La caractérisation des proies composant le régime alimentaire de ces orques permettra d'évaluer le degré de spécialisation et donc de dépendance des unités maternelles envers certaines de ces espèces. Obtenir des informations sur les fluctuations démographiques de ces proies peut aider à mieux comprendre l'influence de facteurs naturels sur la dynamique de la population d'orques de Crozet au travers d'une utilisation de modèles démographiques prenant en compte ce type de co-variable. En particulier, une enquête récente a permis de rassembler un plus grand nombre de données de photo-identification collectées au cours des années 1990 pour combler les années creuses. Avec ces nouvelles données, la survie mais surtout la fécondité pourront être estimées de manière plus précises et mises en relation avec les fluctuations des proies.

La déprédation des cachalots et conséquence sur les populations

La méthode d'estimation des pertes en légine australe dues à la déprédation doit être affinée par la prise en compte d'autres facteurs et ce à plus fine échelle spatio-temporelle. Ceci est particulièrement important pour la déprédation exercée par les cachalots dont l'écologie alimentaire naturelle et la biologie rendent leur impact difficile à caractériser. Aussi, comme les orques mais à des niveaux plus faibles, les cachalots bénéficient d'un suivi par photo-identification depuis 2003. Les populations ayant subi de lourdes pertes pendant plusieurs décennies de chasse commerciale dans l'océan Austral, il sera intéressant d'évaluer les tendances démographiques des cachalots de Crozet, mais aussi de Kerguelen dont les premières données d'observation suggèrent une ségrégation spatiale marquée avec très peu de recouvrement d'individus entre les deux sites.

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. La déprédation par les orques et les cachalots dans la ZEE de l'archipel de Crozet 36
- Figure 2. Carte de l'archipel de Crozet avec les isobathes. **Erreur ! Signet non défini.**
- Figure 3. Représentation de la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) (1 000 mm)..... 43
- Figure 4. Position des palangres relevées dans la ZEE de Crozet (ligne) entre 2003 et 2010. 45
- Figure 5. Positions des observations d'orques de Crozet autour de l'archipel, depuis les palangriers (rouge) et depuis les côtes de l'Ile de la Possession (bleu) entre 2003 et 2011..... 52
- Figure 6. Carte de l'île de la Possession et sites des principales observations d'orques (bleu) 53
- Figure 7. a. Réseaux sociaux produits par NetDraw. Chaque point représente un individu. Tous les individus associés au d'un minimum d'une observation sont reliés. b. La forme d'orque régulièrement observée à Crozet (« orques de Crozet ») (n = 125 entre 2003-2011)..... 53
- Figure 8. Diagramme des proportions de lignes relevées en absence de cétacés (gris foncé) ou en présence d'orques seules (blanc), de cachalots seuls (noir) et d'orques et cachalots simultanément (gris clair) dans les ZEE de Crozet (n = 6 751 lignes) et Kerguelen (n = 20 009)..... 71
- Figure 9. Variations spatiales du taux d'interaction a. des orques et b. des cachalots avec les palangriers. Les valeurs présentées sont des moyennes par maille de 0,1x0,1° avec un minimum de 4 palangres en présence de l'un des deux cas de figure 72
- Figure 10. Estimations du degré d'autocorrelation temporelle (lag = palangres relevées consécutivement par un même navire au sein d'une même marée) sur la probabilité d'interaction des orques (a) et des cachalots (b), par méthode PACF (Partial Auto Correlation Function) pour laquelle la dépendance des évènements intermédiaires (au milieu d'un lag) est enlevée (Box et al., 2008). 74
- Figure 11. Variations spatiales du taux d'interaction a. des orques et b. des cachalots avec les palangriers. Les valeurs présentées sont des moyennes par maille de 0,1x0,1° avec un minimum de 4 palangres en présence de l'un des deux cas de figure. 75
- Figure 12. Variations intra-annuelles moyennes \pm SD des probabilité d'interaction des orques (noir) et des cachalots (gris) prédites par les modèles généralisés mixtes intégrant l'effet de la session de pêche (batch)..... 77
- Figure 13. Estimations du degré d'autocorrelation temporelle (lag = palangres relevées consécutivement par un même navire au sein d'une même marée) sur le rendement de pêche (CPUE), par méthode PACF (Partial Auto Correlation Function) pour laquelle la dépendance des évènements intermédiaires (au milieu d'un lag) est enlevée (Box et al., 2008)..... 79
- Figure 14. Variogramme de l'effet de la distance de palangres sur le rendement de pêche (CPUE). Les distances entre deux palangres ont été calculées en utilisant les positions médianes des palangres et la fonction *Rdistearth* de R..... 80
- Figure 15. Variations spatiales du rendement (g de légine par hameçon) sur la période 2003-2010 en absence de cétacés. Les valeurs sont des moyennes par maille de 0,1x0,1° avec au minimum 4 palangres par maille. 81

- Figure 16. Boxplot dérivés du modèle $\log\text{CPUE} \sim \text{presoo}$, $\text{random} = 1/\text{batch}$, $\text{autocor} \text{ARI}()$ prédisant le rendement de pêche ($\log\text{CPUE}$) en fonction de l'interaction des orques seules (oo), des cachalots seuls (Pm) et des deux espèces en co-occurrence (oo + Pm) avec les palangres. Le rendement en absence totale d'interaction avec les cétacés est aussi présenté (no interaction)..... 83
- Figure 17. Histogrammes représentant la biomasse totale de légine (D.e.) pêchée (gris foncé) ainsi que la biomasse perdue par déprédation orques, qu'elles soient seules (blanc), ou avec les cachalots (gris clair). La courbe correspond à l'effort annuel en nombre d'hameçons déployés et remontés par les pêcheurs dans la ZEE de Crozet..... 84
- Figure 18. Relation entre la richesse de la zone en légine (estimée par le rendement de pêche en absence de cétacés) et le taux d'interaction des cachalots (Pm) et des orques (Oo) dans cette zone 85
- Figure 19. Le temps que mettent les pêcheurs à virer une palangre (temps entre l'arrivée du premier et du dernier hameçon en surface) en fonction de la longueur de la palangre virée. L'équation de la droite d'ajustement est $y=0,027x + 13,21$, $r^2 = 0,59$ 98
- Figure 20. Valeurs prédites de rendement de pêche en fonction de la longueur de palangre relevée en absence (gris) et en présence d'orques (noir). Les courbes ont été ajustées par la fonction lowess dans R, qui est de type polynomiale pondérée localement 100
- Figure 21. Valeurs prédites de rendement de pêche en fonction de la vitesse de virage de la palangre en absence (gris) et en présence d'orques (noir). Les courbes ont été ajustées par la fonction lowess dans R, qui est de type polynomiale pondérée localement. 101
- Figure 22. Valeurs prédites par le meilleur modèle GLMM du temps médian (jours) que met un groupe d'orques quelconque à retrouver un navire en fonction de la distance (km) qu'il parcourt pour quitter une zone soumise à de la déprédation. La zone grise représente les intervalles de confiance à 95%..... 102
- Figure 23. Valeurs moyennes des longueurs de ligne, de la distance parcourue et de vitesse de virage (présence d'orques) ainsi que des taux d'interaction avec les orques et rendements de pêche par navire en 2008-2009 et 2009-2010 dans la ZEE de Crozet. Les indices de significativité après tests de Student par paire sont présentés (***) $p < 0,0001$; ** $0,001 < p < 0,005$; * $p = 0,005$). 104
- Figure 24. Modularité du dendrogramme présenté sur la figure 25, suggérant la meilleure division sociale de la population pour un indice d'association de 0,117 pour une valeur de modularité G (contrôlant le degré de grégairisme des individus) maximum de 0,697 (Whietthead, 2009). 122
- Figure 25. Dendrogramme obtenu par analyse de groupe (Average-linkage cluster) des associations entre 76 individus des orques de Crozet photographiées sur au minimum 10 observations $C > 0$. L'estimation du coefficient maximum de modularité ($Q = 0,697$) pour un indice d'association de 0,117 définit 9 ensembles distincts d'individus. Le seuil défini par le « knot diagram » (figure 26) est de 0,767 ce qui divise le dendrogramme en 25 sous-ensembles pouvant être assimilés aux unités sociales ou unités maternelles dans le cas d'une population d'orques. L'identifiant donné à ces unités maternelles et utilisés pour le reste des analyses est indiqué..... 123
- Figure 26. « knot diagram », valeurs cumulées de bifurcations estimées sur le dendrogramme par analyse « average linkage cluster » en fonction des indices d'association des individus. Le diagramme suggère un nœud pour un indice d'association de 0,767.124
- Figure 27; SLAR pour les individus photographiés sur au minimum 10 observations $C > 0$. Les barres d'erreurs ont été estimées par une méthode de Jacknife. Le meilleur modèle (basé sur le maximum de vraisemblance) correspond à des associations

- occasionnelles (court terme) et les associations constantes (long terme). Le modèle nul représente le SLAR théorique si les individus s'associent de manière aléatoire 126
- Figure 28. Distribution des indices d'association (HWI) et des maximums d'indice d'association estimés pour les trois périodes avant-braconnage, braconnage et après braconnage..... 127
- Figure 29. Effet de la taille des unités maternelles ($n = 23$) sur leur maximum d'association moyen avec les autres unités (calculé sur la période 2003-2011). *** traduit une relation significative à niveau de $p < 0,001$; ** $0,005 > p > 0,001$ (Student)..... 129
- Figure 30. Variations des taux de rencontre moyens entre les unités maternelles depuis les côtes de l'île de la Possession (noir) et depuis les palangriers (=taux d'interaction, gris) calculés entre 2003 et 2011. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. 146
- Figure 31. Exemple de variations saisonnières des taux de rencontre entre les unités maternelles observées depuis les côtes de l'île de la Possession et depuis les palangriers. Les valeurs sont des moyennes calculées entre 2003 et 2011..... **Erreur ! Signet non défini.**
- Figure 32. Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) (moyennes \pm SD) des orques de Crozet ainsi que des différentes espèces marines faisant partie de leur régime alimentaire ou susceptibles d'en faire partie. Les signatures des orques et des cachalots sont issues d'échantillons de peau, celles des poissons et requins sont issues d'échantillons de muscle et celles des pinnipèdes et manchot sont issues d'échantillons de sang..... 152
- Figure 33. Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) (moyennes \pm SD) de 6 unités maternelles d'orques de Crozet..... 152
- Figure 34. Effet du taux d'interaction des unités maternelles avec les pêcheries sur les signatures de l'azote ($\delta^{15}N$) et du carbone ($\delta^{13}C$). 153
- Figure 35. Probabilités de capture estimées par le modèle [$P(g * \text{teffort } ni \ i)$] faisant la distinction entre l'effet de l'effort photographique depuis la côte et depuis les palangriers sur les orques connues pour interagir avec les pêcheries et celles qui n'interagissent pas. Les barres d'erreur représentent la SE estimée.**Erreur ! Signet non défini.**167
- Figure 36. Evolution de la survie apparente adulte Φ des orques de Crozet suivant si elles interagissent ou pas avec les pêcheries estimée entre 1977 et 2011 par le modèle [$\Phi(g * t \ i \ \text{quad} / ni \ \text{vessel} \ \text{quad}) P(g * \text{teffort } ni \ i)$]. Les barres d'erreurs représentent la SE des estimations..... 170
- Figure 37. Effet du taux d'interaction avec les pêcheries sur la fécondité (ici définie comme la probabilité pour une femelle reproductrice de donner naissance à un nouveau né par an). Le coefficient de régression standardisé suivant Gelman (2008) sur une échelle robit est $1,2 \pm 0,4$ 172
- Figure 38. Composants de la variance influençant la probabilité pour une femelle de donner naissance à un nouveau né par an. Les lignes horizontales claires et sombres représentent les intervalles de confiance à 50% et 80% respectivement, et les lignes verticales indiquent la médiane postérieure.173
- Figure 39. Stratégies de déplacement de 2 navires différents avec a. l'utilisation d'une seule zone à la fois ($n = 21$ jours) et b. la stratégie du « triangle » avec des allers-retours entre trois zones distinctes ($n = 32$ jours)..... 189
- Figure 40. Evolution de l'abondance des éléphants de mer sur l'île de la Possession (source : K.Delord CEBC CNRS). 198

Figure 41. Proportion du temps de recherche alimentaire sur du poisson côtier (entrée de la Baie Américaine et de la Petite Manchoitière) calculée pour chaque unité maternelle observée entre le 17/10/2011 et le 3/12/2011 le long des côtes de l'île de la Possession, en relation avec le taux d'interaction des unités avec les pêcheries entre 2003 et 2011..... 201

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Résultats des modèles testant les effets de l'année (year) et du mois (month) sur les probabilités d'interaction des orques (Inter oo) et des cachalots (Inter pm) avec les palangres mises à l'eau dans la ZEE de Crozet entre 2003 et 2010. L'effet de la session de pêche (i.e. succession de palangres relevées consécutivement à des distances les unes des autres inférieures à 45 km pour les orques et 35km pour les cachalots au sein d'une même marée d'un navire donné, noté batch) a été intégré en variable aléatoire avec une autocorrelation ARI au sein des palangres d'un même batch.

..... 77

Tableau 2. Sélection des modèles GLMM (fonction Lme, package Lme4 dans R) testés pour expliquer les variations de rendements de pêche (logCPUE). Les variables de réponse sont l'année (year) le mois (month), la présence d'orques (pres oo) ou de cachalots (pres pm). L'effet de la session de pêche (batch) a été intégré dans les modèles en variable aléatoire avec une autocorrelation ARI. L'unité à laquelle ces variables sont mesurées est la palangre. Les valeurs d'AIC sont présentées, par valeurs croissantes

..... 83

Tableau 3. Sélection par AIC des modèles généralisés mixtes (GLMM) expliquant le rendement de pêche (transformé en logarithme) avec les effets de la longueur de palangre (length), de la vitesse de virage (haulspeed) et de la présence d'orques (presoo), en effet additif ou en interaction. L'effet de la session de pêche (batch) a été intégré en variable aléatoire au sein de laquelle une autocorrelation temporelle (ARI) a été appliquée sur les palangres virées successivement. Seuls les 9 meilleurs modèles sont présentés, le modèle 10 est le modèle constant.

..... 99

Tableau 4. Estimations des paramètres du meilleur modèle testant les effets de la longueur de palangre (length), de la vitesse de virage (haulspeed) et de la présence d'orques (presoo) sur le rendement de pêche. L'effet de la session de pêche (batch) est en variable aléatoire. La fonction utilisée est lme dans R, le logarithme du rendement de pêche obéit à une loi normale.

..... 100

Tableau 5. Sélection par AIC des modèles de GLMM expliquant le temps (Timelag) que met un groupe d'orques donné ou un groupe quelconque d'orques à trouver ou retrouver un navire en fonction de la distance (dist) qu'il parcourt d'une palangre à une autre.

..... 103

Tableau 6. Résumé des changements de comportements des navires observés et des variations de leur taux d'interaction et rendements moyens avec les orques. Les signes (+) et (-) indiquent la tendance testée par Student par paire et ns quand les différences sont non-significatives)

..... 106

Tableau 7. Résumé de l'effort de photo-identification depuis les palangriers et depuis l'île de la Possession et nombre d'individus identifiés entre 2003 et 2011, et le nombre d'individus identifiés par les représentations d'ailerons. L'identification des orques de type D est présentée de manière indicative, les analyses sociales s'étant uniquement concentrées sur les orques de Crozet.

..... 125

Tableau 8. Ajustement des modèles de système social au SLAR. Associations constantes (const.) et associations temporaires (casual) sont testées dans les modèles dont les formules, le maximum de vraisemblance, le nombre de paramètres et la qualité d'ajustement sont présentés.

..... 125

Tableau 9. Statistiques des analyses sociales calculées pour les trois périodes d'avant braconnage, braconnage et après braconnage. Les valeurs présentées sont des moyennes \pm SD calculées à partir de l'ensemble des individus.

..... 127

Tableau 10. Nombre d'individus total composants les 25 unités maternelles et leur nombre d'observations par année entre 2003 et 2011. Les taux de rencontres moyens depuis les palangriers et/ou depuis l'île de la Possession sont indiqués

..... 145

Tableau 11. Résultats des modèles prédisant les taux de rencontre des orques (Enc.rate) des orques depuis les côtes de l'île de la Possession et depuis les palangriers. Les variables testées sont l'année (year), le mois (month) et l'identité des unités maternelles (mat) par des modèles généralisés de type BetaReg pour des variables de réponse de type proportion (Zeileis et al., 2010). Le modèle le plus parcimonieux a été sélectionné par AIC.

..... 148

Tableau 12. Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) (moyennes \pm SD) des unités maternelles échantillonnées en 2011 depuis les palangriers et depuis les côtes dans les eaux de Crozet. Les groupes avec la même lettre indiquent que les signatures isotopiques ne sont pas significativement différentes (Comparaison multiple par paire [MCP] dans le cas de Kruskal Wallis), n est le nombre d'échantillons par unités maternelles. Le taux d'interaction des unités maternelles calculé sur 2003-2011 est aussi présenté.

..... 151

Tableau 13. Résumé des modèles CMR testés et sélectionnés pour estimer les probabilités de survie Φ et de capture P des orques adultes de Crozet entre 1977 et 2011. Les modèles présentés sont ceux intégrant l'effet de l'effort photographique sur la probabilité de capture. Le modèle constant [$\Phi(.)$ P(.)] est présenté pour comparaison. Le modèle de départ intègre l'effet groupe g (interaction/pas d'interaction avec les pêcheries) et l'effet du temps t. Ce dernier est aussi testé par des tendances constantes (cst), linéaires (lin) ou quadratiques (quad). La co-variable est le nombre d'observations de bateaux braconniers par an (nb.vessel). Les modèles sont classés par valeurs d'AICc. Les différences d'AICc entre les modèles, ainsi que le nombre de paramètres estimés et la déviance du modèle sont aussi présentés.

..... 168

Tableau 14. Détails des paramètres du modèle [Φ (g*t i quad/ ni vessel quad) P (g*teffort ni i)]. Les valeurs Beta, SE ainsi que les bornes des intervalles de confiance à 95% sont indiquées. Int est l'intercept, g1 l'effet groupe, i l'interaction avec les pêcheries et ni l'absence d'interaction, nb.vessel la co-variable nombre de bateaux braconniers et teffort l'effort photographique standardisé.

..... 169

Tableau 15. Résumé des modèles CMR testés et sélectionnés pour estimer les probabilités de survie Φ et de capture P des orques adultes de Crozet entre 1977 et 2011. Les modèles présentés sont ceux intégrant l'effet de l'effort photographique sur la probabilité de capture. Le modèle constant [$\Phi(\cdot)$ $P(\cdot)$] est présenté pour comparaison. Le modèle de départ intègre l'effet groupe g (interaction/pas d'interaction avec les pêcheries) et l'effet du temps t . Ce dernier est aussi testé par des tendances constantes (*cst*), linéaires (*lin*) ou quadratiques (*quad*). La co-variable est le nombre d'observations de bateaux braconniers par an (*nb.vessel*). Les modèles sont classés par valeurs d'AICc. Les différences d'AICc entre les modèles, ainsi que le nombre de paramètres estimés et la déviance du modèle sont aussi présentés.

..... 187

REFERENCES



- Abe, T. & T. Iwani. (1989). Notes on fishes from stomachs of whales taken in the Antarctic, II: on *Dissostichus* and *Ceratias*. *Proc. NIPR Symp. Polar Biology*, 2: 78–82.
- Agnew D.J. (2000). The illegal and unregulated fishery for toothfish in the Southern Ocean, and the CCAMLR catch documentation scheme. *Marine Policy*, 24: 361-374.
- Agnew D.J., Pearce J., Pramod G., Peatman T., Watson R., Beddington J.R. & Pitcher T.J. (2009). Estimating the worldwide extent of illegal fishing. *PLoS One*, 4: e4570.
- Alverson D.L. (1994). *A global assessment of fisheries bycatch and discards*. FAO, (FAO) United Nations Food and Agriculture Organization
- Andrews, R.D., Pitman, R.L. & Ballance, L.T. (2008). Satellite tracking reveals distinct movement patterns for Type B and Type C killer whales in the southern Ross Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 31: 1461–1468.
- Appleyard S.A., Ward R.D. & Williams R. (2002). Population structure of the Patagonian toothfish around Heard, McDonald and Macquarie Islands. *Antarctic Science*, 14, 364-373.
- Arkhipkin A., Brickle P. & Laptikhovsky V. (2003). Variation in the diet of the Patagonian toothfish with size, depth and season around the Falkland Islands. *Journal of Fish Biology*, 63: 428-441.
- Ashford J., Rubilar P. & Martin A. (1996). Interactions between cetaceans and longline fishery operations around South Georgia. *Marine Mammal Science*, 12: 452-457.
- Baird R.W. & Stacey P.J. (1988). Variation in saddle patch pigmentation in populations of killer whales *Orcinus orca* from British Columbia, Alaska and Washington state. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 66 : 2582-2585.
- Baird R.W. (2000). *The killer whale. Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 127-153.
- Baird R.W. & Dill L.M. (1995). Occurrence and behaviour of transient killer whales – seasonal and pod specific variability, foraging behaviour and prey handling. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 73: 1300-1311.
- Baird R.W. & Dill L.M. (1996). Ecological and social determinants of group size in transient killer whales. *Behavioral Ecology*, 7: 408-416.
- Baird R.W. & Whitehead H. (2000). Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 78: 2096-2105.

Baird R.W. & Gorgone A.M. (2005). False Killer Whale Dorsal Fin Disfigurements as a Possible Indicator of Long-Line Fishery Interactions in Hawaiian Waters 1. *Pacific Science*, 59: 593-601.

Baird R.W., Hanson M.B. & Dill L.M. (2005). Factors influencing the diving behaviour of fish-eating killer whales: sex differences and diel and interannual variation in diving rates. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 257-267.

Baird R.W., McSweeney D.J., Bane C., Barlow J., Salden D.R., Antoine L.R.K., LeDuc R.G. & Webster D.L. (2006). Killer Whales in Hawaiian Waters: Information on Population Identity and Feeding Habits 1. *Pacific Science*, 60: 523-530.

Baird R.W. (2009). *A review of false killer whales in Hawaiian waters: biology, status, and risk factors*. Research C. & Commission U.S.M.M. Cascadia Research Collective.

Baldrige A. (1972). Killer whales attack and eat a gray whale. *Journal of Mammalogy*, 53: 898-900.

Baldus R. (2004). Lion conservation in Tanzania leads to serious human-lion conflicts with a case study of a man-eating lion killing 35 People. *In*. Tanzania Wildlife Discussion Paper 41. Dar es Salaam, Tanzania: GTZ Wildlife Programme in Tanzania Wildlife Division.

Baraff L.S. & Loughlin T.R. (2000). Trends and potential interactions between pinnipeds and fisheries of New England and the US West Coast. *Marine Fisheries Review*, 62: 1-39.

Barnes R. & Douglas-Hamilton I. (1982). The numbers and distribution patterns of large mammals in the Ruaha-Rungwa area of southern Tanzania. *Journal of Applied Ecology*, 411-425.

Barrat A. & Mougin J. (1978). L'Elephant de mer *Mirounga leonina* de l'île de la Possession, archipel Crozet(46° 25' S, 51° 45' E). *Mammalia*, 42, 143-174.

Barrett-Lennard L.G., Smith T.G. & Ellis G.M. (1996). A cetacean biopsy system using lightweight pneumatic darts, and its effect on the behavior of killer whales. *Marine Mammal Science*, 12: 14-27.

Barrett-Lennard L.G., Matkin C.O., Durban J.W., Saulitis E.L. & Ellifrit D. (2011). Predation on gray whales and prolonged feeding on submerged carcasses by transient killer whales at Unimak Island, Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, 421, 229-241.

Bearzi G., Bonizzoni S. & Gonzalvo J. (2011). Dolphins and coastal fisheries within a marine protected area: mismatch between dolphin occurrence and reported depredation. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 21: 261-267.

Bearzi M. (2006). California sea lions use dolphins to locate food. *Journal of Mammalogy*, 87: 606-617.

Bearzi 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. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18, 130-146.
- Begon M., Townsend C.R. & Harper J.L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th edn, Wiley- Blackwell, Oxford.
- Bejder L., Fletcher D. & Brager S. (1998). A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 56: 719-725.
- Belovsky G.E. (1987). Extinction models and mammalian persistence. *Viable populations for conservation*, 35-57.
- Berg K. (2001). Historical attitudes and images and the implications on carnivore survival. *Endangered Species Update*, 18: 186-189.
- Berger J. (1999). Anthropogenic extinction of top carnivores and interspecific animal behaviour: implications of the rapid decoupling of a web involving wolves, bears, moose and ravens. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266: 2261-2267.
- Bigg M. (1982). *An assessment of killer whale (Orcinus orca) stocks off Vancouver Island, British Columbia*. Report of the International Whaling Commission, 32: 5-666.
- Bigg M.A., Ellis G.M., Ford J.K.B. & Balcomb K.C. (1987). *Killer whales: A study of their identification, genealogy, and natural history in British Columbia and Washington State*. Phantom Press Nanaimo, British Columbia, Canada.
- Bigg M.A., Olesiuk P.K., Ellis G.M., Ford J.K.B. & Balcomb K.C. (1990). *Social organization and genealogy of resident killer whales (Orcinus orca) in the coastal waters of British Columbia and Washington State*. Report of the International Whaling Commission (special issue), 12.
- Black N.A. (1997). *Killer whales of California and western Mexico: a catalog of photo-identified individuals*. US Dept. of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service.
- Bloch D. & Lockyer C. (1988). Killer whales (*Orcinus orca*) in Faroese waters. *Rit Fiskideildar*, 11: 55-64.
- Boitani L. (1995). Ecological and cultural diversities in the evolution of wolf-human relationships. Ecology and conservation of wolves in a changing world Canadian Circumpolar Institute Alberta Canada, 3-12.
- Boitani L. (2000). Action plan for the conservation of wolves in Europe (*Canis lupus*). *Council of Europe, Nature and Environment* 113: 1-86.
- Bolnick D.I., Svanbäck R., Fordyce J.A., Yang L.H., Davis J.M., Hulsey C.D. & Forister M.L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161: 1-28.

- Botsford L.W., Castilla J.C. & Peterson C.H. (1997). The management of fisheries and marine ecosystems. *Science*, 277: 509-515.
- Bowen W.D. (1978). Social organization of the coyote in relation to prey size. *Canadian Journal of Zoology*, 59(4): 639-652
- Box, G. E. P., Jenkins, G. M., and Reinsel, G. C. (2008). *Time Series Analysis, Forecasting and Control*, 4th ed. Wiley
- Boyd R. & Richerson P.J. (1988). An evolutionary model of social learning: the effects of spatial and temporal variation. *Social learning: psychological and biological perspectives*, 29-48.
- Brainerd S.M., Andren H., Bangs E.E., Bradley E.H., Fontaine J.A., Hall W., Iliopoulos Y., Jimenez M.D., Jozwiak E.A., Liberg O., Mack C.M., Meier T.J., Niemeyer C.C., Pedersen H.C., Sand H., Schultz R.N., Smith D.W., Wabakken P. & Wydeven A.P. (2008). The effects of breeder loss on wolves. *Journal of Wildlife Management*, 72: 89-98.
- Brand C.J. & Keith L.B. (1979). Lynx demography during a snowshoe hare decline in Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 827-849.
- Brand D. & Nel J. (1997). Avoidance of cyanide guns by black-backed jackal. *Applied Animal Behaviour Science*, 55: 177-182.
- Brault S. & Caswell H. (1993). Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology*, 74:1444-1454.
- Breck S. & Meier T. (2004). Managing wolf depredation in the United States: past, present, and future.
- Brotons J.M., Grau A.M. & Rendell L. (2008). Estimating the impact of interactions between bottlenose dolphins and artisanal fisheries around the Balearic Islands. *Marine Mammal Science*, 24: 112-127.
- Brown J.L. (1982). Optimal group size in territorial animals. *Journal of Theoretical Biology*, 95: 793-810.
- Brown S.G. & Brownell R. (1974). Antarctic mammals. *American Geographical Society*.
- Burdin A.M., Hoyt E., Filatova O.A., Ivkovich T., Tarasyan K. & Sato H. (2007). *Status of killer whales (Orcinus orca) in eastern Kamchatka (Russian Far East) based on photo-identification and acoustic studies*. Preliminary results. International Whaling Commission Scientific Committee (SC/59/SM4).
- Burnham-Kenneth P. & D R. Anderson. 1998. *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretical Approach*. New York: Springer-Verlag.
- Buscaino G., Buffa G., Sara G., Bellante A., Tonello A.J., Hardt F.A.S., Cremer M.J., Bonanno A., Cuttitta A. & Mazzola S. (2009). Pinger affects fish catch efficiency and damage to bottom gill nets related to bottlenose dolphins. *Fisheries Science*, 75: 537-544.

- Butler J. (2000). The economic costs of wildlife predation on livestock in Gokwe communal land, Zimbabwe. *African Journal of Ecology*, 38: 23-30.
- Cairns S.J. & Schwager S.J. (1987). A comparison of association indexes. *Animal Behaviour*, 35: 1454-1469.
- Caraco T. & Wolf L.L. (1975). Ecological determinants of group sizes of foraging lions. *The American Naturalist*, 109: 343-352.
- Caut S., Laran S., Garcia-Hartmann E. & Das K. (2011). Stable isotopes of captive cetaceans (killer whales and bottlenose dolphins). *Journal of Experimental Biology*, 214: 538-545.
- Cavalli-Sforza L.L. & Feldman M.W. (1981). *Cultural transmission and evolution: A quantitative approach*. Princeton Univ Press.
- Cherel Y. & Hobson K.A. (2007). Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology-Progress Series*, 329, 281-287.
- Child G. (2002). *An historical perspective of wildlife conservation in Southern Africa*. In An historical perspective of wildlife conservation in Southern Africa.
- Chilvers B.L. & Corkeron P.J. (2001). Trawling and bottlenose dolphins' social structure. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268: 1901-1905.
- Choquet R., Lebreton J.D., 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.
- Christensen I. (1982). *Killer whales in Norwegian coastal waters*. Report of the International Whaling Commission, 32: 3-642.
- Ciucci P. & Boitani L. (1998). Wolf and dog depredation on livestock in central Italy. *Wildlife Society Bulletin*, 504-514.
- Clark C.W. & Yoshimura J. (1993). Behavioral responses to variations in population size – A stochastic evolutionary game. *Behavioral Ecology*, 4: 282-288.
- Clark J.M. & Agnew. D. (2011) 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.
- Conover M.R. (1998). Perceptions of American agricultural producers about wildlife on their farms and ranches. *Wildlife Society Bulletin*, 597-604.
- Creel S. & Creel N.M. (1995). Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*, 50: 1325-1339.

- Culik B.M., Koschinski S., Tregenza N. & Ellis G.M. (2001). Reactions of harbor porpoises *Phocoena phocoena* and herring *Clupea harengus* to acoustic alarms. *Marine Ecology Progress Series*, 211: 255-260.
- Dahlheim M.E. (1981). *A review of the biology and exploitation of the killer whale, Orcinus orca, with comments on recent sightings from Antarctica*. Report of the International Whaling Commission, 31: 541-546.
- Dahlheim, M.E. (1988). *Killer whale (Orcinus orca) depredation on longline catches of sablefish (Anoplopoma fimbria) in Alaskan waters*. NWAFC Processed Report, 88-14, Northwest and Alaska Fisheries Center, Seattle, Washington: 31 pp.
- Dahlheim M.E. (1997). *A photographic catalog of killer whales, Orcinus orca, from the central Gulf of Alaska to the southeastern Bering Sea*. US Department of Commerce, National oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Scientific Publications Office.
- 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.
- Davies J. (1960). The southern form of the pilot whale. *Journal of Mammalogy*, 41, 29-34.
- De Bruyn P., Hofmeyr G. & De Villiers M. (2006). First record of a vagrant Commerson's dolphin, *Cephalorhynchus commersonii*, at the southern African continental shelf. *African Zoology*, 41, 131-133.
- De Stephanis R., Cornulier T., Verborgh P., Salazar Sierra J., Pürez Gimeno N. & Guinet C. (2008a). Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context. *Marine Ecology Progress Series*, 353: 275-288.
- De Stephanis R., Garcia-Tiscar S., Verborgh P., Esteban-Pavo R., Pürez S., Minvielle-Sebastia L. & Guinet C. (2008b). Diet of the social groups of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the Strait of Gibraltar. *Marine Biology*, 154: 603-612.
- Deecke V., Ford J. & Spong P. (2000). Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. *Animal Behaviour*, 60: 629-638.
- DeMaster D.P., Trites A.W., Clapham P., Mizroch S., Wade P., Small R.J. & Hoef J.V. (2006). The sequential megafaunal collapse hypothesis: testing with existing data. *Progress in Oceanography*, 68: 329-342.
- DeNiro M.J. & Epstein S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42: 495-506.
- Diamond J.M. (1984). Historic extinctions: a rosetta stone for understanding prehistoric extinctions. In: *Quaternary Extinctions* (eds P.S. Martin & R.G. Klein), pp. 824-862. University of Arizona Press, Tucson.

- Duhem C., Roche P., Vidal E. & Tatoni T. (2008). Effects of anthropogenic food resources on yellow-legged gull colony size on Mediterranean islands. *Population Ecology*, 50: 91-100.
- Dyb J.E. (2006). *Fisheries depredation experience of the Norwegian longline fleet*. Proceedings from the symposium: Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales: Behavioural Insights, Behavioural Solutions. Pender Island, British Columbia 2-5 Oct 2006.
- Earle M. (1996). Ecological interactions between cetaceans and fisheries. *In*. The conservation of whales and dolphins: Science and practice, 167-204.
- Efron B. & Gong G. (1983). A Leisurely look at the bootstrap, the jackknife, and cross validation. *American Statistician*, 37: 36-48.
- Endo T., Kimura O., Hisamichi Y., Minoshima Y., Haraguchi K., Kakumoto C. & Kobayashi M. (2006). Distribution of total mercury, methyl mercury and selenium in pod of killer whales (*Orcinus Orca*) stranded in the northern area of Japan: Comparison of mature females with calves. *Environmental Pollution*, 144: 145-150.
- Enserink M. & Vogel G. (2006). The carnivore comeback. *Science*, 314: 746-749.
- Erlinge S., Göransson G., Hansson L., Högstedt G., Liberg O., Nilsson I.N., Nilsson T., von Schantz T. & Sylvé M. (1983). Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos*, 36-52.
- Evans P.G.H. (1988). *Killer whales (Orcinus orca) in British and Irish waters*. *In*" North Atlantic Killer Whales"Eds J. Sigurjonsson and S. Leatherwood pp. 42-54
- Evans-Pritchard E.E. (1956). *Human Relations Area Files Nuer religion*. Oxford Univ Press.
- F'quene, J., J. Cook, & L. Pericchi. (2009). A Case for Robust Bayesian uPriors with Applications to Clinical Trials. *Bayesian Analysis*, 4:817–846.
- Fanshawe J.H., Frame L.H. & Ginsberg J.R. (1991). The wild dog- Africa's vanishing carnivore. *Oryx*, 25: 137-146.
- FAO. (2006). FAO Statistics database. <http://faostat.fao.org/>.
- Ferguson S., Higdon J. & Chmelnitsky E. (2010). The rise of killer whales as a major Arctic predator. *A Little Less Arctic*, 117-136.
- Filatova O.A., Fedutin I.D., Ivkovich T.V., Nagaylik M.M., Burdin A.M. & Hoyt E. (2009). The function of multi-pod aggregations of fish-eating killer whales (*Orcinus orca*) in Kamchatka, Far East Russia. *Journal of Ethology*, 27: 333-341.
- Foote A.D., Newton J., Piertney S.B., Willerslev E. & Gilbert M.T.P. (2009). Ecological, morphological and genetic divergence of sympatric North Atlantic killer whale populations. *Molecular Ecology*, 18: 5207-5217.

- Footo A.D., Morin P.A., Durban J.W., Pitman R.L., Wade P., Willerslev E., Gilbert M.T.P. & da Fonseca R.R. (2011a). Positive selection on the killer whale mitogenome. *Biology Letters*, 7: 116-118.
- Footo A.D., Vilstrup J.T., De Stephanis R., Verborgh P., Abel Nielsen S.C., Deaville R., Kleivane L., Martin V., Miller P.J.O. & Øien N. (2011b). Genetic differentiation among North Atlantic killer whale populations. *Molecular Ecology*, 20: 629-641.
- Ford J.K.B. (1989). Acoustic behaviour of resident killer whales *Orcinus orca* off Vancouver Island, British Columbia. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 67 : 727-745.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Barrett-Lennard L.G., Morton A.B., Palm R.S. & Balcomb K.C. (1998). Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 76: 1456-1471.
- Ford J.K.B., Ellis G.M. & Balcomb K.C. (2000). *Killer whales: The natural history and genealogy of Orcinus orca in British Columbia and Washington*. Univ of Washington Press.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Matkin D.R., Balcomb K.C., Briggs D. & Morton A.B. (2005). Killer whale attacks on minke whales: prey capture and antipredator tactics. *Marine Mammal Science*, 21: 603-618.
- Ford J.K.B. & Ellis G.M. (2006). Selective foraging by fish-eating killer whales *Orcinus orca* in British Columbia. *Marine Ecology Progress Series*, 316: 185-199.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Olesiuk P.F. & Balcomb K.C. (2009) Linking killer whale survival and prey abundance: food limitation in the oceans' apex predator? *Biology Letters*, 6: 139-142.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Matkin C.O., Wetklo M.H., Barrett-Lennard L.G. & Withler R.E. (2011). Shark predation and tooth wear in a population of northeastern Pacific killer whales. *Aquatic Biology*, 11: 213-224.
- Ford R.G. & Pitelka F.A. (1984). Resource limitation in populations of the California vole. *Ecology*, 122-136.
- 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, a based pelagic longline fisheries. *Marine Ecology*. 32: no. doi: 10.1111/j. 1439-0485.2011. 00454
- Fox L.R. (1975). Some demographic consequences of food shortage for the predator, *Notonecta hoffmanni*. *Ecology*, 868-880.
- Frantoni D.M., Baumgartner M.F. & Johnson M.P. (2010) Development and validation of a mobile, autonomous, broadband passive acoustic monitoring system for marine mammals. *In*. DTIC Document.
- Frantz A. (1998). Does acoustic testing strand whales? *Nature*, 392: 29.

Freeberg T.M. (2000). Culture and courtship in vertebrates: a review of social learning and transmission of courtship systems and mating patterns. *Behavioural Processes*, 51: 177-192.

Fritz H., deGariné-Wichatitsky M. & Letessier G. (1996). Habitat use by sympatric wild and domestic herbivores in an African savanna woodland: The influence of cattle spatial behaviour. *Journal of Applied Ecology*, 33: 589-598.

Fuller T.K. & Sievert P.R. (2001). Carnivore demography and the consequences of changes in prey availability. *Conservation Biology Series Cambridge*, 163-178.

Galef B.G. & Giraldeau L.A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, 61: 3-15.

Galef Jr B.G. & Laland K.N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *Bioscience*, 55: 489-499.

Gambell R. (1999). The International Whaling Commission and the contemporary whaling debate. *Conservation and management of marine mammals*, 179-198.

Gasaway W.C., Boertje R.D., Grangaard D.V., Kelleyhouse D.G., Stephenson R.O. & Larsen D.G. (1992). The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. *Wildlife Monographs*, 1-59.

Gelman, A. (2005). ANOVA - Why is it more important than ever (with discussion). *Annals of Statistics* 33:1-53.

Gelman, A. (2006). Prior distributions for variance parameters in hierarchical models (Comment on Article by Browne and Draper). *Bayesian Analysis* 1:515-534.

Gelman, A. (2008). Scaling Regression Inputs by Dividing by Two Standard Deviations. *Statistics in Medicine* 27:2865-2873.

Gelman, A., Jakulin, M. Grazia Pittau, and Y.-S. Su. (2008). A Weakly Informative Default Prior Distribution for Logistic and Other Regression Models. *The Annals of Applied Statistics* 2: 1360-1383.

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.

Gittleman J.L., Funk S.M., MacDonald D.W. & Wayne R.K. (2001). Why 'carnivore conservation' ? In: Carnivore Conservation (eds. Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW & Wayne RK).

Glahn J.F., Tobin M.E. & Blackwell B.F. (2000). In A science-based initiative to manage double-crested cormorant damage to southern aquaculture. U.S. Department of Agriculture, Animal and Plant Health Inspection Service, Wildlife Services, National Wildlife Research Center. 39pp

Glockner-Ferrari D.A. & Ferrari M.J. (1990). *Reproduction in the humpback whale (Megaptera novaeangliae) in Hawaiian waters, 1975-1988: The life history, reproductive rates and behavior of known individuals identified through surface and underwater photography*. Reports of the International Whaling Commission, 12, 161-169.

Goetz S., Laporta M., Portela J.M., 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: Journal du Conseil*, 68: 228-238.

Goodall R.N.P. (1978). Preliminary report on the small cetaceans stranded on the coast of Tierra del Fuego. *Scientific Reports of the Whales Research Institute Japan*, 30: 197-230.

Gosliner M.L. (1999). The tuna-dolphin controversy. *Conservation and management of marine mammals*, 120-155.

Guinet C. (1988). Killer whales around Possession Island, Crozet Archipelago – Photo-identification. 1964-1986. *Mammalia*, 52: 285-289.

Guinet C. & Jouventin P. (1990). The social life of killer whales. *La Recherche*, 21: 508-510.

Guinet C. (1991b). Intentional stranding apprenticeship and social play in killer whales *Orcinus orca*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 69 : 2712-2716.

Guinet C. (1991a). The killer whales *Orcinus orca* of the Crozet Archipelago – some comparisons with other populations. *La Terre Et La Vie*, 46 : 321-337.

Guinet C. (1992). Predation behaviour of killer whales *Orcinus orca* around Crozet Islands. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 70 : 1656-1667.

Guinet C., Barrett-Lennard L.G. & Loyer B. (2000). Co-ordinated attack behavior and prey sharing by killer whales at Crozet Archipelago: Strategies for feeding on negatively-buoyant prey. *Marine Mammal Science*, 16: 829-834.

Guinet C. & Bouvier J. (1995). Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale (*Orcinus orca*) calves at Crozet Archipelago. *Canadian Journal of Zoology*, 73 : 27-33.

Guinet C., Domenici P., de Stephanis R., Barrett-Lennard L., Ford J.K.B. & Verborgh P. (2007). Killer whale predation on bluefin tuna: exploring the hypothesis of the endurance-exhaustion technique. *Marine Ecology-Progress Series*, 347: 111-119.

Guinet C., Jouventin P. & Weimerskirch H. (1999). Recent population change of the southern elephant seal at iles Crozet and Iles Kerguelen: the end of the decrease? *Antarctic Science*, 11: 193-197.

Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., et al. (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319: 948–52.

- Hamer D.J., Childerhouse S.J. & Gales N.J. (2011) Odontocete bycatch and depredation in longline fisheries: a review of available literature and of potential solutions. *Marine Mammal Science*, 100: 2012.
- 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.
- Hammond P.S. & Lockyer C. (1988). Distribution of killer whales in the eastern North Atlantic. *Rit Fisk*. 11: 24-35.
- Hannah H.W. (1994). The right of property owners to control predator and game. *Journal of the American Veterinary Medical Association*, 205: 1528-1530.
- Hannah L., Carr J.L. & Lanckerani A. (1995). Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation*, 4: 128-155.
- Hauser D.D.W., Logsdon M.G., Holmes E.E., VanBlaricom G.R. & Osborne R.W. (2007). Summer distribution patterns of southern resident killer whales *Orcinus orca*: core areas and spatial segregation of social groups. *Marine Ecology-Progress Series*, 351: 301-310.
- Heide-Jorgensen M., Simon M. & Laidre K. (2007). Estimates of large whale abundance in Greenlandic waters from a ship-based survey in 2005. *Journal of Cetacean Research and Management*, 9: 95.
- Henrich J. (2004). Cultural group selection, coevolutionary processes and large-scale cooperation. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 53: 3-35.
- Herman D.P., Burrows D.G., Wade P.R., Durban J.W., Matkin C.O., LeDuc R.G., Barrett-Lennard L.G. & Krahn M.M. (2005). Feeding ecology of eastern North Pacific killer whales *Orcinus orca* from fatty acid, stable isotope, and organochlorine analyses of blubber biopsies. *Marine Ecology-Progress Series*, 302: 275-291.
- Herman D.P., Matkin C.O., Ylitalo G.M., Durban J.W., Hanson M.B., Dahlheim M.E., Straley J.M., Wade P.R., Tilbury K.L. & Boyer R.H. (2008). Assessing age distributions of killer whale *Orcinus orca* populations from the composition of endogenous fatty acids in their outer blubber layers. *Marine Ecology Progress Series*, 372: 289-302.
- Heyes C.M. (2006). Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour*, 46, 999-1010.
- Higdon J.W., Hauser D.D.W. & Ferguson S.H. (2011) Killer whales (*Orcinus orca*) in the Canadian Arctic: Distribution, prey items, group sizes, and seasonality. *Marine Mammal Science*. DOI: 10.1111/j.1748-7692.2011.00489.x
- Hinde R.A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11: 1-17.
- Hixon M.A. & Carr M.H. (1997). Synergistic predation, density dependence, and population regulation in marine fish. *Science*, 277: 946.

- Hobson K.A., Schell D.M., Renouf D. & Noseworthy E. (1996). Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 528-533.
- Hoelzel A.R. (1991). Killer whale predation on marine mammals at Punta Norte, Argentina; food sharing, provisioning and foraging strategy. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29: 197-204.
- Hoelzel A.R., Dahlheim M. & Stern S.J. (1998). Low genetic variation among killer whales (*Orcinus orca*) in the eastern North Pacific and genetic differentiation between foraging specialists. *Journal of Heredity*, 89: 121-128.
- Homewood K. & Brockington D. (1999). Biodiversity, conservation and development in Mkomazi Game Reserve, Tanzania. *Global Ecology and Biogeography*, 8: 301-313.
- Honer O.P., Wachter B., East M.L. & Hofer H. (2002). The response of spotted hyaenas to long-term changes in prey populations: functional response and interspecific kleptoparasitism. *Journal of Animal Ecology*, 71: 236-246.
- Hucke-Gaete R., Moreno C. & Arata J. (2004). Operational interactions of sperm whales and killer whales with the Patagonian toothfish industrial fishery off southern Chile. *Ccamlr Science*, 11: 127-140.
- Hudson P.J., Rizzoli A., Grenfell B.T., Heesterbeek J. & Dobson A.P. (2002). *Ecology of wildlife diseases*. Oxford University Press.
- Hurvich C.M. & Tsai C.L. (1989). Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, 76: 297-307.
- Ivkovich T., Filatova O.A., Burdin A.M., Sato H. & Hoyt E. (2010) The social organization of resident-type killer whales (*Orcinus orca*) in Avacha Gulf, Northwest Pacific, as revealed through association patterns and acoustic similarity. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 75: 198-210.
- Iwashita M., Inoue M. & Iwasaki Y. (1963). On the distribution of *Orcinus orca* in the northern and southern Pacific equatorial waters as observed from reports on *Orcinus* predation. *Bulletin of the Fisheries Research Laboratory*, Tokai University, 1: 24-30.
- Jackson J.B.C., Kirby M.X., Berger W.H., Bjorndal K.A., Botsford L.W., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R., Erlandson J. & Estes J.A. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629-637.
- Jackson R.M., Ahlborn G., Gurung M. & Ale S. (1996). *Reducing livestock depredation losses in the Nepalese Himalaya*. Pages 241–247 in Proceedings of the Vertebrate Pest Conference 17: 241–247.
- Jędrzejewska B. & Jędrzejewski W. (1998). Predation in vertebrate communities: the Białowieża Primeval Forest as a case study. The Białowieża Primeval Forest as a case study. *Ecological studies, Springer* 135: 1–450.

Jędrzejewski W., Jędrzejewska B. & Szymura L. (1995). Weasel population response, home range, and predation on rodents in a deciduous forest in Poland. *Ecology*, 179-195.

Jefferson T.A. & Curry B.E. (1996). Acoustic methods of reducing or eliminating marine mammal-fishery interactions: do they work? *Ocean & Coastal Management*, 31: 41-70.

Jefferson T.A., Stacey P.J. & Baird R.W. (1991). A review of killer whale interactions with other marine mammals – predation or coexistence. *Mammal Review*, 21: 151-180.

Johnson W.E., Eizirik E. & Lento G.M. (2001). The control, exploitation and conservation of carnivores. *Conservation Biology. Series Cambridge*, 196-220.

Johnston D. & Woodley T. (1998). A survey of acoustic harassment device (AHD) use in the Bay of Fundy, NB, Canada. *Aquatic Mammals*, 24: 51-61.

Jonsgård Å. & Lyshoel P. (1970). A contribution to the knowledge of the biology of the killer whale. *Orcinus orca*, 41-48.

Kaikusalo A. & Angerbjoern A. (1995). The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964-93. *In. Helsinki: Suomen Biologian Seura Vanamo*, pp. 69-77.

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.

Kaschner K. (2004). *Modelling and mapping resource overlap between marine mammals and fisheries on a global scale*. PhD, Alber-Lubwigs-Universitat, Freiburg, Germany.

Katona S. & Whitehead H. (1988). Are cetacea ecologically important. *Oceanographic Marine Biology Annual Review*, 26: 553-568.

Klaer N. & Polacheck T. (1998). The influence of environmental factors and mitigation measures on by-catch rates of seabirds by Japanese longline fishing vessels in the Australian region. *Emu*, 98, 305-316.

Knick S.T. (1990). Ecology of bobcats relative to exploitation and a prey decline in southeastern Idaho. *Wildlife Monographs*, 3-42.

Knight J. (2000). Culling demons: the problem of bears in Japan. *Natural enemies: people-wildlife conflicts in anthropological perspective*, 145-169.

Knight J. (2003). *Waiting for wolves in Japan: An anthropological study of people-wildlife relations*. Oxford University Press, USA.

Kock K.H., Purves M.G. & Duhamel G. (2006). Interactions between cetacean and fisheries in the Southern Ocean. *Polar Biology*, 29: 379-388.

- Korpimäki E., Norrdahl K. & Rinta-Jaskari T. (1991). Responses of stoats and least weasels to fluctuating food abundances: is the low phase of the vole cycle due to mustelid predation? *Oecologia*, 88: 552-561.
- Krutzen M., Mann J., Heithaus M.R., Connor R.C., Bejder L. & Sherwin W.B. (2005). Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 8939.
- Krause J., Lusseau D. & James R. (2009). Animal social networks: an introduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 967-973.
- Kruskal W.H. & Wallis W.A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American statistical Association*, 583-621.
- Kuningas S., Similä T. & Hammond P.S. (2007). *Population dynamics of killer whales (Orcinus orca) off Northern Norway*. Report to Scientific Committee of the International Whaling Commission Anchorage, SC, 59.
- Laland K.N. & Hoppitt W. (2003). Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 12, 150-159.
- Laland K.N., Richerson P.J. & Boyd R. (1993). Animal social learning: toward a new theoretical approach. *Perspectives in Ethology*, 10: 249-277.
- Laptikhovskiy V., Arkhipkin A. & Brickle P. (2006). Distribution and reproduction of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* Smitt around the Falkland Islands. *Journal of Fish Biology*, 68: 849-861.
- Laurance W.F. (1997). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press.
- Lauriano G., Caramanna L., Scarno 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.
- Leatherwood J. & Dalheim M. (1978). *Worldwide Distribution of Pilot Whales and Killer Whales*. Naval Ocean System Center Technical Report 443:1-39.
- Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J. & Anderson D.R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological monographs*, 62: 67-118.
- Linnell J.D.C., Swenson J.E. & Anderson R. (2001). Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. *Animal Conservation*, 4: 345-349.
- Liu, C., (2004). Applied bayesian modeling and causal inference from incomplete data perspectives, Chapter 21 - robit regression: A simple robust alternative to logistic and probit regression, pages 227–238 . John Wiley and Sons Ltds.

- Løe J. (2002). *Large Carnivore Related Deaths: A Conservation Issue*. MSc Thesis. Norwegian University of Science and Technology, Department of Zoology. 67pp.
- Lopez J.C. & Lopez D. (1985). Killer whales (*Orcinus orca*) of Patagonia, and their behavior of intentional stranding while hunting nearshore. *Journal of Mammalogy*, 66: 181-183.
- Lord C., Duhamel G. & Pruvost P. (2006). The patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fishery in the Kerguelen Islands (Indian Ocean sector of the Southern Ocean). *Ccamlr Science*, 13: 1-25.
- Lunn, W., T. A., N. Best, & D. Spiegelhalter. (2000). WinBUGS - A Bayesian Modelling Framework: Concept, Structure, and Extensibility. *Statistics and Computing* 10:325–337.
- Lusseau D., Williams R., Wilson B., Grellier K., Barton T.R., Hammond P.S. & Thompson P.M. (2004). Parallel influence of climate on the behaviour of Pacific killer whales and Atlantic bottlenose dolphins. *Ecology Letters*, 7: 1068-1076.
- Lusseau D. & Newman M.E.J. (2004). Identifying the role that animals play in their social networks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271: S477-S481.
- Lusseau D., Wilson B., Hammond P.S., Grellier K., Durban J.W., Parsons K.M., Barton T.R. & Thompson P.M. (2006). Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75: 14-24.
- Lusseau D. (2007). Evidence for social role in a dolphin social network. *Evolutionary Ecology*, 21: 357-366.
- Lusseau, D. (2007) Understanding the impacts of noise on marine mammals. In: *Marine Wildlife and Tourism Management: Insights from the Natural and Social Sciences*, ed. J.E.S. Higham & M. Luck, pp. 206–218. Oxford, UK: CAB International Publishing.
- Marker L. (1998). Current status of the cheetah (*Acinonyx jubatus*). In: Wildlife Group of the South African Veterinary Association, pp. 1-17.
- Marker L., Mills M. & Macdonald D. (2003). Factors influencing perceptions of conflict and tolerance toward cheetahs on Namibian farmlands. *Conservation Biology*, 17: 1290-1298.
- Marker L.L., Dickman A.J. & Macdonald D.W. (2005). Perceived effectiveness of livestock-guarding dogs placed on Namibian farms. *Rangeland Ecology & Management*, 58: 329-336.
- 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 predated whale (sperm whale prey acquisition). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 125: 3444.
- Matkin C.O., Matkin D.R., Ellis G.M., Saulitis E. & McSweeney D. (1997). Movements of resident killer whales in southeastern Alaska and Prince William Sound, Alaska. *Marine Mammal Science*, 13: 469-475.

Matkin, D., J. Straley & C. Gabriele. (2007). *Killer whale feeding ecology and nonpredatory interactions with other marine mammals*. pp 147–150 In J. F. Piatt and S. M. Gende, eds. *Proceedings of the Fourth Glacier Bay Science Symposium, 2004*. U.S. Geological Survey, Juneau, AK.

Matthews C.J.D., Luque S.P., Petersen S.D., Andrews R.D. & Ferguson S.H. (2011). Satellite tracking of a killer whale (*Orcinus orca*) in the eastern Canadian Arctic documents ice avoidance and rapid, long-distance movement into the North Atlantic. *Polar Biology*, 34: 1091-1096.

Mazzolli M., Graipel M.E. & Dunstone N. (2002). Mountain lion depredation in southern Brazil. *Biological Conservation*, 105: 43-51.

McCloskey J.M. & Spalding H. (1989). A reconnaissance level inventory of the amount of wilderness remaining in the world. *Ambio*, 18: 221-227.

McComb K., Moss C., Durant S.M., Baker L. & Sayialel S. (2001). Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science*, 292: 491-494.

McGrew W.C. (1998). Culture in Nonhuman primates? *Annual Review of Anthropology*, 301-328.

McKinney M.L. (1997). Extinction vulnerability and selectivity: Combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 495-516.

McPherson C., Turner P., McPherson G. & Kenny O.P. (2007). Application of a three-dimensional hyperbolic location system to the false killer whale (*Pseudorca crassidens*) depredation issue. *International Journal of Global Environmental Issues*, 7: 312-321.

McPherson G. & Nishida T. 2010. An overview of toothed whale depredation mitigation efforts in the Indo-Pacific region.

Mech L.D. (1970). *The wolf*. Natural History Press.

Mesnick S.L., Taylor B.L., Le Duc R.G., Treviño S.E., O'Corry-Crowe G.M. & Dizon A.E. (1999). Culture and genetic evolution in whales. *Science*, 284: 2055-2055.

Messier F. (1985). Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 1068-1077.

Metz M.C., Vucetich J.A., Smith D.W., Stahler D.R. & Peterson R.O. (2010). Effect of sociality and season on gray wolf (*Canis lupus*) foraging behavior: Implications for estimating summer kill rate. *Plos One*, 6: 10.

Miller B., Reading R.P. & Forrest S. (1996). *Prairie night: black-footed ferrets and the recovery of endangered species*. Smithsonian Institution Press.

Mills J.N. & Childs J.E. (1998). Ecologic studies of rodent reservoirs: Their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases*, 4: 529-537.

- Mishra C. (1997). Livestock depredation by large carnivores in the Indian trans-Himalaya: conflict perceptions and conservation prospects. *Environmental Conservation*, 24: 338-343.
- Mishra C., Allen P., McCarthy T., Madhusudan M., Bayarjargal A. & Prins H.H.T. (2003). The role of incentive programs in conserving the snow leopard. *Conservation Biology*, 17: 1512-1520.
- Mitchell E.D., Nature I.U.f.C.o. & Group N.R.S.S.C.S.I.W. (1975). *Porpoise, dolphin, and small whale fisheries of the world: Status and problems*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Mitchell E. & Reeves R.R. (1988). Records of Killer Whales in the Western North Atlantic With Emphasis On Eastern Canadian Waters. *Rit Fiskideildar*, 11: 161-193.
- 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-Revue Canadienne de Zoologie*, 87: 726-733.
- Moreno C., Castro R., Mujica L. & 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.
- Morin P.A., Archer F.I., Foote A.D., Vilstrup J., Allen E.E., Wade P., Durban J., Parsons K., Pitman R. & Li L. (2010). Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species. *Genome Research*, 20: 908-916.
- Morin P.A., LeDuc R.G., Robertson K.M., Hedrick N.M., Perrin W.F., Etnier M., Wade P. & Taylor B.L. (2006). Genetic analysis of killer whale (*Orcinus orca*) historical bone and tooth samples to identify western US ecotypes. *Marine Mammal Science*, 22: 897-909.
- Morris D.S. (1996). Seal predation at salmon farms in Maine, an overview of the problem and potential solutions. *Marine Technology Society Journal*, 30: 39-43.
- Morton A.B. (1990). *A quantitative comparison of the behaviour of resident and transient forms of the killer whale off the central British Columbia coast*. Report of the International Whaling Commission, Special, 245-248.
- Morton A.B. & Symonds H.K. (2002). Displacement of *Orcinus orca* (L.) by high amplitude sound in British Columbia, Canada. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 59 : 71-80.
- Munding P.C. (1980). Animal cultures and a general theory of cultural evolution. *Ethology and Sociobiology*, 1: 183-223.
- Murray O. (2009). Cashing in on whales: cetaceans as symbol and commodity along the northern Pacific coast, 1959-2008. In. Dept. of History-Simon Fraser University.

- Naughton-Treves L. & Treves A. (2005). Socio-ecological factors shaping local support for wildlife: crop-raiding by elephants and other wildlife in Africa. *Conservation Biology Series Cambridge*, 9: 252.
- Naylor R.L., Goldburg R.J., Primavera J.H., Kautsky N., Beveridge M.C.M., Clay J., Folke C., Lubchenco J., Mooney H. & Troell M. (2000). Effect of aquaculture on world fish supplies. *Nature*, 405: 1017-1024.
- Nee S. & May R.M. (1992). Dynamics of metapopulations – Habitat Destruction and competitive co-existence. *Journal of Animal Ecology*, 61: 37-40.
- Nishiwaki M. & Handa C. (1958). Killer whales caught in the coastal waters off Japan for recent 10 years. *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, 13: 85-96.
- NMFS [National Marine Fisheries Service] (1992) Recovery plan for the Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*). NMFS, 120 pp.
- Nolan C., Liddle G. & 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.
- Northridge, S. P. (1984). World review of interactions between marine mammals and fisheries. *FAO Fish. Technical Paper*, 251: 190 p
- Northridge S.P. (1991). *An updated world review of interactions between marine mammals and fisheries*. Food & Agriculture Organization of the UN (FAO).
- Northridge S.P. & Hofman R.J. (1999). Marine mammal interactions with fisheries. *Conservation and management of marine mammals*, 99-119.
- Nowell K. & Jackson P. (1996). *Wild cats: status survey and conservation action plan*. World Conservation Union.
- O'Connell-Rodwell C.E., Rodwell T., Rice M. & Hart L.A. (2000). Living with the modern conservation paradigm: can agricultural communities co-exist with elephants? A five-year case study in East Caprivi, Namibia. *Biological Conservation*, 93: 381-391.
- O'Donoghue M., Boutin S., Krebs C.J. & Hofer E.J. (1997). Numerical responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Oikos*, 150-162.
- O'Donoghue M., Boutin S., Krebs C.J., Zuleta G., Murray D.L. & Hofer E.J. (1998). Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology*, 79: 1193-1208.
- Ogada M.O., Woodroffe R., Oguge N.O. & Frank L.G. (2003). Limiting depredation by African carnivores: the role of livestock husbandry. *Conservation Biology*, 17: 1521-1530.
- Olesiuk P., Bigg M. & Ellis G. (1990). *Life history and population dynamics of resident killer whales (Orcinus orca) in the coastal waters of British Columbia and Washington State*. Report of the International Whaling Commission, Special, 209-243.

Olesiuk P., Nichol L., Sowden P. & Ford J. (1995). *Effects of sounds generated by an acoustic deterrent device on the abundance and distribution of harbour porpoise (Phocoena phocoena) in Retreat Passage, British Columbia*. Unpublished manuscript. Department of Fisheries and Oceans, Pacific Biological Station, Nanaimo, BC.

Olesiuk P. F., Ellis G. M., Ford J. K. B. (2005) Life history and population dynamics of northern resident killer whales (*Orcinus orca*) in British Columbia. Research document 2005/45, Ottawa, Canada: Canadian Science Advisory Secretariat, Fisheries and Oceans Canada.

Oli M.K., Taylor I.R. & Rogers M.E. (1994). Snow leopard predation of livestock – an assessment of local perceptions in the Annapurna, Conservation area, Nepal. *Biological Conservation*, 68: 63-68.

Olson C.A. & Becker B.E. (1983). A proposed technique for the treatment of restriction of range in selection validation. *Psychological Bulletin*, 93: 137-148.

Ottensmeyer C.A. & Whitehead H. (2003). Behavioural evidence for social units in long-finned pilot whales. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 1327-1338.

Parsons K., Balcomb III K., Ford J.K.B. & Durban J. (2009). The social dynamics of southern resident killer whales and conservation implications for this endangered population. *Animal Behaviour*, 77: 963-971.

Patterson B.D., Kasiki S.M., Selempo E. & Kays R.W. (2004). Livestock predation by lions (*Panthera leo*) and other carnivores on ranches neighboring Tsavo National ParkS, Kenya. *Biological Conservation*, 119: 507-516.

Patterson I.J., Abduljalil S. & East M.L. (1989). Damage to winter cereals by greylag and pink-footed geese in northeast Scotland. *Journal of Applied Ecology*, 26: 879-895.

Pauly D. & Christensen V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. (VOL 374, PG 255, 1995). *Nature*, 376: 279-279.

Pauly D., Christensen V., Gu nette S., Pitcher T.J., Sumaila U.R., Walters C.J., Watson R. & Zeller D. (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. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360: 5-12.

Peterson E.N. (1999). Pariahs, partners, predators: German-Soviet relations, 1922-1941. *German Studies Review*, 22: 319-320.

Pilling G., Purves M., Daw T., Agnew D. & Xavier J. (2001). The stomach contents of Patagonian toothfish around South Georgia (South Atlantic). *Journal of Fish Biology*, 59: 1370-1384.

- Pitcher T., Magurran A.E. & Winfield I. (1982). Fish in larger shoals find food faster. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 149-151.
- Pitman R. & Durban J. (2011a) Cooperative hunting behavior, prey selectivity and prey handling by pack ice killer whales (*Orcinus orca*), type B. Antarctic Peninsula waters. *Marine Mammal Science*, 10.
- Pitman R. & Durban J. (2011b) Antarctic killer whales make rapid, round-trip movements to subtropical waters: evidence for physiological maintenance migrations? *Biology Letters*. doi:10.1098/rsbl.2011.0875
- Pitman R.L., Durban J.W., Greenfelder M., Guinet C., Jorgensen M., Olson P.A., Plana J., Tixier P. & Towers J.R. (2011). Observations of a distinctive morphotype of killer whale (*Orcinus orca*), type D, from subantarctic waters. *Polar Biology*, 34: 303-306.
- Pitman R.L. & Ensor P. (2003). Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters. *Journal of Cetacean Research and Management*, 5: 131-140.
- Poisson F. & Taquet M. (2000). French Swordfish longline fishery in South-West Indian Ocean: preliminary results from the PPR Program. IOTC Proceedings, WPB00-06.
- Pollock, K. H., J. D. Nichols, C. Brownie, and J. E. Hines. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* 107.
- Poncelet E., Barbraud C. & Guinet C. (2010). Population dynamics of killer whales in Crozet Archipelago, southern Indian Ocean: exploiting opportunistic and protocol-based photographs in a mark-recapture study. *Journal of Cetacean Research and Management*, 11: 41-48.
- Pons J.M. & Migot P. (1995). Life-history strategy of the herring gull: changes in survival and fecundity in a population subjected to various feeding conditions. *Journal of Animal Ecology*, 592-599.
- Postel M. & Dunach E. (1996). Bismuth derivatives for the oxidation of organic compounds. *Coordination Chemistry Reviews*, 155: 127-144.
- Preisser E.L., Bolnick D.I. & Grabowski J.H. (2009). Resource dynamics influence the strength of non- consumptive predator effects on prey. *Ecology Letters*, 12: 315-323.
- Primack R.B. (1993). *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates Sunderland.
- 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 Science*, 11: 111-126.
- Purvis A., Mace G.M. & Gittleman J.L. (2001). Past and future carnivore extinctions: a phylogenetic perspective. In: *Carnivore Conservation* (eds. Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW & Wayne RK), pp. 11-34.

Quigley H. & Herrero S. (2005). Characterization and prevention of attacks on humans. *Conservation Biology Series Cambridge*, 9: 27.

R Development Core Team, (2009). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.

Rabearisoa N., Bach P., Lucas V., Giroux F., Vely M., Romanov E., Tixier P. & Guinet C. (2009). Assessment of the efficiency of the physical protection of fish as mitigation measure to depredation by marine mammals in pelagic longlining. *Assessment*, 12, 14.

Ramos-Cartelle A. & Mejuto J. (2008). *Interaction of the false killer whale (Pseudorca crassidens) and the depredation on the swordfish catches of the Spanish surface longline fleet in the Atlantic, Indian and Pacific Oceans*. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Collective Volume of Scientific Paper (SCRS/2007/025), 62, 1721-1783.

Rasmussen G.S.A. (1999). Livestock predation by the painted hunting dog *Lycaon pictus* in a cattle ranching region of Zimbabwe: a case study. *Biological Conservation*, 88: 133-139.

Rausher M.D. (1984). Tradeoffs in performance on different hosts- evidence from within site and between site variation in the beetle *deloyala-guttata*. *Evolution*, 38 : 582-595.

Raymond M. & Bergeron J.M. (1982). Réponse numérique de l'hermine aux fluctuations d'abondance de *Microtus pennsylvanicus*. *Canadian Journal of Zoology*, 60: 542-549.

Read A.J. (2005). *Bycatch and depredation. Marine mammal research: conservation beyond crisis* (JE Reynolds, WF Perrin, RR Reeves, S. Montgomery, and TJ Ragen, eds. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 5-17.

Reading R.P., McCain L., Clark T. & Miller B.J. (2005). Understanding and resolving the black-tailed prairie dog conservation challenge. *Conservation Biology Series Cambridge*, 9: 209.

Reeves R.R., Read A.J. & di Sciara G.N. (2001). Report of the Workshop on Interactions between Dolphins and Fisheries in the Mediterranean, Evaluation of Mitigation Alternatives: Roma, 4-5 May 2001. *In*. ICRAM.

Regehr E.V., Lunn N.J., Amstrup S.C. & Stirling I. (2007). Effects of earlier sea ice breakup on survival and population size of polar bears in western Hudson Bay. *The Journal of Wildlife Management*, 71: 2673-2683.

Reisinger R.R., De Bruyn P., Tosh C.A., Oosthuizen W.C., Mufanadzo N.T. & Bester M.N. (2011a). Prey and seasonal abundance of killer whales at sub-Antarctic Marion Island. *African Journal of Marine Science*, 33: 99-105.

Reisinger R.R., de Bruyn P.J.N. & Bester M.N. (2011b) Abundance estimates of killer whales at subantarctic Marion Island. *Aquatic Biology*, 12: 177-185.

- Rendell L. & Whitehead H. (2001). Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, 24: 309.
- Rendell L.E. & Whitehead H. (2003). Vocal clans in sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270: 225-231.
- Reynolds J.C. & Tapper S.C. (1996). Control of mammalian predators in game management and conservation. *Mammal Review*, 26: 127-155.
- Richardson W.J. & Wursig B. (1997). Influences of man-made noise and other human actions on cetacean behaviour. *Marine & Freshwater Behaviour & Physiology*, 29: 183-209.
- Ridgway S.H. & Harrison R.J. (1999). *The second book of dolphins and the porpoises*. Academic Press.
- Roche C., Guinet C., Gasco N. & Duhamel G. (2007). Marine mammals and demersal longlines fishery interactions in Crozet and Kerguelen Exclusive Economic Zones: an assessment of the depredation level. *Ccamlr Science*, 14: 67-82.
- Roux J.P. (1986). The annual cycle of abundance in killer whales, *Orcinus orca*, at Saint-Paul and Amsterdam islands. *Mammalia*, 50: 5-8.
- Rutledge L.Y., Patterson B.R., Mills K.J., Loveless K.M., Murray D.L. & White B.N. (2010). Protection from harvesting restores the natural social structure of eastern wolf packs. *Biological Conservation*, 143: 332-339.
- Sagor J.T., Swenson J.E. & Roskaft E. (1997). Compatibility of brown bear *Ursus arctos* and free-ranging sheep in Norway. *Biological Conservation*, 81: 91-95.
- Saj T.L., Sicotte P. & Paterson J.D. (2001). The conflict between vervet monkeys and farmers at the forest edge in Entebbe, Uganda. *African Journal of Ecology*, 39: 195-199.
- Sanderson E.W., Jaiteh M., Levy M.A., Redford K.H., Wannebo A.V. & Woolmer G. (2002). The human footprint and the last of the wild. *Bioscience*, 52: 891-904.
- Sargeant B.L., Wirsing A.J., Heithaus M.R. & Mann J. (2007). Can environmental heterogeneity explain individual foraging variation in wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.)? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 679-688.
- 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.
- Secchi E. & Vaske Jr T. (1998). Killer whale (*Orcinus orca*) sightings and depredation on tuna and swordfish longline catches in southern Brazil. *Aquatic Mammals*, 24: 117-122.
- Sekhar N.U. (1998). Crop and livestock depredation caused by wild animals in protected areas: the case of Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. *Environmental Conservation*, 25: 160-171.

- Seno H. (2006). Group size determined by fusion and fission - A mathematical modelling with inclusive fitness. *Journal of Mathematical Biology*, 52: 70-92.
- Shivik J.A., Treves A. & Callahan P. (2003). Nonlethal techniques for managing predation: primary and secondary repellents. *Conservation Biology*, 17: 1531-1537.
- Siex K.S. & Struhsaker T.T. (1999). Colobus monkeys and coconuts: a study of perceived human-wildlife conflicts. *Journal of Applied Ecology*, 36: 1009-1020.
- Sigler M.F., Lunsford C.R., Fujioka J.T. & Lowe S.A. (2004). *Alaska sablefish assessment for 2005*. NPFMC Bering Sea and Aleutian Islands and Gulf of Alaska SAFE. Seattle, WA: Alaska Fisheries Science Center.
- 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.
- Sigurjónsson J. & Víkingsson G.A. (1997). Seasonal abundance of and estimated food consumption by cetaceans in Icelandic and adjacent waters. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 22: 271-287.
- Silber G.K., Newcomer M.W., Silber P.C., Pirez, Cortes M H. & Ellis G.M. (1994). Cetaceans of the northern Gulf of California: distribution, occurrence, and relative abundance. *Marine Mammal Science*, 10: 283-298.
- Sillero-Zubiri C. & Laurenson M.K. (2001). Interactions between carnivores and local communities: conflict or co-existence? *In: Carnivore Conservation* (eds. Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW & Wayne RK), pp. 282-312.
- Sillero-Zubiri C., Reynolds J. & Novaro A.J. (2004). Management and control of wild canids. *The biology and conservation of wild canids*, 107.
- Similä T. & Ugarte F. (1993). Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 1494-1499.
- Similä T., Holst C. & Christensen I. (1996). Occurrence and diet of killer whales in northern Norway: seasonal patterns relative to the distribution and abundance of Norwegian spring-spawning herring. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 769-779.
- Sitati N., Walpole M. & Leaderwilliams N. (2005). Factors affecting susceptibility of farms to crop raiding by African elephants: using a predictive model to mitigate conflict. *Journal of Applied Ecology*, 42: 1175-1182.
- Sivasubramaniam K. (1964). Predation of tuna longline catches in the Indian Ocean, by killer whales and sharks. *Bulletin Fisheries Research Station, Ceylon*, 17: 221-236.
- Skogland T. (1985). The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *The Journal of Animal Ecology*, 359-374.
- Slater P.J.B. (1986). The cultural transmission of bird song. *Trends in Ecology & Evolution*, 1: 94-97.

Spiegelhalter, D., T., Best, N., & D. Lunn, (2003). WinBUGS User Manual version 1.4. URL <http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs/winbugs/contents.shtml>.

Stahl P., Vandel J.M., Herrenschmidt V. & Migot P. (2001). The effect of removing lynx in reducing attacks on sheep in the French Jura Mountains. *Biological Conservation*, 101: 15-22.

Stander, P. E. (1990). A suggested management strategy for stock-raiding lions in Namibia. *South African Journal of Wildlife Research*, 20:37-43.

Steffen W., Tyson P., Jager J., Matson P., Moore B., Oldfield F., Richardson K., Schellnhuber J., Turner B., Wasson R. & Global Environmental Change (2001). Earth system science - An integrated approach. *Environment*, 43: 21-27.

Stickley A. & Andrews K. (1989). Survey of Mississippi catfish farmers on means, effort, and costs to repel fish-eating birds from ponds. Fourth Eastern Wildlife Damage Control Conference, p. 39.

Strier K.B. (1997). Behavioral ecology and conservation biology of primates and other animals. *In: Advances in the Study of Behavior*, Vol 26 (eds. Slater PJB, Rosenblatt JS, Snowdon CT & Milinski M). Elsevier Academic Press Inc San Diego, pp. 101-158.

Sturtz, S., U. Ligges, & A. Gelman. (2005). R2WinBUGS: a Package for Running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software* 12:1-16. URL <http://www.jstatsoft.org>.

Sunquist M.E. & Sunquist F. (2001). Changing landscapes: consequences for carnivores. *In: Carnivore Conservation* (eds. Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW & Wayne RK), pp. 399-418.

Sutherland W.J. (1998). The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour*, 56: 801-809.

Svanback R. & Bolnick D.I. (2005). Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research*, 7: 993-1012.

Swenson J., Andren H., Woodroffe R., Thirgood S. & Rabinowitz A. (2005). A tale of two countries: large carnivore depredation and compensation schemes in Sweden and Norway. *Conservation Biology Series Cambridge*, 9: 323.

Talidec C. (2010) Rapport d'activité 2010 de l'unité Sciences et Technologies Halieutiques (Lorient/Brest).

Terborgh J. (1974). Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species. *Bioscience*, 715-722.

Thirgood S., Redpath S., Newton I. & Hudson P. (2000). Raptors and Red Grouse: Conservation conflicts and management solutions. *Conservation Biology*, 14: 95-104.

- Thirgood S., Woodroffe R. & Rabinowitz A. (2005). The impact of human-wildlife conflict on human lives and livelihoods. *Conservation Biology Series Cambridge*, 9: 13.
- Thode A., Straley J., Tiemann C., Teloni V., Folkert K., O'Connell T. & Behnken L. (2005). *Sperm whale and longline fisheries interactions in the Gulf of Alaska-passive acoustic component*. North Pacific Research Board Final Report F, 412, 57.
- Thode A., Straley J., Tiemann C., Teloni V., Folkert K., O, Connell T. & Behnken L. (2007a). Evaluation of sperm whale deterrents. North Pacific Research Board Final Report F, 527.
- Thode A., Straley J., Tiemann C.O., Folkert K. & O'Connell V. (2007b). 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: 1265-1277.
- Tilman D. & Lehman C. (2001). Human-caused environmental change: Impacts on plant diversity and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 5433-5440.
- Tixier P., Gasco N., Duhamel G., Viviant M., Authier M. & Guinet C. (2010a). 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., Gasco N., Roche C., Guinet C. (2010b) Killer whales of the Crozet Islands. Photo-Identification Catalogue 2010. Disponible sur http://www.cebc.cnrs.fr/publipdf/2010/2010_Catalogue_of_the_Crozet_killer_whales.pdf
- Todd A.W. & Keith L.B. (1983). Coyote demography during a snowshoe hare decline in Alberta. *The Journal of Wildlife Management*, 394-404.
- Tomilin A. (1957). Zveri SSSR i Prilezhasfchikh Stran. Zveri Vostochnoi Evropy i Severnoi Azii. Izdatel'stvo Akademi Nauk SSSR, Moscow [in Russian].[Translated by the Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem (1967) as Mammals of the USSR and Adjacent Countries. *Mammals of Eastern Europe and Adjacent Countries*. Vol IX. Cetacea.
- Treves A. & Karanth K.U. (2003). Human-Carnivore Conflict and Perspectives on Carnivore Management Worldwide. *Conservation Biology*, 17: 1491-1499.
- Trites A.W., Christensen V. & Pauly D. (1997). Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 22.
- Tuytens F., Delahay R., Macdonald D., Cheeseman C., Long B. & Donnelly C. (2000). Spatial perturbation caused by a badger (*Meles meles*) culling operation: implications for the function of territoriality and the control of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*). *Journal of Animal Ecology*, 69: 815-828.
- USIP. (2001). *AIDS and Violent Conflict in Africa*. Page 12. United States Institute of Peace, Washington D.C.

- Vacque-Garcia, J., Tixier, P., Gasco, N. & Guinet, C. Population dynamics of the Crozet and Kerguelen sperm whales. En préparation
- Van Schaik C.P., Ancrenaz M., Borgen G., Galdikas B., Knott C.D., Singleton I., Suzuki A., Utami S.S. & Merrill M. (2003). Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, 299: 102-105.
- VanderWaal K.L., Mosser A. & Packer C. (2009). Optimal group size, dispersal decisions and postdispersal relationships in female African lions. *Animal Behaviour*, 77: 949-954.
- Visser I. (1999). Benthic foraging on stingrays by killer whales (*Orcinus orca*) in New Zealand waters. *Marine Mammal Science*, 15: 220-227.
- Visser I. (2000a). Orca (*Orcinus orca*) in New Zealand waters. In. Research Space Auckland.
- Visser I.N. (2000b). Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with longline fisheries in New Zealand waters. *Aquatic mammals*, 26: 241-252.
- Visser I. & Bonoccorso F.J. (2003). New observations and a review of killer whales (*Orcinus orca*) sightings in Papua New Guinea waters. *Aquatic mammals*, 29: 150-172.
- Vitousek P.M., Ehrlich P.R., Ehrlich A.H. & Matson P.A. (1986). Human appropriation of the products of photosynthesis. *Bioscience*, 36: 368-373.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. & Melillo J.M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277: 494-499.
- Voisin J. (1976). On the behaviour of the killer whale, *Orcinus orca* (L.). *Journal of Zoology*, 24: 69-71.
- Vucetich J.A., Hebblewhite M., Smith D.W. & Peterson R.O. (2011) Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator-prey ratios in three wolf,-ungulate systems. *Journal of Animal Ecology*. 80: no. doi: 10.1111/j. 1365-2656.2011.
- Vucetich J.A., Peterson R.O. & Schaefer C.L. (2002). The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology*, 83: 3003-3013.
- Vucetich J.A., Peterson R.O. & Waite T.A. (2004). Raven scavenging favours group foraging in wolves. *Animal Behaviour*, 67: 1117-1126.
- Wursig B., Greene C. & Jefferson T. (2000). Development of an air bubble curtain to reduce underwater noise of percussive piling. *Marine Environmental Research*, 49: 79-93.
- Wangersky P.J. & Cunningham W. (1957). Time lag in prey-predator population models. *Ecology*, 38: 136-139.
- 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.

- Wauters L., Swinnen C. & Dhondt A.A. (1992). Activity Budget and foraging behavior of red squirrels in coniferous and deciduous habitats. *Journal of Zoology*, 227: 71-86.
- Western D. & Waithaka J. (2005). Policies for reducing human-wildlife conflict: a Kenya case study. *Conservation Biology Series Cambridge*, 9: 357.
- Whitehead H. (1995). Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals. *Behavioral Ecology*, 6: 199-208.
- Whitehead H. (1997). Analysing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53.
- Whitehead H. (1998). Cultural selection and genetic diversity in matrilineal whales. *Science*, 282: 1708-1711.
- Whitehead H. (1999). Testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 57: 26-29.
- Whitehead H. (2009). SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 765-778.
- Whitehead H. & Dufault S. (1999). *Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals: Review and recommendations*. Advances in the Study of Behavior, Vol. 28, 28, 33-74.
- Whitehead H. & Rendell L. (2004). Movements, habitat use and feeding success of cultural clans of South Pacific sperm whales. *Journal of Animal Ecology*, 73: 190-196.
- Whitehead H., Rendell L., Osborne R.W. & Wursig B. (2004). Culture and conservation of non-humans with reference to whales and dolphins: review and new directions. *Biological Conservation*, 120: 427-437.
- Whiten A. (2001). Imitation and cultural transmission in apes and cetaceans. *Behavioral and Brain Sciences*, 24: 359.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W.C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C.E.G., Wrangham R.W. & Boesch C. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399: 682-685.
- Whiten A. (2000). Primate culture and social learning. *Cognitive Science*, 24: 477-508.
- Whiten A. & Van Schaik C.P. (2007). The evolution of animal „Äcultures,Ä and social intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362: 603-620.
- Wickens P., Japp D., Shelton P., Kriel F., Goosen P., Rose B., Augustyn C., Bross C., Penney A. & Krohn R. (1992). Seals and fisheries in South Africa,Äcompetition and conflict. *South African Journal of Marine Science*, 12: 773-789.
- Wilén J.E. & Botsford L.W. (2005). Spatial management of fisheries. *Marine Resource Economics*, 19: 7-19.

- Williams A., Petersen S., Goren M. & Watkins B. (2009). Sightings of killer whales *Orcinus orca* from longline vessels in South African waters, and consideration of the regional conservation status. *African Journal of Marine Science*, 31: 81-86.
- Williams R. & Lusseau D. (2006). A killer whale social network is vulnerable to targeted removals. *Biology Letters*, 2: 497-500.
- Williams T.M., Estes J.A., Doak D.F. & Springer A.M. (2004). Killer appetites: assessing the role of predators in ecological communities. *Ecology*, 85: 3373-3384.
- Woodroffe R. (2000). Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation*, 3: 165-173.
- Woodroffe R., Ginsberg J.R. & Macdonald D.W. (1997). *The African wild dog: status survey and conservation action plan*. World Conservation Union.
- Woodroffe R., Thirgood S.J. & Rabinowitz A. (2005). *People and wildlife: conflict or co-existence?* Cambridge University Press.
- Worton B.J. (1995). Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *The Journal of Wildlife Management*, 794-800.
- Wiirsig B. & Gailey G. (2002). *Marine mammals and aquaculture: conflicts and potential resolutions*. Responsible Marine Aquaculture. CAP International Press, New York, 45-59.
- Yano K. & Dahlheim M. (1995). Killer whale, *Orcinus orca*, depredation on longline catches of bottomfish in the southeastern Bering Sea and adjacent waters. *Fishery Bulletin*, 93: 355-372.
- Yau C., Collins M., Bagley P., Everson I., Nolan C. & Priede I. (2001). Estimating the abundance of Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* using baited cameras: a preliminary study. *Fisheries research*, 51: 403-412.
- Yom-Tov Y., Ashkenazi S. & Viner O. (1995). Cattle predation by the golden jackal *Canis aureus* in the Golan Heights, Israel. *Biological Conservation*, 73: 19-22.
- Yurk H., Barrett-Lennard L., Ford J.K.B. & Matkin C.O. (2002). Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Animal Behaviour*, 63: 1103-1119.
- Zeileis A., Cribari-Neto F. & Gen. B. (2010) Beta Regression in R. *Journal of Statistical Software*, 34.
- Zentall T.R. (2004). Action imitation in birds. *Learning & Behavior*, 32: 15-23.
- Zimen E. (1976). On the regulation of pack size in wolves. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 40: 300-341.
- Zollett E.A. (2009). Bycatch of protected species and other species of concern in US east coast commercial fisheries. *Endangered Species Research*, 9: 49-59.

Zollett E.A. & Read A.J. (2006). Depredation of catch by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Florida king mackerel (*Scomberomorus cavalla*) troll fishery. *Fishery bulletin-national oceanic and atmospheric administration*, 104: 343.

ANNEXES A

TABLES & FIGURES



Table 1.

Palangre	Saison	Navire	Date	Latitude	Longitude	Hameçons	Nb légines	Brut (kg)	Orques	Nb Orques	Cachalots	Nb cachalots
1	2002-2003	A	26/09/2002	-46,127	50,969	9000	582	1504,31	absence	0	non obsé	0
23	2008-2009	A	29/08/2009	-45,450	49,899	6750	63	69,45	présence	12	présence	2
41	2009-2010	A	20/12/2009	-45,325	49,695	9000	78	380,00	absence	0	présence	0
23	2004-2005	B	17/02/2005	-45,419	49,674	5400	47	135,11	absence	0	présence	8
3	2006-2007	B	19/12/2006	-45,563	49,954	8000	212	1067,89	absence	0	présence	1
25	2007-2008	B	01/09/2007	-46,919	51,091	6300	167	764,69	absence	0	absence	0
47	2007-2008	B	26/10/2007	-44,564	47,968	3150	69	318,57	absence	0	absence	0
125	2008-2009	B	02/04/2009	-45,678	49,232	4200	6	29,11	absence	0	absence	0
206	2002-2003	C	15/07/2003	-45,950	51,110	7500	160	520,91	absence	0	non obsé	0
13	2003-2004	C	07/09/2003	-45,386	49,825	7202	137	426,49	absence	0	présence	1
174	2004-2005	C	11/05/2005	-45,466	46,948	8750	76	379,02	absence	0	présence	2
2	2004-2005	C	24/07/2005	-46,925	51,117	6460	4	29,10	absence	0	présence	2
18	2005-2006	C	15/11/2005	-46,618	52,841	7470	30	150,21	absence	0	absence	0
148	2005-2006	C	05/02/2006	-46,018	46,694	18565	308	4433,32	absence	0	absence	0
122	2005-2006	C	05/08/2006	-45,904	46,936	18121	306	3699,55	absence	0	absence	0
153	2006-2007	C	06/02/2007	-46,945	51,135	7585	43	256,63	absence	0	présence	8
98	2008-2009	C	06/06/2009	-43,584	49,540	6108	0	0,00	présence	10	absence	0
45	2002-2003	D	06/12/2002	-45,495	51,028	12600	162	636,76	absence	0	non obsé	0
40	2003-2004	D	18/06/2004	-45,820	46,604	12600	125	674,91	absence	0	présence	2
58	2004-2005	D	21/01/2005	-46,892	51,202	6300	164	209,60	absence	0	présence	2
32	2005-2006	D	17/09/2005	-45,259	46,909	16800	167	1449,24	absence	0	absence	0
5	2006-2007	D	09/09/2006	-45,469	49,677	8400	166	275,76	absence	0	présence	2
6	2006-2007	D	28/06/2007	-45,127	46,470	6300	3	0,00	présence	4	présence	2
58	2008-2009	D	01/09/2008	-46,297	51,278	6300	269	1189,93	absence	0	absence	0
201	2003-2004	E	18/07/2004	-46,752	51,448	3600	126	1205,00	absence	0	absence	0
122	2004-2005	E	07/02/2005	-45,107	46,231	10260	103	533,66	absence	0	présence	1
13	2006-2007	E	18/02/2007	-45,456	50,992	10500	33	34,85	présence	2	présence	4
42	2007-2008	E	26/08/2008	-45,418	50,906	6000	48	68,16	absence	0	présence	2
12	2003-2004	F	26/11/2003	-45,576	46,588	13125	203	1296,80	absence	0	présence	3
29	2004-2005	F	05/02/2005	-45,686	46,470	6750	59	465,07	absence	0	présence	4
31	2004-2005	F	18/06/2005	-46,581	49,168	7350	241	1011,02	absence	0	absence	0
69	2005-2006	F	16/09/2005	-45,519	46,417	9000	37	318,22	présence	9	absence	0
10	2006-2007	F	09/11/2006	-46,930	51,112	7500	523	2757,96	absence	0	présence	0
89	2006-2007	F	18/02/2007	-45,596	46,799	14250	110	514,57	absence	0	absence	0
145	2009-2010	G	05/09/2009	-45,644	51,396	2880	3	9,20	présence	11	absence	0

Figure 1.

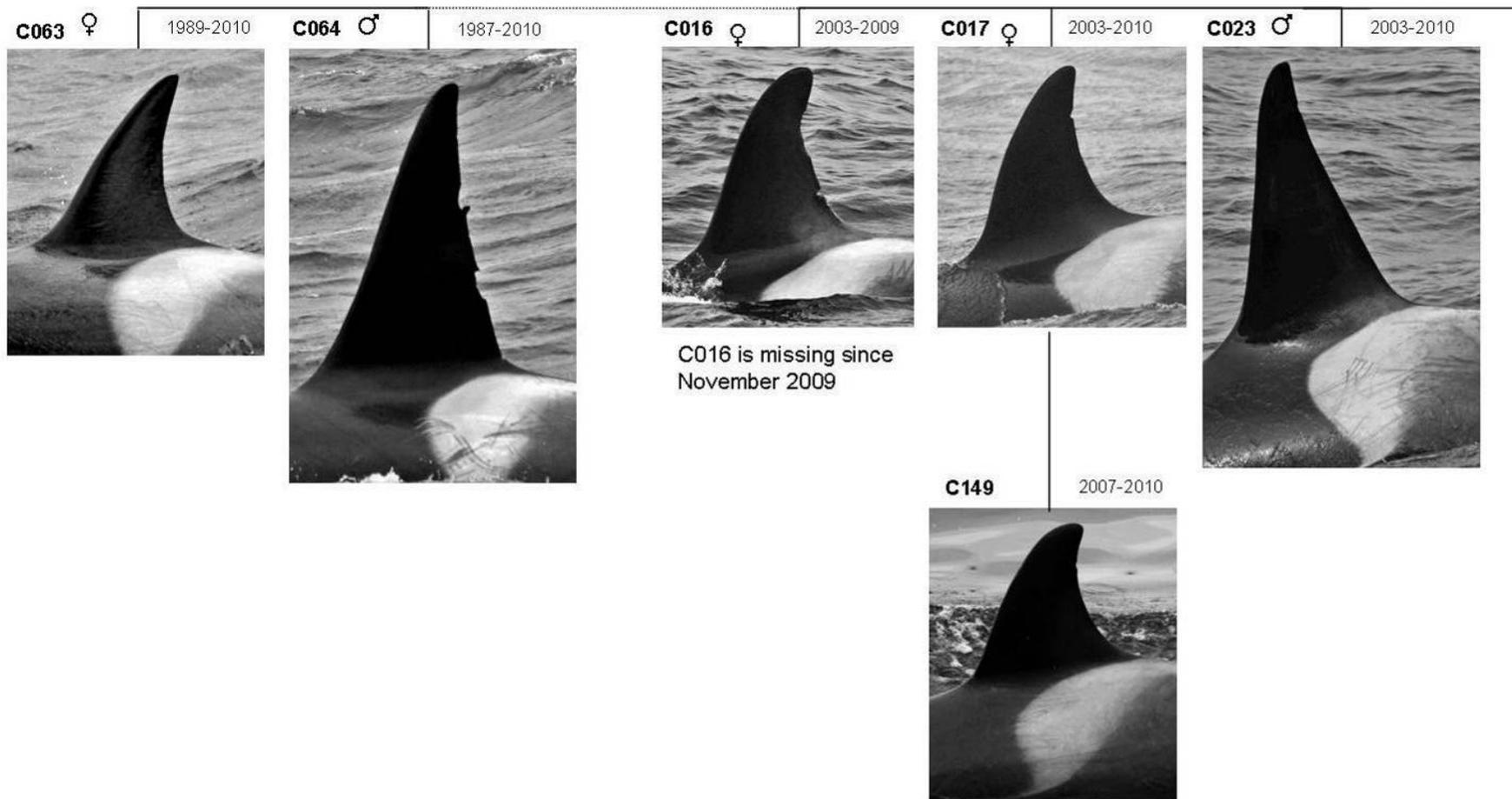
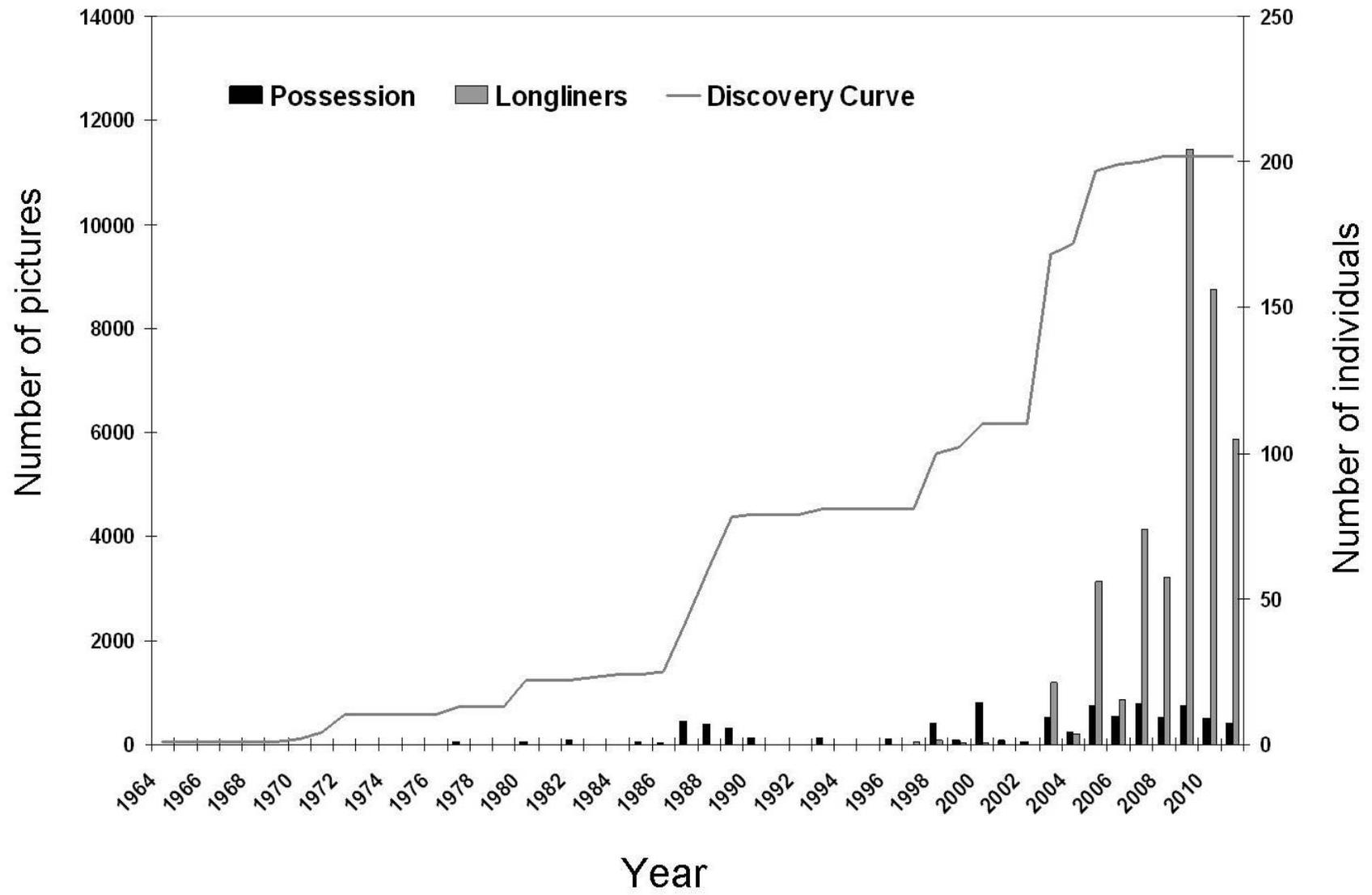


Figure 2.



Script 1.

BUGS code to fit the model described by equations 1 and 2.

```
model{
for( i in 1:n.obs ) {
Y[i] ~ dnorm(phi[i],tau[i])I(low[i],up[i])
tau[i] <- tau.robitt*lambda[i]
lambda[i] ~ dgamma(3.5,3.5)
low[i] <- -100*(1-REPRO[i])
up[i] <- 100*REPRO[i]
std.inter[i] <- (INTER[i]-mean(INTER[]))/(2*sd(INTER[]))
phi[i] <- beta[1] + beta[2]*std.inter[i] +
b1[YEAR[i]] + b2[IND[i]] + b3[POD[i]]
}
beta[1] ~ dt(0,0.01,7)
beta[2] ~ dt(0,0.16,7)
for ( j in 1:n.year ) { b1[j] ~ dnorm(0,tau.year) }
for ( k in 1:n.ind ) { b2[k] ~ dnorm(0,tau.ind) }
for ( l in 1:n.pod ) { b3[l] ~ dnorm(0,tau.pod) }
tau.robitt <- pow(1.5485,-2)
tau.year <- pow(sd.year,-2)
tau.ind <- pow(sd.ind,-2)
tau.pod <- pow(sd.pod,-2)
sd.year ~ dt(0,1,3)I(0,)
sd.ind ~ dt(0,1,3)I(0,)
sd.pod ~ dt(0,1,3)I(0,)
}
```

Table 1. Exemple de données de pêche collectées par les contrôleurs de pêche à bord des palangriers à la légine dans la ZEE de Crozet.

Figure 1. Exemple de page du catalogue de photo-identification des orques de Crozet (Tixier et al., 2010b). Les années de première et dernière observation de chaque individu sont indiquées, ainsi que leur sexe quand il est connu. Les individus sont regroupés en unités maternelles (trait plein) et les unités maternelles sont regroupées en « pod » (trait en pointillé selon la définition de Bigg et al., 1990).

Figure 2. Effort photographique annuel depuis l’Ile de la Possession et depuis les palangriers. La courbe représente le nombre cumulé d’individus identifiés depuis 1964 (« Discovery curve »).

Script 1. Script codant pour le test de l’effet de l’interaction avec les pêcheries des orques de Crozet sur la reproduction selon méthode Bayésienne. (cf Chapitre VII)

ANNEXES B

ARTICLES



ANNEXE B1

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

P. Tixier, N. Gasco, G. Duhamel,
M. Viviant, M. Authier and C. Guinet

Publié

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

P. Tixier¹✉, N. Gasco², G. Duhamel², M. Viviant¹,
M. Authier¹ and C. Guinet¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé
CNRS, UPR 1934
Villiers-en-Bois, 79360
France
Email – tixier@cebc.cnrs.fr

² MNHN
Paris, 75005
France

Abstract

Within the Crozet Islands Exclusive Economic Zone (EEZ), the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) longline fishery is exposed to high levels of depredation by killer (*Orcinus orca*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*). From 2003 to 2008, sperm whales alone, killer whales alone, and the two species co-occurring were observed on 32.6%, 18.6% and 23.4% respectively of the 4 289 hauled lines. It was estimated that a total of 571 tonnes (€4.8 million) of Patagonian toothfish were lost due to depredation by killer whales and both killer and sperm whales. Killer whales were found to be responsible for the largest part of this loss (>75%), while sperm whales had a lower impact (>25%). Photo-identification data revealed 35 killer whales belonging to four different pods were involved in 81.3% of the interactions.

Significant variations of interaction rates with killer whales were detected between vessels suggesting the influence of operational factors on depredation. When killer whales were absent at the beginning of the line hauling process, short lines (<5 000 m) provided higher yield and were significantly less impacted by depredation than longer lines. Also, when facing depredation, it is recommended that vessels leave their fishing area and travel distances >40 n miles to prevent killer whales from finding them within a few hours. Although more data are still needed to better understand the way killer whales search and detect vessels, this study gives preliminary insights into possible mitigation solutions to the widespread depredation issue.

Résumé

Dans la zone économique exclusive (ZEE) de l'archipel de Crozet, la pêcherie palangrière à la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) est exposée à des niveaux élevés de déprédation exercée par les orques (*Orcinus orca*) et les cachalots (*Physeter macrocephalus*). De 2003 à 2008, sur les 4 289 palangres virées, 32,6% étaient touchées par des cachalots, 18,6%, par des orques et 23,4% par les deux espèces ensemble. Nous estimons que la perte de légine australe due à la déprédation des orques ou des orques et des cachalots combinés s'élève à un total de 571 tonnes (4,8 millions €). Les orques sont responsables de la plus grande part de cette perte (>75%), et les cachalots, dans une moindre mesure (>25%). Des données de photo-identification ont révélé que 81,3% des interactions concernaient 35 orques appartenant à quatre troupeaux différents.

De fortes variations des taux d'interaction avec les orques ont été détectées entre les navires, ce qui montre l'influence de facteurs opérationnels sur la déprédation. Lorsque les orques étaient absentes au début du processus de virage, les palangres courtes (<5 000 m) produisaient un meilleur rendement et étaient nettement moins touchées par la déprédation que les palangres plus longues. Par ailleurs, en cas de déprédation, il est recommandé aux navires de quitter leur zone de pêche et de s'en éloigner de >40 miles nautiques pour empêcher les orques de les retrouver en quelques heures. Bien que davantage de données soient encore nécessaires pour mieux appréhender la manière dont les orques cherchent et détectent les navires, cette étude donne un premier aperçu des solutions possibles pour atténuer le problème généralisé de la déprédation.

Резюме

При ярусном промысле патагонского клыкача (*Dissostichus eleginoides*) в пределах Исключительной экономической зоны (ИЭЗ) о-вов Крозе отмечаются высокие уровни хищничества косаток (*Orcinus orca*) и кашалотов (*Physeter macrocephalus*). С 2003 по 2008 гг. только кашалоты, только косатки и оба этих вида вместе наблюдались соответственно при подъеме 32.6%, 18.6% и 23.4% ярусов из 4 289. По нашей оценке, потери составили в общей сложности 571 т (EUR 4.8 млн) патагонского клыкача в результате хищничества косаток, а также косаток и кашалотов вместе. Было обнаружено, что наибольшая часть этих потерь происходит из-за косаток (>75%), тогда как кашалоты оказывают меньшее воздействие (>25%). Данные фотоидентификации показали, что в 81.3% взаимодействий участвовало 35 косаток, принадлежащих к четырем различным стадам.

Было обнаружено, что коэффициенты взаимодействия с косатками значительно колебались от судна к судну, что говорит о воздействии на хищничество эксплуатационных факторов. Когда косатки отсутствовали в начале процесса выборки яруса, короткие ярусы (<5 000 м) давали более высокий улов и значительно меньше подвергались хищничеству, чем более длинные ярусы. Кроме того, если судно сталкивается с хищничеством, ему рекомендуется покинуть свой район промысла и перейти на расстояние >40 мор. миль, чтобы помешать косаткам вновь найти судно в течение нескольких часов. Хотя по-прежнему требуется больше данных для лучшего понимания способов поиска и обнаружения судов косатками, настоящее исследование дает предварительную информацию о возможных решениях, смягчающих воздействие широко распространенной проблемы хищничества.

Resumen

Dentro de la zona de exclusividad económica de las Islas Crozet (ZEE), la pesquería de palangre de austromerluza negra (*Dissostichus eleginoides*) está expuesta a altos niveles de depredación por orcas (*Orcinus orca*) y cachalotes (*Physeter macrocephalus*). Se observaron sólo cachalotes en un 32.6% de los 4 289 palangres calados de 2003 a 2008, sólo orcas en un 18.6% y las dos especies combinadas en un 23.4% de los mismos. Estimamos una pérdida total de 571 toneladas (€4.8 millones) de austromerluza negra por la depredación de orcas y una combinación de orcas y cachalotes. Se encontró que las orcas fueron responsables de la mayor parte de esta pérdida (>75%), mientras que el impacto de los cachalotes fue menor (>25%). Los datos de la identificación fotográfica revelaron que 35 orcas, de cuatro manadas diferentes, participaron en un 81.3% de las interacciones.

Se detectaron grandes variaciones en las tasas de interacción de los barcos con las orcas, lo que sugiere que factores operacionales influyen en la depredación. Cuando no hubo presencia de orcas al inicio del virado de la línea, se obtuvo un mayor rendimiento con las líneas cortas (<5 000 m) que fueron afectadas mucho menos por la depredación que las líneas más largas. Además, es aconsejable que los barcos se trasladen distancias >40 millas náuticas cuando se observan problemas de depredación, para prevenir que las orcas los encuentren en unas pocas horas. Si bien se necesitan más datos para entender mejor la forma como las orcas buscan y detectan los barcos, este estudio entrega reflexiones preliminares sobre las posibles soluciones para mitigar el problema generalizado de la depredación.

Keywords: Patagonian toothfish, fisheries, depredation, Crozet Islands, killer whales, sperm whales, CCAMLR

Introduction

Interactions between marine mammals and fisheries have been reported worldwide as a case of use conflict (Northridge and Hofman, 1999). Among such conflicts, depredation, which is defined as an operational interaction and concerns the removal of fish from lines or from nets by marine mammals (Donoghue et al., 2002), represents a major issue. The implications of the latter can be economic, with

significant losses for fishers, on the management of fish resources (losses due to depredation are generally not accounted for in fish stock assessments and quota allocation processes) (Read, 2008), as well as on marine mammal species (risks of mortality by entanglement, modification of energy balance by giving access to new prey sources) (Northridge and Hofman, 1999 ; Fertl; 2002, Goldsworthy et al., 2003; Secchi et al., 2005).

Longline fisheries are the most impacted by depredation. In tropical and sub-tropical zones, pelagic longlines targeting tuna (*Thunnus* spp.) and swordfish (*Xiphias gladius*) are generally depredated by false killer whales (*Pseudorca crassidens*) and short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) (Secchi et al., 2005; Dalla Rosa and Secchi, 2007; Hernandez-Milian et al., 2008). In higher latitudes, it is primarily killer (*Orcinus orca*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*) that interact with demersal longlines. In the northern hemisphere, they remove sable fish (*Anoplopoma fimbria*) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from hooks in Alaskan and Icelandic waters (Yano and Dalheim, 1995; Dyb, 2006; Sigler et al., 2008). In the southern hemisphere, they are reported to interact with the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fisheries off southern Chile (Hucke-Gaete et al., 2004), South Georgia (Ashford et al., 1996; Purves et al., 2004), Falkland Islands (Nolan et al., 2000), Prince Edward Islands (Tilney and Purves, 1999) and Crozet and Kerguelen Islands (Capdeville, 1997; Roche et al., 2007).

The Patagonian toothfish fishery is primarily operated by longline-type fishing techniques. Most vessels use the same autoline-system longlines set in series of 1 km long sections fitted with approximately 1 000 hooks each. Previous studies showed differences in the level of interaction with killer and sperm whales between fishing vessels (Hucke-Gaete et al., 2004) suggesting the existence of factors that vary between vessels which could influence depredation rate. Longlines are set at depths ranging from 500 to 2 000 m. Unlike sperm whales, killer whales are unable to dive to such depths (Papastavrou et al., 1989; Baird et al., 2005), and consequently can only retrieve the fish from the line when they arrive close to the surface.

This study provides a detailed update of the depredation situation in the Crozet Islands Exclusive Economic Zone (EEZ) (Figure 1a) where seven licensed longliners fish for Patagonian toothfish under strict governmental regulations and with the systematic presence of on-board observers (CCAMLR, 2006). From the data collected between 2003 and 2005, Roche et al. (2007) estimated that 333 tonnes of Patagonian toothfish were depredated during this period (i.e. a financial loss of €3.3 million) by killer and sperm whales. Killer whales were responsible for a higher loss than sperm whales, a trend that was already reported in other locations (Kock et al., 2006). Killer whales operate in groups (i.e. pods) that seem to actively follow the fishing vessels and, when present, remove most of the catch from the lines. The current strategy used by vessels when facing killer

whale depredation is to stop fishing in that area and move to another, which incurs significant costs in time and fuel.

The aims of the current study are (i) to provide detailed annual estimates of Patagonian toothfish losses due to depredation by killer and sperm whales between 2003 and 2008; (ii) to identify killer whale individuals interacting with fishing vessels and possible differences in interaction levels between pods; (iii) to assess the operational factors which may impact depredation by killer whales and could help explain the reported difference in interaction levels between vessels; and (iv) to provide advice to optimise the current strategy of leaving a fishing area when faced with depredation by killer whales.

Material and methods

From 1 September 2003 to 31 August 2008, 4 289 lines were hauled by the seven legal longliners operating in the Crozet Islands EEZ. The vessels operated all year round with higher activity in February when the fishery is closed in the Kerguelen EEZ because of seabird conservation measures. A fishing season runs from 1 September to 31 August.

Observer protocol

The data were collected by fishery observers who were required (i) to collect data for fishery management purposes (e.g. species targeted, catch size, fishing location); (ii) to assess the resource (e.g. sampling of fish length and weight); (iii) to record by-catch of non-target species; and (iv) to record interactions between the fishery and protected seabirds and marine mammals present in the vicinity of the longlines as well as incidental seabird mortality.

The dataset used in this study provided, for every hauled line, information on the vessel identity, date, time, location, number of hooks set and the total weight of toothfish caught.

The number of hooks hauled per line was used as the unit of fishing effort. The catch-per-unit-effort (CPUE) was calculated for each line by dividing the total toothfish weight (in grams) by the number of hooks hauled. The number of hooks hauled can vary from the number of hooks set, as hooks can be lost while underwater, because of entanglement during setting, or entanglement or drag on the bottom during hauling.

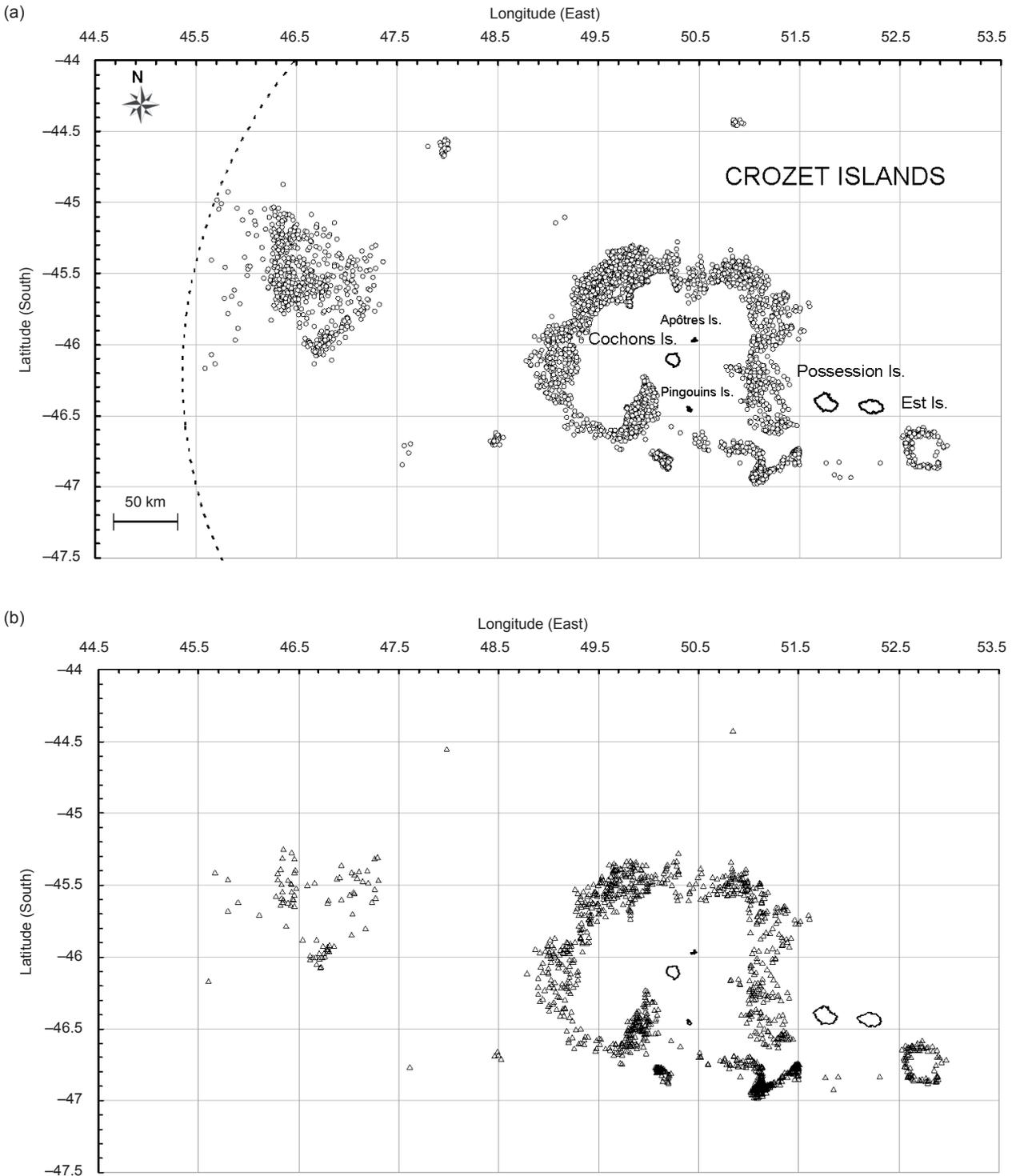


Figure 1: Map of the Crozet Islands with (a) positions of the lines set by the seven legal longliners between 1 September 2003 and 31 August 2008 (the dashed line represents the French EEZ boundary) and (b) positions of lines that were depredated by killer whales between 1 September 2003 and 31 August 2008.

Interaction with the fishery was considered to occur when cetaceans were present in the vicinity (maximum 500 m) of a line being hauled for at least five minutes (Roche et al., 2007). When visibility conditions permitted, fishery observers recorded species identity, estimates of the number of individuals present and a brief description of their behaviour. Lines that were hauled at night or in conditions of very poor visibility (less than 50 m) were not included in the analysis. When possible, the time of arrival (which was considered as the time of the first sighting), was also noted. Co-occurrence of killer and sperm whales was recorded as an event during which both species were reported at least once during the hauling process.

When photo equipment was provided, killer whale photo-identification was also conducted. Photo-identification is widely used in research on cetaceans and has proved to be a reliable technique for the identification of individual killer and sperm whales (Bigg, 1982; Whitehead, 2001). Identification of individuals relies on the shape and natural markings such as scars, nicks or notches visible on the dorsal fin and the saddle patch for killer whales, and nicks or notches present on the fluke (tail) and the back of sperm whales. Most pictures were taken so as to represent the whole dorsal fin and saddle patch of a killer whale or back of a sperm whale surfacing or the fluke (tail) of a diving sperm whale with an angle from the photographer as perpendicular as possible. Relevant information, such as individual identity, sex and life stage, as well as type and quality of individual representation were entered in an Access database. Photo-identification catalogues were produced for killer and sperm whales. For the killer whales catalogue, identified individuals were organised into pods. A pod is defined as a group of individuals that were seen together on at least 50% of sightings, which means that each pair of individuals share an association index higher than 0.5 (Bigg et al., 1990). Killer whale identification is more straightforward than sperm whale identification because the natural markings are easier to photograph and distinguish. This study considers that all killer whales interacting with fishing vessels were identified. However, capture-mark-recapture methods had to be used to estimate the total number of sperm whales (Cormack, 2001). Classical sequential models for closed populations were used (Otis et al., 1978). The best-fitted model was selected through the CAPTURE program, taking into account the conditions of observations and the ecology of sperm whales, as recommended by Pollock et al. (1990). Model selection was also performed through examination of the sample coverage and the coefficient of variation of capture probabilities

(Chao et al., 1992). Only very distinctive animals were used in the analysis in order to reduce identification errors. As a consequence, the proportion of distinctive individuals among all identified sperm whales was used as a correction factor to provide a final estimate. In this study, the sperm whale abundance estimations were performed for 2008 only.

Interaction and depredation level estimates

The rate of interaction with killer or sperm whales was expressed as the ratio of the number of longlines hauled in the presence of cetaceans divided by the total number of longlines set by a given fishing vessel. This rate was calculated for each vessel for each fishing season.

Depredation levels cannot be reliably assessed by recording the number of fish damaged or partly eaten by killer and sperm whales. Indeed, when depredating longlines, both species entirely remove most fish from the hooks. Therefore, taking into account only damaged fish would lead to serious underestimation of depredation levels. Depredation rates were first estimated through CPUE comparison between lines hauled in the absence and in the presence of cetaceans over the whole Crozet Islands EEZ. This allowed an assessment of CPUE reduction in the presence of cetaceans. To provide an estimate of the amount of toothfish lost to depredation, the same method was used, taking into account the spatial variation of the CPUE of Patagonian toothfish in the Crozet Islands EEZ. The whole fishing area was divided in $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ cells. For each cell and fishing season the difference of CPUE between all combinations of lines hauled in the absence ($CPUE_{abs}$) and in the presence of cetaceans ($CPUE_{pres}$) was estimated. This provided a mean loss of CPUE ($CPUE_{loss}$) for each cell c in which lines were hauled both in the presence and absence of cetaceans:

$$CPUE_{lossc} = \frac{\sum_{i=1}^I \sum_{j=1}^J (CPUE_{abs}(i) - CPUE_{pres}(j))}{IJ} \quad (1)$$

in which I is the number of lines hauled in the presence of cetaceans, J is the number of lines in the presence of cetaceans, and IJ is the number of combinations of lines used to calculate the mean loss of CPUE in each cell c .

To obtain the amount of toothfish lost to depredation in each cell (B_{lossc}), the mean loss of CPUE, and its associated standard error, were multiplied by the number of hooks on lines that were hauled in the presence of cetaceans (E_{pres}) in that cell:

$$B_{lossc} = CPUE_{lossc} \cdot E_{totc} \quad (2)$$

The initial estimation of the total amount of toothfish lost to depredation for each fishing season was calculated as the sum of toothfish losses estimated in cells for which there were lines hauled both in the presence and absence of cetaceans. The uncertainty ($se_{loss_{tot}}$) was calculated from the standard error of the loss in each cell (se_{lossc}) according to:

$$se_{loss_{tot}} = \sqrt{\sum_{c=1}^C \left(\frac{se_{lossc}^2}{I_j} \right)} \quad (3)$$

in which C is the number of cells c in which lines were hauled both in the presence and absence of cetaceans.

It was not possible to estimate depredation for cells in which cetaceans were present at each line hauled. Therefore, to obtain a final estimate of losses due to depredation over the whole Crozet Islands EEZ, the total number of hooks hauled in the presence of cetaceans in all cells of the Crozet fishing area was multiplied by the mean CPUE loss calculated for the cells c in which depredation could be estimated. The same method was used to calculate the uncertainty in the final estimates from the uncertainty calculated in the cells c .

Depredation rates (Dep) were derived from the final estimates as followed:

$$Dep = \frac{B_{loss}}{(B_{loss} + B_{landed})} \quad (4)$$

in which B_{landed} is the amount of toothfish declared by fishing vessels.

For all depredation estimations, three categories of cetacean occurrence were distinguished: killer whales only, sperm whales only and both killer and sperm whales present simultaneously.

Effect of fishing practice to reduce depredation

Previous work conducted in the Crozet Islands EEZ had shown that killer whales were responsible for most depredation (Roche et al., 2007). Furthermore, killer whales are unable to reach the fish naturally at fishing depth (500–2 000 m) which is not the case for sperm whales. For these two reasons, the focus here is on killer whale depredation and the effect of two operational factors that could influence the killer whale depredation rate: the length of the fishing lines and the depths at which

they were set. Both factors are known to affect the duration of line hauling and consequently the chances that killer whales could locate the fishing vessel before the end of this process. The effect of these two factors on CPUE was tested in the absence or presence of killer whales through generalised linear mixed models (GLMM) with vessel position considered as a random factor. Vessel identity was included as a fixed effect and tested for its effect alone or in interaction with the other two variables.

Effect of ship movement to reduce depredation

To optimise the vessel's displacement strategy in response to killer whale depredation, the effect of the distance travelled by the vessel was compared to the time necessary for killer whales to find it again once it had left the fishing zone. This time lag was calculated as the time between the last observation and the next observation of killer whales. Two scenarios were considered: (i) the time lag necessary for the same pod of killer whales to find the same fishing vessel again and (ii) the time lag for any other killer whale pod to find the vessel leaving the fishing zone. The distance covered by the fishing vessel was calculated using its position data when it left the first fishing zone and arrived at the next, assuming that it cruised in a straight direction between the two positions. In the current study, VMS data were not accessible to calculate the exact distance travelled and to take into account possible changes in vessel direction.

Analyses were conducted using the R software (R Development Core Team, 2009) and results are expressed as mean \pm SEM.

Results

Interaction rate

Between 2003 and 2008, sperm whales alone, killer whales alone, and the two species co-occurring, were observed on 32.6%, 18.6% and 23.4% respectively of the 4 289 lines hauled during this period. Only 25.4% of the 4 289 lines were hauled in the absence of cetaceans.

Killer whales interacted with 1 801 lines (Figure 1b) and sperm whales interacted with 2 359 hauled lines. No trend in interaction rate was detected between 2003 and 2008; sperm whale and killer whale interaction rates remained relatively constant over time (Figure 2) with mean rates of $53 \pm 7.5\%$ and $39 \pm 5.4\%$ respectively.

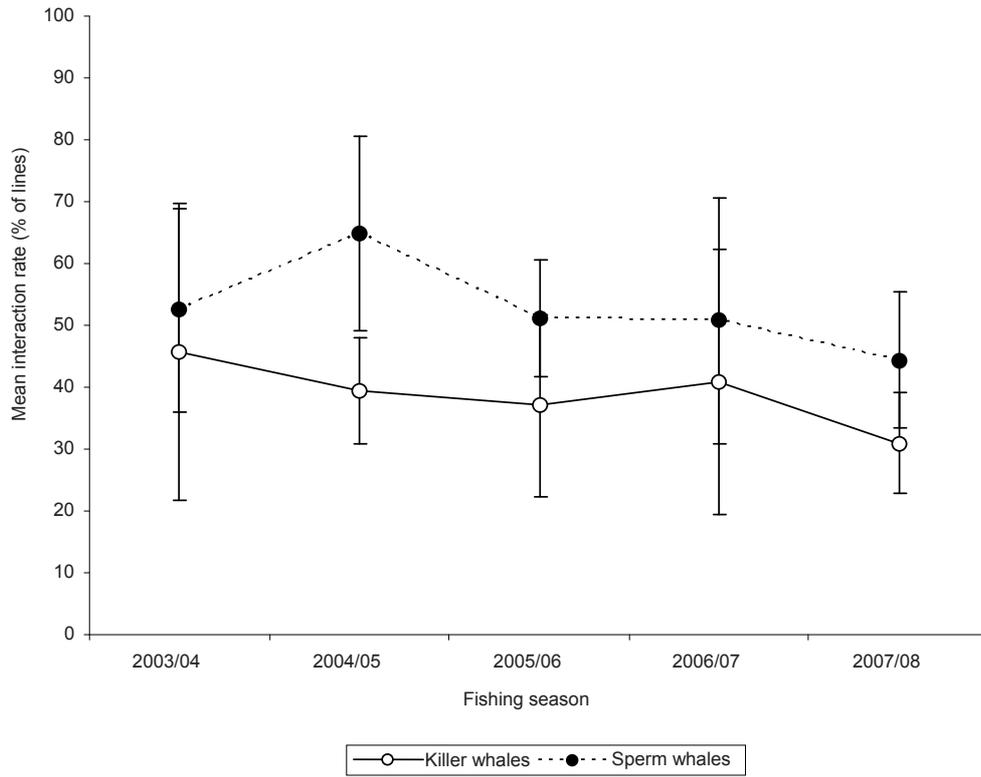


Figure 2: Mean interaction rates of killer and sperm whales with longlines between 2003 and 2008.

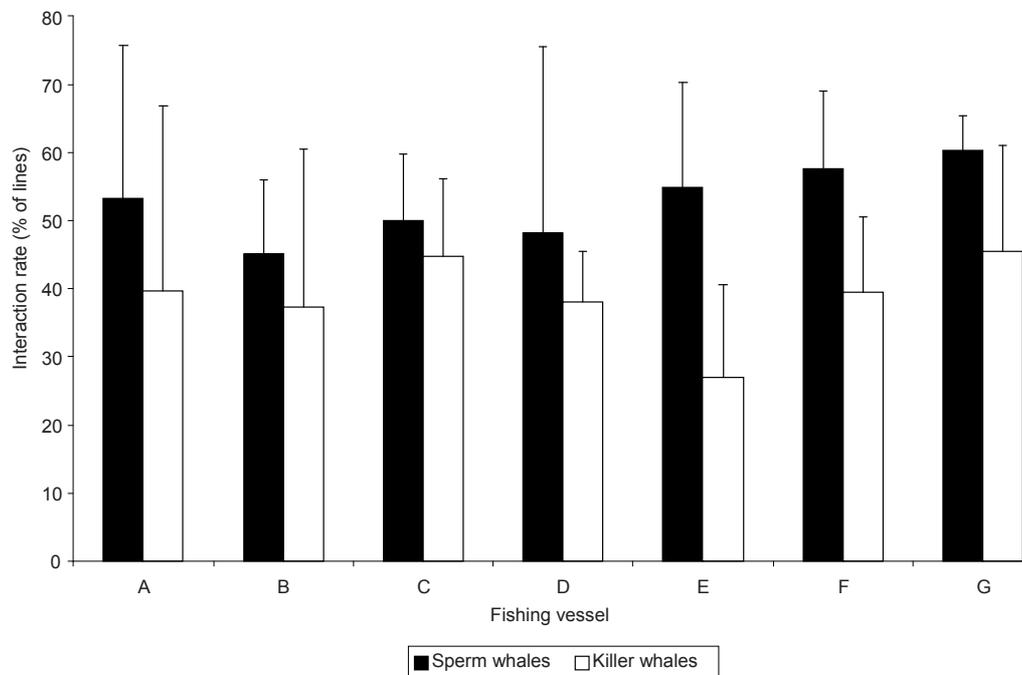


Figure 3: Interaction rates of killer and sperm whales with longlines calculated for each of the seven legal fishing vessels (named A to G), between 2003 and 2008.

However, over the same period, the interaction rate with killer whales varied significantly between fishing vessels (range $27 \pm 14\%$ to $45 \pm 16\%$; $z = 23.4$; $p < 0.005$) but not for sperm whales ($p > 0.05$; Figure 3).

Losses due to depredation

CPUE was significantly and negatively impacted by the presence of any category of cetaceans (GLMM: sperm whales alone: $z = -12.3$, $p < 0.001$; killer whales alone: $z = -255$, $p < 0.001$; killer whales and sperm whales together $z = -287.3$, $p < 0.001$; Figure 4).

Overall, by comparing CPUE in the absence and presence of cetaceans, it was estimated that killer whales alone, sperm whales alone and the combined presence of killer whales and sperm whales resulted in a mean loss of fish of $27 \pm 25\%$, $9 \pm 13\%$ and $37 \pm 31\%$ respectively.

Estimates of losses due to depredation, taking into account the spatial variation of CPUE, could on average be estimated in $58 \pm 9\%$ of cells for killer whales alone, $51 \pm 9\%$ for sperm whales alone, and $68 \pm 13\%$ for both killer and sperm whales which represented $64 \pm 11\%$, $69 \pm 9\%$ and $62 \pm 12\%$ of hauled hooks respectively. After extrapolating the estimates made in these cells to the total number of hooks in the presence of cetaceans, killer whales alone, and the combined presence of killer and sperm whales, resulted in a total estimated loss of approximately 256 and 315 tonnes of toothfish respectively between 2003 and 2008 (Figure 5).

The losses due to depredation on lines hauled in the presence of sperm whales only are not presented as they appeared to be significantly biased. This is because higher CPUE in the presence of sperm whales than in the absence of cetaceans was observed on a proportion of combinations ($52 \pm 4\%$ versus $31 \pm 6\%$ for killer whales alone and $33 \pm 3\%$ for killer whales and sperm whales together) suggesting the potential for a significant underestimate in losses due to sperm whale depredation.

From 2003 to 2008, the seven fishing vessels declared a total catch of 2 933 tonnes. Therefore, the minimum estimated amount of toothfish caught was 3 504 tonnes if the losses due to depredation by killer whales alone and by both killer and sperm whales ($2\,933 + 571$) are taken into account. For these two cases of cetacean occurrence, the total depredation rate was estimated to be 17.7% (killer whales alone 8.0%, and killer and sperm whales 9.7%).

When calculated for each fishing season, depredation rates were found to vary significantly between years (Figure 6), with a minimum in 2004/05 ($2.8 \pm 9.6\%$), and a maximum in 2007/08 ($13.8 \pm 5.4\%$).

Photo-identification

Total number of killer whales involved in depredation

Between 2003 and 2008, a total of 24 025 pictures of cetaceans were taken from longliners by fishery observers, which represented 32 914 fins to be analysed. This allowed the identification of 97 different killer whales interacting with the fisheries. These 97 individuals belonged to 11 distinct pods in which the killer whales shared association indices higher than 0.5. However, amongst these 11 pods, four were observed in 81.3% of the total number of interactions. In 2008, these four pods involved 35 different individuals which represented a mean number of 9 ± 4 killer whales per pod. The number of individuals interacting with a given line did not vary significantly over the study period. However, it had a significant positive effect on fish losses due to depredation ($r = 0.65$; $p < 0.001$) on lines that were depredated by killer whales only.

Total number of sperm whales interacting with the fishery

In 2008, 2 844 photographs were taken which allowed identification of 25 distinctive sperm whales that were used in capture/mark/recapture (CMR) abundance estimation. The M_{th} (Otis et al., 1978) model ($CV(pi) = 0.47$; $SC = 84\%$), which takes into account both time and inter-individual heterogeneity in capture probability variations, was selected. After correction by the proportion of distinctive individuals ($c = 2.068$), the model provided a final estimate of 64 (95% CI 42–209) sperm whales interacting with vessels in 2008. The number of individuals interacting with a given line did not vary significantly over the study period and it was not found to have an effect on fish losses due to depredation ($r = 0.13$; $p > 0.05$).

Effects of operational factors on depredation by killer whales

The depth at which the lines were set had no significant effect on the CPUE both in the absence and presence of killer whales ($p > 0.05$). In the absence of killer whales, short lines (2 000–5 000 m) tended to have a higher mean CPUE (283 ± 104 g/hook) than longer lines (>5 000 m) for which average

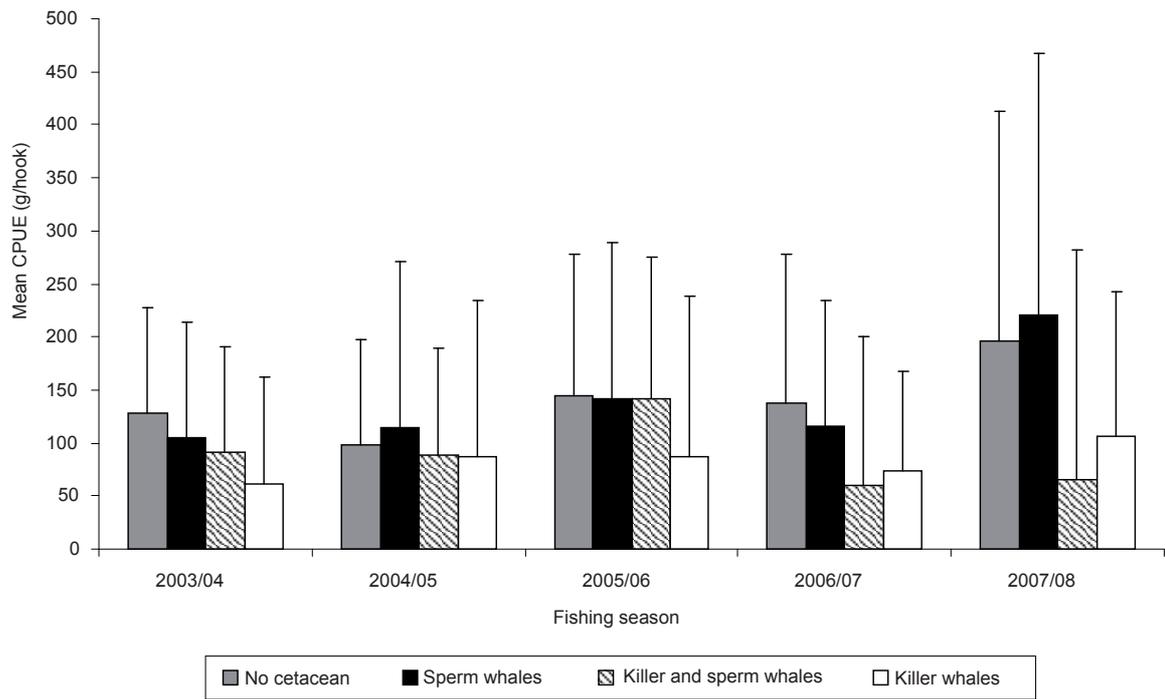


Figure 4: Mean CPUE per fishing season in the absence of cetaceans (grey bars), in the presence of killer whales alone (white bars), sperm whales alone (black bars) and both species together (hatched bars).

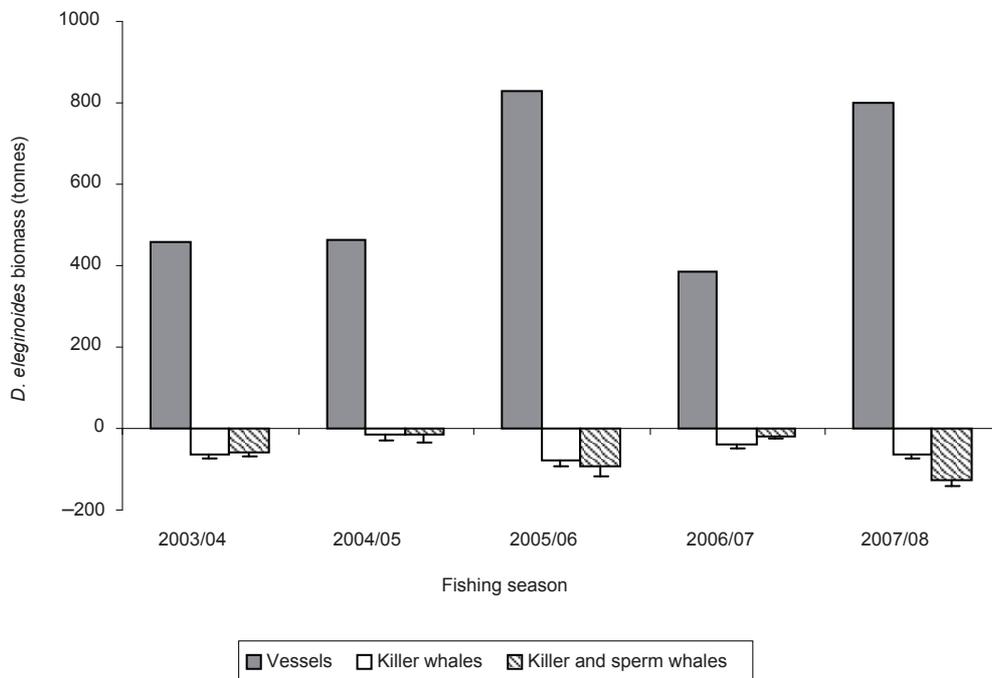


Figure 5: Biomass of Patagonian toothfish landed each fishing season (positive values) and the estimated losses due to depredation (negative values) by killer whales alone (white) and both killer and sperm whales (hatched). Calculation of the error bars is described under 'Methods'.

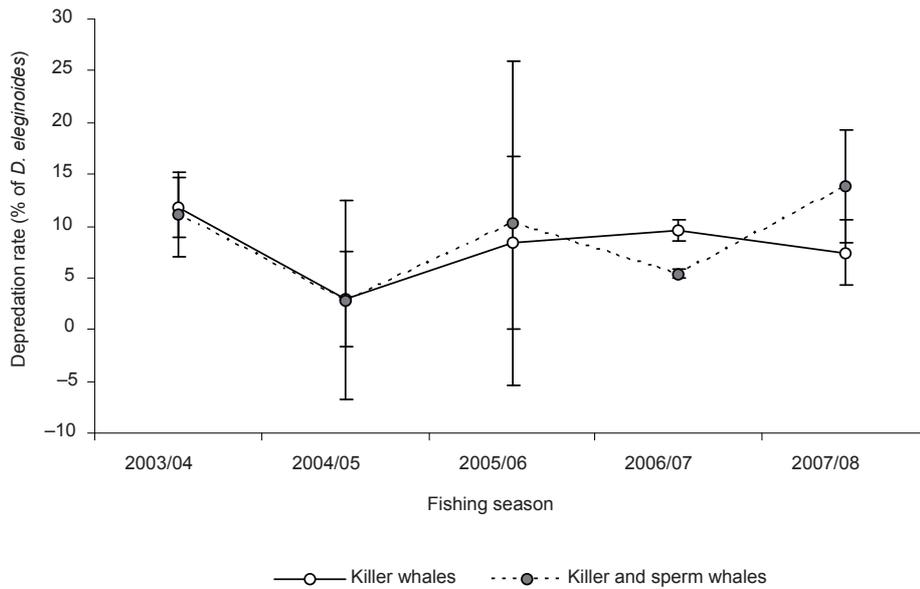


Figure 6: Depredation rates by killer whales alone and both killer and sperm whales between 2003 and 2008. Error bars were calculated using the ratio of the variance of the toothfish losses and the mean squared amount of toothfish landed.

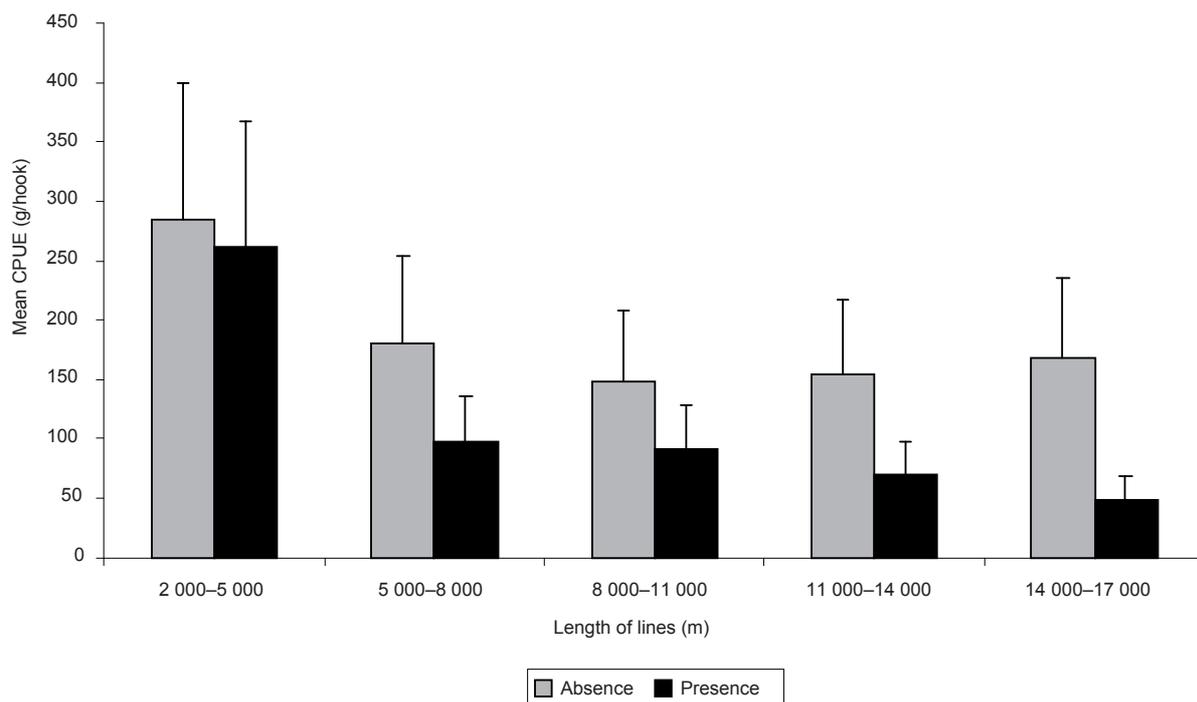


Figure 7: Mean CPUE of Patagonian toothfish calculated for different classes of line length both in the absence (grey bars) and presence (black bars) of killer whales.

CPUE was 164 ± 92 g/hook. The effect of the length of the lines was only detected in the presence of killer whales when the latter started to interact with the lines at least 10 minutes after the haul started ($z = -85.3$; $p = 0.004$). In this situation, short lines (2 000–5 000 m) had a higher mean CPUE ($261 \pm$

72 g/hook) than longer lines (>5 000 m) for which CPUE significantly dropped to 89 ± 61 g/hook) (Figure 7).

When vessel identity was included in the model, it had a significant effect on CPUE in the presence

of killer whales ($z = 42.3$; $p < 0.001$), but no interaction effect between the vessel identity and the other two variables was found.

Distance covered by fishing vessels on killer whale depredation

When a fishing vessel was being depredated by a pod of killer whales and left the area to set its lines in another area, the time necessary for the same pod to be detected near the vessel was not correlated to the distance travelled by the vessel. However, when calculating the mean time lag for different 20 n mile distance classes, killer whales needed significantly more time to find the same vessels travelling more than 40 n miles compared to shorter distances. On average, 0.9 ± 0.3 days was necessary for a given pod of killer whales to reach the same vessel when the distance travelled was less than 40 n miles, while it took on average 4.7 ± 2.8 days for the same pod to find the same vessel moving more than 40 n miles away.

When considering all pods of killer whales in the analysis, a fishing vessel travelling more than 40 n miles away could fish on average 3.1 ± 3.0 days before being located by any of these pods.

Discussion

Losses due to depredation

Between 2003 and 2008, the interaction between killer whales alone and both killer and sperm whales with lines hauled within the Crozet Islands EEZ resulted in an estimated total loss of 571 tonnes of Patagonian toothfish to depredation. According to the current market price of Patagonian toothfish, which is approximately €8.40 per kilo (T. Clot, pers. comm.), this represents a financial loss of €4 800 000. Beyond the heavy economic consequences of such an estimation, it has great implications on conservation and should be incorporated into fish stock assessments for resource management purposes. However, this should be considered as a minimum, as the depredation due to sperm whales alone could not be accounted for in the total loss estimates. The CPUE comparison method between lines hauled in the absence and in the presence of sperm whales only in $0.1 \times 0.1^\circ$ cells could not detect any effect on depredation. Indeed, CPUE was greater in the presence of sperm whales for a large proportion of cells which would induce a significant bias in estimations. One likely reason for such a bias is the co-occurrence between sperm whales, which are known to feed naturally on toothfish (Abe and Iwani, 1989), and fishing vessels in areas with the

highest density of Patagonian toothfish, as already suggested in previous studies (Roche et al., 2007; Purves et al., 2004).

When testing the covariates that influence CPUE variations, this study shows a significant effect of the presence of sperm whales over the whole 2003–2008 period, with a mean loss of about 9%. Furthermore, the co-occurrence of both killer whales and sperm whales during depredation events resulted in a greater loss in percentage (about 10%) of fish compared to killer whales only, also suggesting an additive effect of the presence of sperm whales. The presence of killer whales only resulted in a CPUE reduction of 27%. When compared to CPUE reduction of sperm whales only (9%), depredation by killer whales was estimated to account for the largest part (75%) of the total depredation with sperm whales accounting for 25% only.

With an estimate of 64 sperm whales interacting with the fisheries off the Crozet Islands in 2008, this study emphasises a critical need to further investigate sperm whale depredation and to reliably assess the amount of toothfish loss. The CPUE comparison method should be made at a finer spatio-temporal scale, although it would be constrained by the very high rate of interaction observed with sperm whales (i.e. a low number of lines without cetacean interactions).

Variations in depredation rates

No significant trend was detected over the study period. However, it was observed that in 2004/05, the depredation level was very low, before increasing and reaching a maximum in 2007/08. These variations are not related to the interaction rate (i.e. the number of lines where whales were observed) which remained relatively constant over the study period for both killer and sperm whales. Although losses due to depredation were positively correlated to the number of killer whales interacting with a given line, the mean number of killer and sperm whales interacting per line remained unchanged. However, in 2004/05 estimates were obtained from the lowest proportion of cells (i.e. a low number of cells for which there was both no depredated and depredated lines) with which to estimate depredation rates; it was not possible to estimate the depredation rate for cells in which lines were always exposed to depredation and the proportion of such cells was highest in this period. Furthermore, the lowest proportion of the total number of hooks set that could be used to estimate killer whale (48%) and sperm whale (49%) depredation had occurred in that year. These two factors could account for the lower estimated depredation rate for that year,

which could be an artefact related to the method used to estimate depredation (Figures 5 and 6). One limit to this method is that the estimate of losses due to depredation could only be derived from a fraction of the total number of hooks, and the total amount of losses was calculated through a simple proportional relation using all hooks. Years of high depredation rates could also be explained by a greater efficiency (i.e. an increase in the amount of fish removed from the hooks) of cetaceans interacting with a vessel. In 2007/08, losses increased to 192 tonnes of Patagonian toothfish, which represent 19% of the amount of fish harvested that year for the Crozet Islands EEZ. Future years will be critical in determining a depredation trend.

Significance of killer whale depredation

The killer whale population of the Crozet Islands is composed of pods that interact with the fisheries and others that do not (Roche et al., 2007). Amongst the 97 killer whales interacting with longlines between 2003 and 2008, photo-identification revealed that four pods were responsible for more than 80% of the interactions. These four pods, representing 35 individuals, seem to specialise in longline depredation. According to the energy requirement of killer whales (Guinet et al., 2007), it was estimated that the amount of fish they depredated represented about 30% of the energy budget of these 35 individuals.

In the recent past, killer whales at the Crozet Islands have undergone a marked decline in both their abundance and survival rate (Tixier, 2008; Poncet et al., 2009). As cases of killer whales being accidentally caught on hooks while depredating a longline are rare (Dalla Rosa and Secchi, 2007), further investigations are needed to assess the ecological consequences, and in particular the demographic consequences, of depredation to these killer whales.

Operational measures to reduce depredation

In the absence of killer whales, short lines (<5 000 m) had a greater CPUE than longer ones, suggesting that they were more effective in fishing. Many factors can contribute to such a trend, one of them being that a shorter line may allow the vessel to target areas of high fish density more precisely. When killer whales were not present when hauling commenced but arrived during the hauling process, CPUE was reduced to a much greater extent for longer lines. This can be interpreted as the consequence of the time necessary for killer whales to reach the vessel during the process of hauling the

line. Killer whales are likely to detect fishing vessels acoustically (Kock et al., 2006; Thode et al., 2006) and appear to be able to rapidly relocate a vessel when the latter changed its fishing area within less than 40 n miles from its previous location. Killer whales are able to sustain a swimming speed of 7–8 m s⁻¹ (Guinet et al., 2007). Therefore, assuming the limit of the detection range to be 30 n miles, they will require only about two hours to reach a vessel that has moved this distance. The further away killer whales are, the longer it will take them to reach a vessel during the hauling process. As short lines require less time to be hauled, there will be fewer fish on the line remaining in the water when they reach the vessel. Given these results, when a fishing vessel is operating in an area without any interaction with killer whales, the use of short lines is recommended, e.g. shorter than 5 000 m.

When pods of killer whales have found a fishing vessel, they tend to stay in the area and begin interacting with the lines as soon as the haul starts. In this case, there was no effect of the length of the line on CPUE. Indeed, the latter remained low for all classes of line length. In such a situation, according to the results of this study, it is recommended that the vessel leaves the area and travels a minimum distance of 40 n miles. Indeed, below 40 n miles, the fishing vessel is likely to be confronted with killer whales again in less than a day; the low variance observed suggests this to be systematic. When travelling a distance greater than 40 n miles, it will take the same pod of killer whales between four and five days to reach the vessel again, however, following such a movement this vessel is likely to be confronted with a different pod of killer whales within three days. This result is particularly important as it means that fishing vessels can operate without any killer whale depredation for several days and therefore increase their CPUE. There were no additional benefits to vessels of travelling distances greater than 40–60 n miles.

The data presented here indicate that in some cases, a given pod of killer whales can actively follow a fishing vessel over great distances (>40 n miles) and be seen in the vicinity as the first lines are deployed in the new fishing zone. Photo-identification revealed that killer whales are able to travel long distances within the archipelago, but also, for some of them, between the Crozet and Kerguelen Islands. Currently, their searching behaviour for vessels remains unknown. However, it is likely that killer whales are able to detect the bearing taken by a fishing vessel leaving the zone and use that information to find it over great distances. Furthermore, the fishing zone is restricted to an area along the edge of the Crozet plateau and

killer whales may use that information to search actively for fishing vessels. Additionally, photo-identification revealed that pods switch easily from one vessel to another if the two are operating in close proximity. Thus, while recommending that vessels travel long distances if confronted with killer whales, it may not be advisable to choose a new fishing zone in the vicinity of another fishing vessel facing depredation.

Conclusion

This study has allowed the development of guidelines for longliners to follow in order to reduce depredation by killer whales, which are responsible for a large part of the losses. However, while these mitigation measures are intended to reduce depredation they will not remove it. Depredation is a behaviour that has been fully integrated by a significant number of killer whale pods. A number of systems, whether they were fish-protective systems or acoustic systems, have been tested in different places of the world to repel marine mammals from longlines and most of them provided unsuccessful results (Jefferson and Curry, 1996; Reeves et al., 1996; Donoghue et al., 2002). In 2010, an experimental campaign tested fish traps especially designed for Patagonian toothfish within the Crozet Islands EEZ. It reduced both cetacean depredation and by-catch of seabirds but CPUE remained significantly lower than the longline CPUE (C. Guinet, pers. comm.). Future efforts should focus on systems adapted to longlines. Recent insights into longline gear modification, such as hook sleeves to protect the fish, have been proposed (Kock et al., 2008) and similar systems should be tested within the French EEZ in future years.

In the Kerguelen Islands EEZ, killer whales interacted with only 34 lines between 2003 and 2008: their impact remained negligible. However, photo-identification data indicated that they were new individuals as well as individuals belonging to one of the four specialist pods of the Crozet Islands EEZ. This raises a major concern about a possible displacement of the killer whale depredation issue to the Kerguelen Islands EEZ. If it reaches similar levels as in the Crozet Islands EEZ, it would have critical consequences, as most of the Patagonian toothfish catches within the French EEZs are from the Kerguelen Islands EEZ (90%). To reduce the risk of spreading the depredation behaviour, it is strongly recommended that vessels stop hauling, buoy off their lines and sink them to the bottom out of reach of killer whales (i.e. deeper than 400 m) in order not to reward them and hence reinforce this depredation behaviour. Finally,

this study highlights the critical need of a better (i) assessment of sperm whale depredation which requires a finer method taking into account their co-occurrence with highly productive zones, and (ii) understanding of the spatial behaviour of both killer and sperm whales in relation to the fishing activity in the EEZ. While photo-identification provides reliable data, it is fully dependent on observations conducted from fishing vessels. Data on the behaviour of these species when they are not associated with fishing vessels are currently lacking. Satellite tracking, by Argos tag deployment on certain individuals from different pods, would lead to a better knowledge of the ecology, distribution and inter-island movements of Crozet Island killer whales (Andrews et al., 2008). Satellite tracking would bring critical insights into the way killer whales search or detect fishing vessels, and would consequently help to establish better guidelines to avoid or reduce depredation, if the operation of fish traps is unsuccessful.

Acknowledgements

We thank all the field workers and fishery observers for their work, and for providing the photographs used for these analyses. We are grateful to the Muséum National d'Histoire Naturelle, and especially P. Pruvost, for providing some of the data from the Pecheker database. We also thank M. Schneider for her work on sperm whales. Support was provided by the Terres Australes et Antarctiques Françaises and the Réunion Island fishing companies. The long-term monitoring of killer whales was supported by program 109 (resp. H. Weimerskirch) of the French Polar Institute. The first author was financially supported by the French fishing association (SARPC), the TAAF administration (Contract N° 782095) and the Secrétariat d'état chargé de l'Outre Mer (Contract N° 782135).

References

- Abe, T. and T. Iwani. 1989. Notes on fishes from stomachs of whales taken in the Antarctic, II: on *Dissostichus* and *Ceratias*. *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.*, 2: 78–82.
- Andrews, R.D., R.L. Pitman and L.T. Ballance. 2008. Satellite tracking reveals distinct movement patterns for Type B and Type C killer whales in the southern Ross Sea, Antarctica. *Polar Biol.*, 31 (12): 1461–1468.

- Ashford, J.R., P.S. Rubilar and A.R. Martin. 1996. Interactions between cetaceans and longline fishery operations around South Georgia. *Mar. Mamm. Sci.*, 12 (3): 452–457.
- Baird, R.W., M.B. Hanson and L.M. Dill. 2005. Factors influencing the diving behaviour of fish-eating killer whales: sex differences and diel and interannual variation in diving rates. *Can. J. Zool.*, 83 (2): 257–267.
- Bigg, M.A. 1982. An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. *Rep. Int. Whal. Comm.*, Spec. Iss. 32: 655–666.
- Bigg, M.A., P.F. Olesiuk, G.M. Ellis, J.K.B. Ford and K.C. Balcomb III. 1990. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Rep. Int. Whal. Comm.*, Spec. Iss. 12: 383–405.
- CCAMLR. 2006. *Scheme of International Scientific Observation: Scientific Observers Manual*. CCAMLR, Hobart, Australia: www.ccamlr.org/pu/e/e_pubs/om/toc.htm.
- 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.
- Chao, A., S.-M. Lee and S.-L. Jeng. 1992. Estimating population size for capture-recapture data when capture probabilities vary by time and individual animal. *Biometrics*, 48: 201–216.
- Cormack, R.M. 2001. Population size estimation and capture-recapture methods. In: Smelser, N.J. and P.B. Baltes (Eds). *International Encyclopedia of the Social and Behavioral Sciences*: 11809–11813.
- 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. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 87: 135–140.
- Donoghue, M., R.R. Reeves and G.S. Stone (Eds). 2003. Report of the Workshop on Interactions between Cetaceans and Longline Fisheries. Apia, Samoa, November 2002. *New England Aquatic Forum Series*, Report 03-1: 44 pp.
- Dyb, J.-E. 2006. Fisheries depredation experience of the Norwegian longline fleet. *Proceedings from the symposium: Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales, Behavioural Insight, Behavioural Solutions*. Pender Island, BC, Canada, 2–5 October 2006.
- Fertl, D. 2002. Interference with fisheries. In: Perrin, W.F., B. Würsig and J.G.M. Thewissen (Eds). *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, New York: 438–442. 1414.
- Goldsworthy, S., C. Bulman, X. He, J. Larcombe and C. Litman. 2003. Trophic interactions between marine mammals and Australian fisheries: an ecosystem approach. In: Gales, N., M. Hindell and R. Kirkwood (Eds). *Marine Mammals: Fisheries, Tourism and Management Issues*. CSIRO Publishing: 62–99.
- Guinet, C., P. Domenici, R. de Stephanis, L. Barrett-Lennard, J.K.B. Ford and P. Verborgh. 2007. Killer whale predation on bluefin tuna: exploring the hypothesis of the endurance-exhaustion technique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 347: 111–119.
- Hernandez-Milian, G., S. Goetz, C. Varela-Dopico, J. Rodriguez-Gutierrez, J. Romón-Olea, J.R. Fuertes-Gamundi, E. Ulloa-Alonso, N.J.C. Tregenza, A. Smerdon, M.G. Otero, V. Tato, J. Wang, M.B. Santos, A. López, 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: 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.
- Jefferson, T.A. and B.E. Curry. 1996. Acoustic methods of reducing or eliminating marine mammals–fisheries interactions: do they work? *Ocean Coast. Manag.*, 31 (1): 41–70.
- Kock, K.-H., M.G. Purves and G. Duhamel. 2006. Interactions between cetacean and fisheries in the Southern Ocean. *Polar Biol.*, 29 (5): 379–388.
- Kock, K.-H., J.M. Clark and C.A. Moreno. 2008. Interactions between cetaceans and fisheries in the Southern Ocean – Progress Report 2008. *IWC SC/60/O9*.
- Nolan, C.P., G.M. Liddle and J. Elliot. 2000. Interactions between killer whales (*Orcinus orca*) and sperm whales (*Physeter macrocephalus*) with a longline fishing vessel. *Mar. Mamm. Sci.*, 16 (3): 658–664.

- Northridge, S.P. and R.J. Hofman. 1999. Marine mammal interactions with fisheries. In: Twiss, J.R. and R.R. Reeves (Eds). *Conservation and Management of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC: 99–119.
- Otis, D.L., K.P. Burnham, G.C. White and D.R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monogr.*, 62: 1–135.
- Papastavrou, V., S.C. Smith and H. Whitehead. 1989. Diving behaviour of the sperm whale, *Physeter macrocephalus*, off the Galapagos Islands. *Can. J. Zool.*, 67 (4): 839–846.
- Pollock, K.H., J.D. Nichols, C. Brownie and J.E. Hines. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monogr.*, 107: 1–97.
- 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. *J. Cetacean Res. Manage.*, 320: in press.
- 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, South Atlantic. *CCAMLR Science*, 11: 111–126.
- R Development Core Team. 2009. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Version 2.10.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, www.R-project.org.
- Read, A.J. 2008. The looming crisis: interactions between marine mammals and fisheries. *J. Mammal.*, 89 (3): 541–548.
- Reeves, R.R., R.J. Hofman, G.K. Silber and D. Wilkinson. 1996. Acoustic deterrence of harmful marine mammal-fishery interactions: proceedings of a workshop held in Seattle, Washington, 20–22 March 1996. *NOAA Tech. Memo. NMFS-OPR-10*: 68 pp.
- 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.
- Secchi, E.R., J.Y. Wang, L. Dalla Rosa, S.-C. Yang and R.R. Reeves. 2005. Global review of interactions between cetaceans and longline fisheries: preliminary data. Draft report (SC/57/SC3) derived from the workshop *Cetacean Interactions with Commercial Longline Fisheries in the South Pacific Region: Approaches to Mitigation*, Apia, Samoa, 11–15 November 2002.
- Sigler, M.F., C.R. Lunsford, J.M. Straley and J.B. Liddle. 2008. Sperm whale depredation of sablefish longline gear in the northeast Pacific Ocean. *Mar. Mamm. Sci.*, 24 (1): 16–27.
- Thode, A., J. Straley, J. Tiemann, F. Kendall, V. O'Connell and L. Behken. 2006. Observation of potential acoustic cues that attract sperm whales to longlines activities in the Gulf of Alaska. *Proceedings from the symposium: Fisheries Depredation by Killer and Sperm Whales, Behavioural Insight, Behavioural Solutions*. Pender Island, BC, Canada, 2–5 October 2006.
- Tilney, R. and M.G. Purves. 1999. The status of integrated fisheries monitoring in South Africa. In: Nolan, C.P. (Ed.). *Proceedings of the International Conference on Integrated Fisheries Monitoring*, Sydney, Australia, 1–5 February 1999. FAO Rome: 343–356.
- Tixier, P. 2008. Interaction des pêcheries à la legine australe avec les orques et les cachalots dans la Zone Economique Exclusive de l'Archipel de Crozet. MSc thesis, Université Aix-Marseille II, France.
- Whitehead, H. 2001. Direct estimation of within-group heterogeneity in photo-identification of sperm whales. *Mar. Mamm. Sci.*, 17 (4): 718–728.
- Yano, K. and M.E. Dalheim. 1995. Behaviour of killer whales *Orcinus orca* during longline fisheries interactions in the southeastern Bering Sea and adjacent waters. *Fish. Sci.*, 61 (4): 584–589.

Liste des figures

- Figure 1: Carte de l'archipel de Crozet indiquant (a) la position des palangres posées par les sept palangriers licites entre le 1^{er} septembre 2003 et le 31 août 2008 (la ligne en tirets représente la limite de la ZEE française) et (b) la position des palangres touchées par la déprédation des orques entre le 1^{er} septembre 2003 et le 31 août 2008.
- Figure 2: Taux moyen d'interaction des orques et cachalots avec les palangres entre 2003 et 2008.
- Figure 3: Taux d'interaction des orques et cachalots avec les palangres, calculés pour chacun des sept navires de pêche licites (nommés A à G), entre 2003 et 2008.
- Figure 4: CPUE moyenne par saison de pêche en l'absence de cétacés (barres grises), en présence d'orques uniquement (barres blanches), de cachalots uniquement (barres noires) et des deux espèces ensemble (barres hachurées).
- Figure 5: Biomasse de légine australe débarquée par saison de pêche (valeurs positives) et pertes estimées dues à la déprédation (valeurs négatives) des orques uniquement (en blanc) et des orques et cachalots ensemble (hachures). Le calcul des barres d'erreur est décrit dans les « Méthodes ».
- Figure 6: Taux de déprédation des orques uniquement et des orques et cachalots ensemble entre 2003 et 2008. Les barres d'erreur ont été calculées à l'aide du rapport de la variance des pertes de légine à la quantité moyenne au carré de légine débarquée.
- Figure 7: CPUE moyenne de légine australe calculée pour différentes classes de longueur de ligne, tant en l'absence (barres grises) qu'en présence (barres noires) d'orques.

Список рисунков

- Рис. 1: Карта о-вов Крозе с (а) координатами ярусов, выставленных семью законными ярусоловами в период с 1 сентября 2003 г. по 31 августа 2008 г. (пунктирная линия показывает границу ИЭЗ Франции), и (б) координатами ярусов, подвергшихся нападению косаток в период с 1 сентября 2003 г. по 31 августа 2008 г.
- Рис. 2: Средние коэффициенты взаимодействия косаток и кашалотов с ярусами с 2003 по 2008 гг.
- Рис. 3: Коэффициенты взаимодействия косаток и кашалотов с ярусами, рассчитанные для каждого из семи законных промысловых судов (обозначенных А–Г), с 2003 по 2008 гг.
- Рис. 4: Средний CPUE за промысловый сезон в отсутствие китовых (серые столбики), при наличии только косаток (белые столбики), только кашалотов (черные столбики) и обоих видов вместе (заштрихованные столбики).
- Рис. 5: Биомасса патагонского клыкача, выгруженного в каждом промысловом сезоне (положительные значения), и оценочные потери в результате хищничества (отрицательные значения) только косаток (белые) и косаток и кашалотов вместе (заштрихованные). Расчет диапазонов ошибок описывается в разделе "Методы".
- Рис. 6: Коэффициенты хищничества только для косаток и для косаток и кашалотов вместе с 2003 по 2008 гг. Диапазоны ошибок рассчитывались по соотношению дисперсии потерь клыкача и среднеквадратичного количества выгруженного клыкача.
- Рис. 7: Средний CPUE патагонского клыкача, рассчитанный для различных классов длины яруса при отсутствии косаток (серые столбики) и при их наличии (черные столбики).

Lista de las figuras

- Figura 1: Mapa de las Islas Crozet con (a) posición de las líneas caladas por los siete palangreros que pescaron legalmente entre el 1 de septiembre de 2003 y el 31 de agosto de 2008 (la línea entrecortada representa el límite de la ZEE francesa) y (b) posición de las líneas que sufrieron depredación por las orcas entre el 1 de septiembre de 2003 y el 31 de agosto de 2008.

- Figura 2: Tasa promedio de interacción de orcas y cachalotes con las líneas de palangre entre 2003 y 2008.
- Figura 3: Tasa de interacción de orcas y cachalotes con las líneas de palangre, calculada para cada uno de los siete barcos de pesca legal (nombrados de la A a la G), entre 2003 y 2008.
- Figura 4: CPUE promedio por temporada de pesca en ausencia de cetáceos (barras grises), en presencia de orcas solamente (barras blancas), en presencia de cachalotes solamente (barras negras) y en presencia de ambas especies combinadas (barras rayadas).
- Figura 5: Biomasa de austromerluza negra subida a bordo en cada temporada de pesca (valores positivos) y pérdidas estimadas por depredación (valores negativos) de orcas solamente (blancas) y de orcas y cachalotes combinados (rayadas). El cálculo de las barras de error se describe bajo 'métodos'.
- Figura 6: Tasas de depredación por las orcas solamente y por orcas y cachalotes combinados entre 2003 y 2008. Las barras de error se calcularon utilizando la razón entre la varianza de la pérdida de austromerluza y el promedio al cuadrado de la captura de austromerluza subida a bordo.
- Figure 7: CPUE promedio de austromerluza negra calculada para distintos tipos de largos de línea, tanto en ausencia (barras grises) como en presencia (barras negras) de orcas.

ANNEXE B2

SOCIAL STRUCTURE AND INTER-POD BEHAVIOURAL VARIATIONS OF THE CROZET ISLANDS KILLER WHALES: INFLUENCE OF CULTURE.

Paul TIXIER, Nicolas GASCO, Christophe GUINET

A corriger et A re-soumettre

SOCIAL STRUCTURE AND INTER-POD BEHAVIOURAL VARIATIONS OF THE CROZET ISLANDS KILLER WHALES: INFLUENCE OF CULTURE.

Paul TIXIER^{1,*}, Nicolas GASCO², Christophe GUINET¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), CNRS, UPR 1934, France

Tel: (+33) (0)5 49 09 78 39; Fax: (+33) (0)5 49 09 65 26

Emails: tixier@cebc.cnrs.fr, guinet@cebc.cnrs.fr

² Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris., France

Cultural transmission of behaviour related to social structure was mostly showed in humans and few other mammal species including killer whales. Here we focused on the long term monitored killer whales observed off the Crozet islands that feed on a wide range of preys (birds, mammals and fish) and that exhibit a great variety of behaviours including interaction with fisheries (i.e. depredation). Social analyses first revealed two distinct clusters corresponding to two morphotypes: the rarely encountered “type D” killer whales and the common “Crozet” killer whales. The latter were socially structured into 28 social units composed of 3.5 ± 1.1 individuals that were highly stable over years. 22 of these associated with other social units at the pod level (Association Index > 0.5). Significant inter-pod variations of interaction rate (IR) with fisheries were detected, with certain pods interacting at high levels (IR>0.3) and others not interacting (IR=0). In addition, seasonality of occurrence was only detected for pods interacting moderately with fisheries ($0.1 < IR < 0.3$) that seemed to favour natural preys during seasons of high abundance (e.g. elephant seal breeding period). The degree of such behavioural variations between two given pods was negatively correlated to the strength of their association, suggesting the influence of horizontal culture transmission with homogenization of behaviour between pods with great social affinity. While horizontal culture can be highly effective in quickly changing environments, it is confronted to vertical culture that is more conservative, both processes having critical consequences on intra-population demographic trajectories that have yet to be assessed.

KEYWORDS: CULTURE, SOCIAL STRUCTURE, BEHAVIOURAL VARIATIONS, KILLER WHALE, CROZET, DEPREDACTION, FISHERIES

* Corresponding author.

Paul Tixier, Christophe Guinet, CEBC-CNRS, Villiers-en-Bois, 79360 Beauvoir sur Niort, Nicolas Gasco, l'ermitage, la clote, 33550 Tabanac.

INTRODUCTION

Behavioural variations between populations of a single species have been reported to occur in many taxa including mammals, birds and insects (Rausher, 1984, Wauters et al., 1992; Clark & Yoshimura, 1993). Although distribution and feeding ecology are critical determinants of such variations, in some species cultural traits can also be responsible for a large part of behaviour (Mundinger, 1980; Whiten & van Schaik, 2007). This is the case of killer whales (*Orcinus orca*) that are world wide reported and that show great inter-population variations of feeding ecology due to the type of prey that is available but also due to the specific hunting techniques that are culturally transmitted to offspring (vertical transmission) and to members of the same generation (horizontal transmission) (Leatherwood & Dalheim, 1978; Guinet 1992; Whitehead, 1999; Rendell & Whitehead, 2001; Yurk et al., 2002). Culture (or tradition) can be defined as an information or behaviour, shared by a population or subpopulation, which is acquired from conspecifics through some form of social learning (Rendell & Whitehead, 2001). One of the most studied case of cultural traits are the variations of feeding ecologies between most allopatric killer whale populations, but also between some local sympatric populations. In the inshore waters of the NE Pacific Ocean, the sympatric and reproductively isolated and genetically differentiated “resident” and “transient” killer whales appear to have specialized in hunting either fish or marine mammals respectively (Bigg et al. 1987; Baird and Stacey, 1988; Ford et al., 1998; Hoelzel et al. 1998; Baird, 2000; Baird & Whitehead, 2000). Different forms of killer whales have also been documented living in sympatry in Antarctic waters based on morphology, genetics and feeding ecology: type A, type B and type C killer whales (Pitman & Ensor, 2003; Morin et al, 2010).

One apparent consequence of differences in diet is the differences in social organization and dispersal patterns. Killer whales are highly gregarious animals that associate with relatives in social groups called “pods”. Pods are made of individuals that share association indices higher than 0.5 that means they spend virtually 50% of the time being associated (Bigg et al., 1990). However, social organization can greatly differ between populations. Indeed, although they both show a matriarchal organization, resident killer whales show natal philopatry of both sexes with neither locational nor social dispersal patterns (Bigg et al., 1990; Ford et al., 1998) whereas transient killer whales disperse from natal pods according to age and sex of individuals (Baird & Whitehead, 2000).

While studies of inter-population behavioural variations are numerous, considerably less is known about such variations at the intra-population level (Baird et al, 2005). Previous investigators have discussed sex and age differences in killer whale behaviour (Guinet, 1991; Jefferson et al. 1991), but seasonal and pod-specific differences in occurrence and behaviour have received less attention and were treated in very few studies (Baird & Dill, 1995; Hauser et al., 2007). Here, we focus on the killer whale population of the Crozet islands that have been studied since the late 70s. Unlike most other populations of the world that were reported to specialize in a specific type of prey, Guinet & Jouventin (1992) presented the Crozet killer whales observed in the inshore waters of the Possession island (the main island of the archipelago) as feeding on a wide range of species including elephant seals, penguins, fish and large whales. When hunting these preys or when patrolling along the shoreline, the whales were found to associate in small units that were highly stable between years (Guinet, 1992). This social organization appeared to be strongly altered during the 90’s along with the great abundance and survival declines that this population underwent during that period (Guinet, pers. com.). These declines were found to be a combination of both natural factors

(prey scarcity) and anthropogenic activities such as interactions with illegal Patagonian toothfish longline fisheries (Poncelet et al., 2010). Indeed, killer whales were reported to depredate longlines set in the offshore waters of the Crozet islands since 1996 and interactions with illegal longliners (poachers) were lethal for a number of individuals as poachers used explosives and fireguns to repel the whales. Poaching ended in 2002 and the killer whales kept interacting with vessels that are allowed to operate in the area. Since 2003 photo-identification data collected from the vessels by fishery observers revealed new whales as well as individuals encountered in the inshore waters of Possession Is. Interestingly first results showed that not all whales interacted with fisheries although those which did not interact with the fishery associated with whales that did (Rochet et al., 2007; Tixier et al., 2010) suggesting behavioural variations within the killer whale population of the Crozet Islands. The rather generalist feeding ecology profile of these whales and their implication in a human activity that is fishery make a unique situation to emphasize intra-population behavioural variations which can have a significant impact on conservation.

Using the 2003-2010 photo-identification data collected both from longliners in offshore waters and from Possession Island in inshore waters, the aims of this study are (i) to give an accurate definition of the social organization of the Crozet Island killer whales and (ii) to assess inter-pods behavioural variations with an emphasis on interaction with fisheries and (iii) to provide insights on the influence of culture on such variations as well as its consequences on conservation.

METHODS

Photo-identification

Photographs of killer whales were taken according to the photo-identification protocol (Bigg, 1982). Each individual could be identified using natural markings on the dorsal fin and saddle patch as well as eye patches for juveniles. We used a 8 year long dataset (2003-2010) with photographs taken from either Possession Island shoreline and from the seven longliners operating legally in the Crozet EEZ (Fig 1). Pictures from Possession Island were taken opportunistically by the people working at the base Alfred Faure. Pictures from longliners were taken by fishery observers onboard when killer whales interacted with longlines. Longlines are 5000m to 10000m long and are set at depth ranging between 500m to 1500m to target Patagonian toothfish, depths that are naturally inaccessible to killer whales. As a consequence, whales have to wait for the longlines to be hauled out so they can depredate the hooked fish directly on the line and can be observed in the vicinity of vessels for several hours. Pictures were taken using Canon digital SLRs and 100-400mm lenses from both shore and fishing vessels.

Killer whale individual represented on each picture was analysed and entered in an Access database. Each representation was given a quality index (Q) varying from 0 to 2 (poor to good) based on focus, size, orientation, exposure, and the percentage of the fin image that was visible in the frame. Once identified, killer whales were given an alphanumeric code (e.g. C001) with a "C" for Crozet and a number for each individual. Each whale was assigned a level of marking index (M) varying from 0 to 2 according mostly to the number and the size of nicks and notches on the dorsal fin. M=0 for poorly marked individuals that could only be identified on Q=2 fin representations. M=1 for whales that can be identified on both Q=1 and Q=2 fin representations. M=2 for well marked individuals than can be identified on all fin representation qualities.

An encounter is defined here as an event during which pictures of killer whales were taken, and constitutes the temporal unit used to assess group membership. All encounters started as soon as the first photograph was taken and were terminated either because the whales left the area, either because the photographer stopped taking pictures because of other tasks to do or bad weather conditions. From the longliners we assigned one encounter to one longline with which whales interacted. From the shoreline, an encounter could also be terminated if the whales submerged for more than 10minutes or moved from one set of killer whales to another with at least 200m between the nearest individuals of the two sets. A number of individuals identified per encounter was defined after picture analysis. In addition, photographers indicated whether or not they could photograph all individuals present as well as a minimum and a maximum number of individuals present including calves and juveniles.

Because all photographs were taken passively and opportunistically (no directed surveys), encounters were classified according to the photographic effort provided (i.e. the number of photographs taken during each encounter). In the following analyses, encounters with the poorest photographic coverage were excluded. These were defined as encounters in which the number of photographs taken was smaller than the number of individuals counted as present (group size), or in which it was noted in the field that it was not possible to photograph the entire group (Whitehead, 1995). All the other encounters with sufficient photographic coverage were noted $C > 0$. All qualities of fin representations were used but identifications were only entered in the database if they were 100% matches.

Social network analysis

Association analyses were first run at the individual level. All killer whales photographed during the same encounter and within a maximum range of 200m were considered to be associated during that encounter. From these data, we first examined the social relationships of all killer whale individuals by designing social networks in which two individuals that were associated on at least one encounter during the 2003-2010 period are linked. Social networks were produced using NETDRAW (Analytic Technologies, Needham, MA)

Using all encounters $C > 0$, we then represented the strength of the behavioural relationships between dyads using the half-weight association index (HWI) as an index of the frequency of co-occurrence (Cairns & Schwager, 1987). Permutation tests were run to test whether the association patterns observed were different from what might be expected at random (Bejder et al., 1998; Whitehead, 1999). An observed standard deviation of the pairwise association indices that is significantly larger than those from permuted data sets is taken evidence that individuals have preferred or avoided companions (Whitehead, 1999). Bias was reduced including only individuals that were photographed on 3 or more encounters with high photographic coverage. 20 000 permutations were generated for each test and to ensure that p values were stable, three runs of the permutation test were generated (Ottensmeyer & Whitehead, 2003).

To describe the type of social structure of the Crozet killer whale populations, we used temporal modelling of association indexes. The standardized lagged association rate (SLAR) is a widely used measure of the probability that two individuals A and B that are associated at time 0 will be associated at a time lag τ (Whitehead, 1995). The SLAR is estimated by calculating:

$$\hat{g}(\tau) = \frac{\sum_A \sum_t c(A,t,\tau)}{[\sum_A \sum_t N(A,t) \cdot N(A,t+\tau)]}$$

Where $c(A,t,\tau)$ is the number of associates that were seen with individual A at both time t and time t + τ , and $N(A,t)$ is the number of associates seen with individual A at time t. The SLAR is compared at all time lags with the null association rate, i.e. the SLAR expected if all individuals are associating at random.

Sampling period were individual days and the analysis was restricted to only those encounters $C > 0$. Jackknife methods were used to estimate standard errors (Efron and Gong, 1983). Mathematical models representing simulated social structures (Whitehead 1995) were fit to the SLAR and the best fitted model was selected using the AIC model comparisons.

Social units were characterized through cluster analysis. Social units were here defined as a cluster of individuals sharing association indices higher than 0.8 to take into account the possible bias due to encounters in which not all individuals were covered with photographs in which they could be identified.

Association analyses were then run at the social unit and pod levels. We assessed Half Weight association indexes between social units using only encounters in which 2 or more social units were associated. Permutation tests were also generated including social units that were photographed on at least three encounters $C > 0$. 3 x 20 000 permutations were generated to test whether social units associate randomly or preferentially. Average-linkage cluster analyses were used to illustrate the social organization of the Crozet killer whales units in pods.

Association levels were assessed with SOCPROG 2.3 (Whitehead, 2009) through MATLAB.

Inter-pod Behavioural Variations: Encounter Rate and Seasonal Occurrence

Once social structure of the Crozet killer whales was established, we examined behavioural variations between pods with an emphasis on depredation on longlines. For each pod and for different time scale (year and month), we calculated an encounter rate (the number of encounters in which a given pod was identified out of the total number of encounters) from longliners and from Possession Island. As one encounter from longliners corresponds to one interaction event with a longline, the encounter rate from longliners can be used as the interaction rate i.e. the number of longline sets for which members of a given pod were photographed out of the total number of longline sets depredated by killer whales and for which photographs were taken. The significance of inter-pod variations of encounter rates was tested through Generalized Linear Mixed Models in which pod identity was placed as a random variable. Year and season (month) were included in models as explicative variables and the best model was selected using AIC criterion.

To test if the degree of inter-pod behavioural variations was correlated to the strength of association between pods, we first calculated the absolute difference (i.e. the distance between two values) between encounter rates of the two pods of a given dyad. We focused on encounter rates from longliners to test specifically variations of the fishery interaction behaviour. Standard least squares regression analysis was then used to assess the strength and statistical significance of the correlation between dyadic distance of pods' encounter rate and dyadic association indices estimated with the Half Weight Index. For instance, if between

pod affinity was found to have an effect on between pod behavioural variations, two pods sharing high association indices would be expected to have similar interaction rates with fisheries, i.e. low distance between respective interaction rate values.

RESULTS

Photo-identification

From 2003 to 2010, killer whales were encountered on 435 occasions from longliners and 236 occasions from Possession Is. (Table 1). During all these encounters, 51381 pictures were taken which represented 66762 fins to be analyzed. Photographic coverage was considered to be high enough ($C > 0$) to be included in the analyses on 86% of all encounters. Effort was significantly greater from longliners with 90.2% of all the pictures taken from this platform. Amongst all fin representations, 28.3% were classified as Q2 representations. A total of 141 individuals were identified: 15 were observed from Possession Island only, 62 were only observed from longliners and 54 were observed from both fishing vessels and Possession Island.

Social Structure

Two distinct networks

Social networks were constructed of all animals identified during encounters $C > 0$ and with all fin representation qualities as long as matches were 100% positive. The results show that killer whales associate in two socially distinct clusters (Fig 2a). Of the 141 individuals

documented off the Crozet islands between 2003 and 2010, 125 (88.7%) were linked by association in a single social network. The 16 whales not linked to the large association cluster belonged to the so called “type- D” sub-antarctic morphotype (Fig 2c) (Pitman et al., 2010). They were photographed on 17 encounters (15 encounters $C>0$) from longliners only. During one of these encounters in 2003, they interacted with a longline that was also being depredated by killer whales belonging to the large social cluster. However, morphotypes never associated with each others and always stayed at a distance greater than 200m from the other whales which is why we considered this event as two separate encounters. 7 of the “type D” individuals were re-captured on 3 occasions from 2003 to 2010 while the others were only identified once or twice. As a consequence, we focused the rest of the analyses on the killer whales of the large social network that appear to be part of a single and large social network, and for which most of the encounters (97.5%) occurred. They were referred as “the Crozet ecotype” or “the Crozet killer whales” in the following parts of the paper (Fig 2b).

Two levels of social organization

567 encounters $C>0$ were used to run association analyses. Due to insufficient data for 8 individuals, association levels were assessed between 117 individuals of the killer whales of the Crozet ecotype.

Tests for preferred/avoided companions were significant (Half Weight Index; $p<0.001$) indicating that individuals associate preferentially with certain other individuals, rather than associating at random based on availability.

Temporal analyses run over the 2003-2010 period show an estimated SLAR (Fig 3) that is significantly different than the null rate, revealing the existence of long-term relationship between individuals. SLAR fell (to approximately 40 days), but appeared to stabilize above

the rate expected from individuals associating randomly (the null association rate) between a time-scale ranging from 200 to 2500 days.

The social-system model that fits the curve best describes two levels of associates: casual (short term) acquaintances and constant (long-term) companions (Table 2). The model parameters were used to estimate that casual acquaintances lasted approximately 36 days. This suggests that typically, individuals remained with a set of associates over periods of months to years (a mix of casual acquaintances and constant companions), but by the end of approximately a month, they had largely disassociated from all individuals except a smaller number of constant companions. This subset was re-sighted with the individual for periods up to at least 8 years and was therefore referred as permanent social units.

Permanent social units were characterized through cluster analysis at the individual level. The 117 individuals were distributed among 28 different social units in which individuals shared association indices >0.8 . Mean size of social units was 3.5 ± 1.1 individuals.

We then selected encounters in which at least two social units were associated to assess association levels between social units. Permutation tests were also significant with a standard deviation of the observed pairwise association indices that was higher than those from permuted data sets (Half Weight Index $p < 0.001$). Thus, we could reject the null hypothesis that social units associated randomly. The mean number of social units associated during one encounter was significantly greater when whales were interacting with longliners (Wilcoxon, $W=1028.5$, $p < 0.001$) than when whales were observed from shore. Indeed, 1.4 ± 0.6 ($n=179$) social units were associated when observed from shoreline and 2.8 ± 1.3 ($n= 403$) social units when interacting with longlines respectively.

The results of cluster analysis of social units are illustrated on figure 4. Twenty two of the 28 social units included in the analysis had association indices >0.5 with at least one other social unit. Based on this association threshold, these 22 social units were distributed in 10 different pods while 6 could not be attributed to any pod.

Inter pod behavioural variations

Encounter rates were calculated for each of the 10 pods previously defined and for each year from 2003 to 2010. Each of these pods was sighted every single year of this study period. When tested through GLMMs, variability of encounter rate was best explained by the model combining month as explicative variable ($z= 5.67$, $p<0.005$) and pod identity as random variable (model AIC = 307.8). Regarding pod identity, mean longliner encounter rates (interaction rate) varied from 0 (pods C035 and C041) to a maximum of 0.47 ± 0.17 (pod C015) (Fig 5). Mean Possession Island encounter rates varied from 0 (pods C013, C081, C099 and C167) to a maximum of 0.49 ± 0.16 (pod C035). Therefore, 2 pods were only observed from Possession Island, 4 pods were only observed from longliners and 4 pods were observed from both longliners and Possession Island. Among pods interacting with longlines, we calculated that 26 individuals that belonged to two pods (C015 and C025) represented 75.3% of all longliner encounters. Conversely, pods C035 and C041 totalled 84.6% of all Possession Island encounters.

A month effect was detected in the model implemented suggesting a seasonality in pods' encounter rates. However, amongst the four pods (C015, C025, C022, C002) that were encountered both from longliners and from Possession Island, seasonal occurrence in offshore waters (longliners) was only detected for pods C022 and C002 which interacts moderately

with fisheries. These pods were not observed interacting with longliners in October, and to a very low extent in November and December (Fig 6b). Pods with high interaction rates with fisheries such as C015 and C025 were encountered from longliners year round at high levels (Fig 6a). However, seasonal occurrence in inshore waters (Possession Island) was detected for all pods including C015 and C025, with a significant increase of encounter rates from October to December. C035 was the only pod to be encountered year round in the inshore waters of Possession Island.

The dyadic association indices of pods were significantly correlated to the distance between encounter rates from longliners of the two pods of the dyad ($F_{1,24} = 16.65$, $r^2=0.39$, $p < 0.001$) (Fig 7). Pods sharing high association indices had similar encounter rates both from shore of Possession Island and fishing vessels. Pod C099 was not included in the analysis as it was associated with only one other pod and was encountered on few occasions only.

DISCUSSION

This study confirms the presence of two distinct social clusters of killer whales within the Crozet waters. Based on observation data only, they were classified as two distinct morphotypes: type-D killer whales and the “Crozet” killer whales. Genetics and additional behavioural data are needed to support this segregation.

Social Organization of the Crozet killer whales.

When focusing on the Crozet killer whale cluster only, association analyses revealed a social structure mainly based constant companions with. Individuals showed clear preferences

and strong associations with certain other individuals, with individuals spending virtually all of their time together over a period of years. This indicates the occurrence of long term bond between member. A total of 28 maternal units were identified. These long term social units exhibited clear preferences in their association pattern with other social units and according to the Bigg et al. (1990) definition 10 pods were characterized.

However some individuals exhibited only short term casual acquaintances with other individuals. Such social patterns were described in few other odontocetes species such as long finned and short finned pilot whales (Ottensmeyer & Whitehead, 2003). Amongst other killer whale populations, this social structure appears to be similar to that of the transient killer whales ecotype of the NE Pacific in which permanent units corresponding to an adult female suited by her male and female offsprings (maternal unit) are combined with individual casual acquaintances (Baird & Whitehead, 2000). Size of the Crozet killer whales social units was similar to those of transient killer whales ecotype of the NE Pacific (i.e. 3-4 individuals, Baird & Dill, 1996).

This observed social organization may result from the dispersal in the Crozet killer whales, as age and sex related dispersal reported in transient killer whales. However the whale exhibiting the lowest association rates originate all from social units which exhibited high loss of individuals during the illegal fishing period (Tixier et al. unpublished data). Therefore we can't rule out that this behaviour is the direct demographic consequence of the high mortality reported during the 90's (Poncelet et al., 2010). This may have resulted in group size too small to be ecologically functional and to survive these lone survivors have to associate often but over short period of time with other social units. This hypothesis should be explored in greater details in studies to come.

Inter-pod Behavioural Differences

Despite the fact that all pods associate together on occasions, clear differences in spatial distribution and temporal occurrences were detected between pods of killer whales as well as large differences in interaction rate with the Patagonian toothfish fishery with pods interacting heavily with the fishery year round while some other pods (C035 and C041) were never observed interacting with the fishery and were encountered year round in inshore waters.. Tixier et al (2010) found that pods interacting most were responsible for most fish loss and actively search and follow vessels over large distances. Two of these pods (C015 and C025) are observed interacting with the fishery on Marion, Crozet and Kerguelen Islands (i.e. over 2500 km-Rysinger, Tixier & Guinet, pers. Comm.). Other pods (C002 and C022) exhibited a lower rate of interaction with the fishery, and this rate was minimal during the elephant seal breeding period and pups presence on shore (October-mid-December). At this time of the year these two pods were observed foraging along the coast of Possession Island suggesting that they switch back to their natural predation behaviour.

Such intra population pod differences in foraging behaviour was already reported in the resident ecotype killer whales in Alaska with pods interacting with longliners targeting sablefish (*Anoplopoma fimbria*) while others were never observed to do so (Matkin et al.,1997). Similar intra-population variations were reported between pods of transient killer whales of the NE Pacific with pods foraging preferentially either in open waters or around pinnipeds haulouts and other nearshore sites (Baird and Dill, 1995). Our findings are in the line of previous studies highlighting the role of individual specialization in resource partitioning which influences which, and how many individuals can coexist in a given system. Recently, Bolnick et al. (2003) have reviewed the existence of individual specialization across a wide range of taxonomic groups and ecosystems. Thus, many generalist populations are indeed composed of individual specialists that use a small subset of available resources.

Individual specializations are increasingly recognized as an important component of many ecological and evolutionary processes. Resource partitioning may reduce competition, increase feeding efficiency, and increase carrying capacity (Begon et al. 2006). However our study emphasizes that in highly social long living animal such as killer whales the resource partitioning may mainly take place at the social-pod unit level. In Crozet killer whales variations in resource exploitation between social units occurred along three main dimensions: (i) the spatial and (ii) the temporal dimension, by either habitat differentiation between social units (iii) likely differences in diet composition between pods.

Horizontal Transmission of Depredation Behaviour

These observations raise the question of the processes leading to such inter-pod behavioural variations within a population. Pod history and culture are likely to be key elements of such mechanisms. As the first longliners started to operate in the Crozet EEZ in 1996, depredation is a new behaviour that has only been recently learnt by the Crozet killer whales. The fact that several pods have learnt how to depredate longlines can result either from a separate process (i.e. pods have learnt independently) or from a horizontal cultural transmission process (i.e. pods have learnt through mimicry when associated with other groups) without excluding the combination of both processes. However, our study suggests a great implication of horizontal cultural transmission as pods' depredation levels were found to be strongly correlated to association indices they share with each others. For instance, pods interacting at high levels had stronger association with each others than with pods interacting at lower levels or not interacting with vessels at all. Horizontal transmission of culture has been mainly described in humans for which it is considered as the principal adaptive advantage to navigate environmental change (Boyd and Richerson, 1985; Laland et al., 2003).

Species such as elephants, starlings, sperm whales, humpback whales and bottlenose dolphins were found to also exhibit such cultural transmission process (Slater, 1986; McComb et al., 2001; Rendell & Whitehead, 2003; Zentall, 2004; Krützen et al., 2005). If animals can learn from each others in a short period of time, they can adapt to changing environments more quickly than is possible with natural selection of genetically determined behaviour (Whitehead, 1999; Rendell & Whitehead, 2001). Horizontal culture allows animals to take better advantage of new opportunities, as a beneficial behaviour can quickly spread through a population after it has been discovered by only one innovator (Boyd & Richardson, 1985). In killer whales, horizontal culture was showed in resident populations of British Columbia regarding vocal behaviour (Deecke et al., 2000) with modifications of dialects that were spread across pods with close relationships in a short period of time. There is also some evidence for horizontal culture in situations in which human activity has altered the marine environment. One example is the progressive spread of longline depredation over years across killer whale pods from Prince William Sound to southeast Alaska (Dalheim et al, 1988). Whether they are natural or anthropogenic environmental changes, the horizontal culture response was described as one of the main underlying mechanisms leading killer whales to have one of the widest geographical ranges and variety of foraging strategies of all mammals, a feature shared by other highly cultural species such as humans, sperm whales and bottlenose dolphins. (Rendell & Whitehead, 2001; Sterelny, 2007).

However, while horizontal cultural transmission can be highly effective in quickly changing individual behaviour in adaptive ways, it is confronted to vertical culture that can be rather conservative (Whiten, 2001). Vertical culture has been showed in species basing a large part of their behaviour on social learning and passing on information through generations. Humans are once again the best documented example of inter-generation social learning with

experimented individuals teaching to youngs whether they are relatives or not. In terrestrial and social animals, vertical culture transmission of foraging behaviour often takes place between relatives within social units. Social learning seems to happen from mother to offspring in most cases except in a few highly social species such as primates (Whiten 2001.), or elephants (Thouless, 1996) in which old and experienced individuals transmit behaviour to relatives. A similar pattern was showed in killer whales regarding specific hunting techniques such as intentional stranding that was reported to be socially learnt from experienced females to offsprings (Guinet, 1991). Although it was altered by over-mortality of individuals during the 90s, this culture has been conserved and is still used nowadays by the pods of whales that have survived this period. A low social affinity with individuals interacting with fisheries may have prevented some of these pods (C035 and C041) from acquiring the depredation behaviour through horizontal culture transmission. While conserving natural behaviour may have been advantageous during the period of lethal interactions with illegal fisheries the demographic consequences of between pods behavioural variations on the post-poaching period (after 2003) have yet to be assessed. The high photographic effort during that period may allow key demographic parameters such as reproduction (fecundity rate) and survival to be calculated for each pod. This would further emphasize the importance of the two culture transmission processes on the Crozet killer whales that can both have either positive or negative influence on animals according to specific environmental changes.

Conclusion

This study has focused on behavioural variations related to social structure at the intra-population level. However, these variations are based on observation data only and need to be

confirmed in terms of diet and feeding ecology variations using other techniques. For instance, De Stephanis et al. (2009) used stable isotope signature analysis (Carbon and Nitrogen isotopes), to show great feeding ecologies variations between social units among the long finned pilot whale population of Gibraltar Strait, with some units specializing in coastal preys and others specializing in pelagic preys. Such technique can be applied to the Crozet killer whales and combined to fatty acids analyses to determine the part of the different preys in pods' diet and assess the possible specializations in relation to the fact that some pods interact with the fishery while some do not (Herman et al., 2005). This is particularly important in terms of conservation of long living predators that are killer whales. Indeed, while animal conservation studies have often focused on population in their whole or based their recommendations on inter-population comparisons, this study brings additional support to the critical need to also take intra-population behavioural variations and cultural processes into account when defining conservation measures of such highly social species (Whitehead et al., 2004).

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank all photographers that have participated to the photo-identification database, whether they were Possession Is. field workers or fishery controllers aboard longliners :

We are grateful to the Museum National d'Histoire Naturelle of Paris and Guy Duhamel. This work was conducted as part of the program 109 of the Institut Paul Emile Victor. Support was provided by the Terres Australes et Antarctiques Françaises and the Reunion Island Fishery Companies (SARPC).Specials thanks are due to Eric Poncelet and Cécile Roche for their previous work on the Crozet Islands killer whales.

REFERENCES

Baird, R. W. & Stacey, P. J. 1988. Variation in saddle patch pigmentation in populations of killer whales (*Orcinus orca*) from British Columbia, Alaska and Washington State. *Canadian Journal of Zoology*, **66**, 2582–2585.

Baird, R. W. & Dill, L. M. 1995. Occurrence and behavior of transient killer whales: seasonal and pod-specific variability, foraging behavior and prey handling. *Canadian Journal of Zoology* **73**, 1300-1311.

Baird, R. W. & Dill, L. M. 1996 Ecological and social determinants of group size in transient killer whales. *Behaviour Ecology*, **7**,408–416.

Baird, R. W. 2000. The killer whale — foraging specializations and group hunting. In: *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*. (Ed by J. Mann, R.C. Connor, P.L. Tyack, and H. Whitehead).pp. 127–153. University of Chicago Press, Chicago.

Baird, R. W. & Whitehead, H. 2000. Social organisation of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 2096–2105.

Baird, R. W., Hammond, M. B. & Dill, L. M. 2005. Factors influencing the diving behaviour of fish-eating killer whales: sex differences and diet and interannual variation in diving rates. *Canadian Journal of Zoology*, **83**(2), 257-267.

Bejder, L., Fletcher, D. & Bräger, S. 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, **56**, 719-725.

Bigg, M. A. 1982. An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. *Report of the International Whaling Commission, Special Issue* **32**, 655–666.

Bigg, M. A., Ellis, G. M., Ford, J. K. B. & Balcomb, K. C. 1987. *Killer whales: a study of their identification, genealogy, and natural history in British Columbia and Washington State*. Nanaimo: Phantom Press.

Bigg, M. A., Olesiuk, P. F., Ellis, G. M., Ford, J. K. B. & Balcomb, K. C. 1990. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Report of the International Whaling Commission, Special Issue*, **12**, 383–405.

Boyd, R. & Richerson, P.J. 1996. Why culture is common, but cultural evolution is rare. *Proceedings of the British Academy*, **88**, 77–93.

Bolnick, D. I., Svanback, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. & Forister, M. L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, **161**, 1–28.

Cairns, S. J. & Schwager J. 1987. A Comparison of association indices. *Animal Behaviour*, **35**, 1454-1469.

Clark, C. W. & Yoshimura, J. 1993 Behavioral responses to variations in population size – A stochastic evolutionary game. *Behavioral Ecology*, **4(3)**, 282-288.

Dahlheim, M. E. 1988. Killer whale (*Orcinus orca*) déprédation on logline catches of sable fish (*Anoploma fimbria*) in Alaskan waters. *Northwest and Alaska Fisheries Center Processed report*, 88-14.

Deecke, V. B., Ford, J. K. B. & Spong, P. 2000. Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. *Animal Behaviour*, **60**, 629-638

De Stephanis, R., Garcia-Tiscar, S., Verborgh, P., Esteban-Pavo, R., Perez, S., Minvielle-Sebastia, L. & Guinet, C. 2008. Diet of the social groups of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the Strait of Gibraltar. *Marine Biology*, **154(4)**, 603-612

Efron, B. & Gong, G. 1983. A leisurely look at the bootstrap, the jackknife, and cross-validation. *The American Statistician*, **37**, 36-48.

Ford, J. K. B., Ellis G. M., Barrett-Lennard L. G., Morton A. B., Palm R. S. & Balcomb K. C. 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology*, **76(8)**, 1456-1471.

Guinet, C. 1991. L'orque (*Orcinus orca*) autour de l'Archipel Crozet, comparaison avec d'autres localités. *Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie)*, **46**, 18-34.

Guinet, C. 1992. Predation behavior of killer whales (*Orcinus orca*) around Crozet Islands. *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 1656–1667.

Guinet, C. & Jouventin P. 1992. La vie sociale des « baleines tueuses ». *La Recherche*, **220**, 508-510.

Hauser, D. D. W., Logsdon, M. G., Holmes, E. E., VanBlaricom, G. R. & Osborne, R. W. 2007. Summer distribution patterns of southern resident killer whales *Orcinus orca*: core areas and spatial segregation of social groups. *Marine Ecology Progress Series*, 351, 301–310.

Herman, D. P., Burrows, D. G., Wade, P. R., Durban, J. W., LeDuc, R. G., Matkin, C. O. & Krahn, M. M. 2005. Feeding ecology of eastern North Pacific killer whales from fatty acid, stable isotope, and organochlorine analyses of blubber biopsies. *Marine Ecology Progress Series*, **302**, 275-291.

Hoelzel, A. R., Dahlheim, M. & Stern, S. J. 1998 Low genetic variation among killer whales (*Orcinus orca*) in the Eastern North Pacific and genetic differentiation between foraging specialists. *Journal of Heredity*, **89**, 121–128.

Jefferson, T. A., Stacey, P. J. & Baird, R. W. 1991. A review of killer whale interactions with other marine mammals: predation to coexistence. *Mammal Review*, **22**, 151–180.

Krutzen, M., Mann, J., Heithaus, M. R., Connor, R. C., Bejder, L. & Sherwin, W. B. 2005. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of National Academy Science*, **102**, 8939–8943.

Laland, K. N. & Janik, V. 2006. The animal cultures debate. *Trends in Ecology Evolution*, **21**, 542–547.

Leatherwood, S., & Dahlheim, M. 1978. Worldwide distribution of pilot whales and killer whales. *NOSC Technical Report 295*, Naval Oceans Systems Center, San Diego, California 95152. 39 pp.

Matkin, C. O., Matkin, D. R., Ellis, G. M., Saulitis, E. & McSweeney, D. 1997. Movements of resident killer whales in southeastern Alaska and Prince William Sound, Alaska. *Marine Mammal Science*, **13**, 469–475.

McComb, K., Moss, C., Durant, S. M., Baker, L. & Sayialel, S., 2001. Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science*, 292, 491–494.

Morin, P. A., Archer, F. I., Foote, A. D., Thomas, M., Gilbert, P., Allen, E.E., Wade, P., Durban, J., Parsons, K., Pitman, R., Li, L., Bouffard, P., Vilstrup, J., Nielsen, S. A., Willerslev, E. & Harkins, T. 2010. Complete mitochondrial genome analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species. *Genome Research*, **20**, 908–916.

Mundinger, P.C., 1980. Animal cultures and a general theory of cultural evolution. *Ethology and Sociobiology* **1**, 183–223.

Ottensmeyer, C.A. & Whitehead, H., 2003. Behavioural evidence for social units in long-finned pilot whales. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 1327–1338.

Pitman, R. L. & Ensor, P. 2003. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters. *Journal of Cetacean Research Management*, **5(2)**, 131-139.

Pitman, R. L., Durban, J. W., Greenfelder, M., Guinet, C., Jorgensen, M., Olson, P. A., Plana, J., Tixier, P. & Towers, J. R. 2011. Observations of a distinctive morphotype of killer whale *Orcinus orca*, type D, from subantarctic waters. *Polar Biology*, **34**, 303-306.

Poncelet, E., Barbraud, C. & Guinet, C. 2008. 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 Management*, **11(1)**, 41–48

Rausher, M. D. 1984. Tradeoffs in performance on different hosts: evidence from within-and between-site variation in the beetle *Deloyala guttata* *Evolution*, **38(3)**, 582-595.

Rendell, L. & Whitehead, H., 2001. Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, **24**, 309–324.

Rendell, L. & Whitehead, H., 2003. Vocal clans in sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Proceedings of the Royal Society of London*, **270**, 225–231.

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.

Slater, P. J. B., 1986. The cultural transmission of bird song. *Trends in Ecology and Evolution*, 1, 94–97.

Sterelny, K. 2007 Social intelligence, human intelligence and niche construction. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. **362**, 719–730.

Thouless, C. R., 1996. Home ranges and social organization of female elephants in northern Kenya. *African Journal of Ecology*, **34(3)**, 284–297.

Tixier, P, Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet C. 2010. Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation solutions. *CCAMLR Science*, **17**, 179-195.

Wauters, L. A., Swinnen, C. & Dhondt, A. A. 1992: Activity budget and foraging behaviour of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in coniferous and deciduous habitats. *Journal of Zoology London*, **227**, 71-86.

Whiten, A., 2001. Imitation and cultural transmission in apes and cetaceans. *Behavioural and Brain Sciences*, **24**, 359–360.

Whiten, A. & van Schaik, C. P. 2007. The evolution of animal ‘cultures’ and social intelligence *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **362**, 603–620.

Whitehead, H. 1995. Investigating structure and temporal scale in social organisations using identified individuals. *Behavioral Ecology*, **6**, 199–208.

Whitehead, H., 1999. Culture and genetic evolution in whales. *Science*, **284**, 2055a.

Whitehead, H., Rendell, L., Osborne, R. W. & Würsig, B. 2004. Culture and conservation of non-humans with reference to whales and dolphins: Review and new directions. *Biological Conservation*, **120**, 427-437.

Whitehead, 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63(5)**, 765-778.

Yurk, H., Barrett-Lennard, L., Ford J. K. B & Matkin, C. O. 2002. Cultural transmission within maternal lineages : vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Animal Behaviour*, **63**, 1103-1119.

Zentall, T. R. 2004 Action imitation in birds. *Learning Behaviour*, **32**, 15–23.

Table 1. Summary of photo-identification effort from longliners and from Possession Is. and number of individuals identified between 2003 and 2010.

	Encounters	Encounters with high photographic coverage	Pictures	Fin representations	ID regular	ID type
Longliners	435	403	46383	58352	117	16
Possession Is.	236	179	4998	8410	57	0
All	671	582	51381	66762	125	16

Table 2. Fit of the social-system models to the standardized lagged association rate (SLAR)

Model type	Model formula	Maximum likelihood values for parameters	No. of parameters	Goodness of Fit (χ^2)	AIC
Const. comps	a1	a1 = 0.072803	1	4393.178	405315
Casual acqs	a2*exp(-a1*td)	a1 = 0.00011774 a2 = 0.078583	2	4174.565	405023
Const. comps + casual acqs	a2+a3*exp(-a1*td)	a1 = 0.027135 a2 = 0.068992 a3 = 0.042034	3	3429.176	404301
Two levels of casual acqs	a3*exp(-a1*td)+a4*exp(-a2*td)	a1 = 4.24 a2 = 0.00010289 a3 = 4.3406 a4 = 0.07723	4	3846.610	404720

Figure captions

Figure 1. Map of the Crozet islands, study area. Circles are observations with pictures from land (Possession island shoreline), triangles are observations with pictures from longliners between 2003 and 2010.

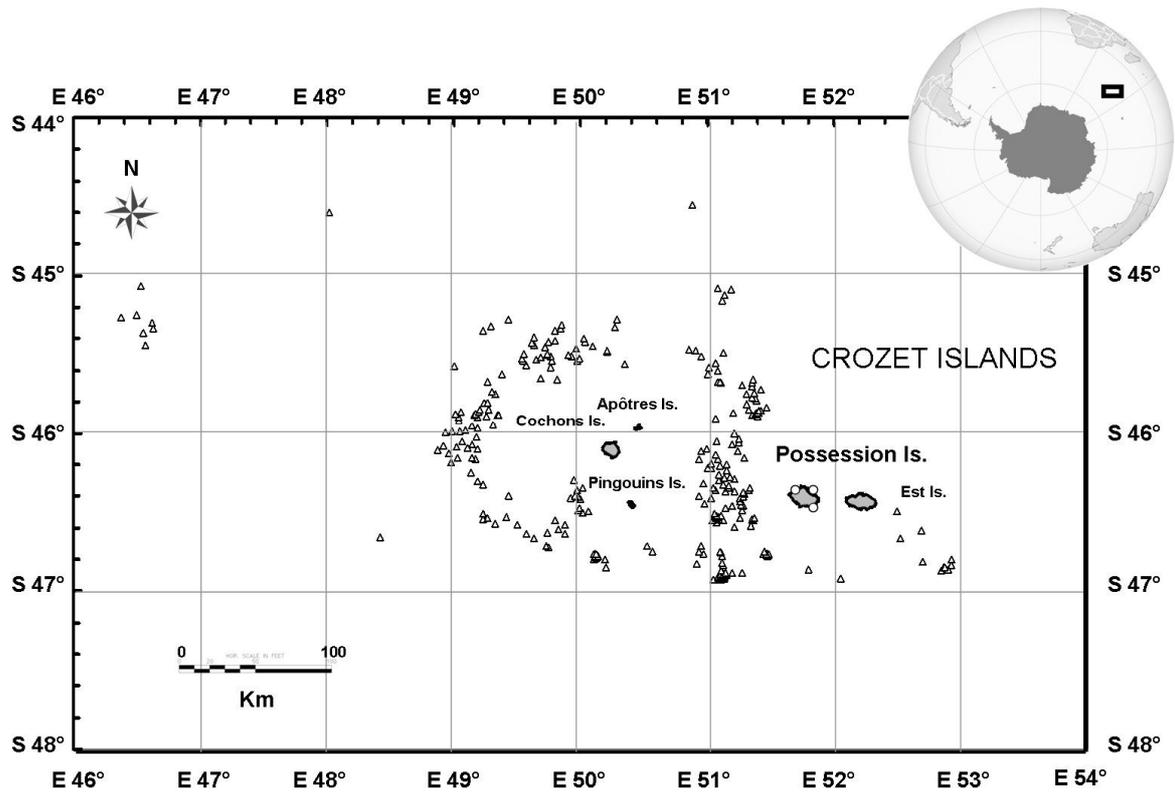
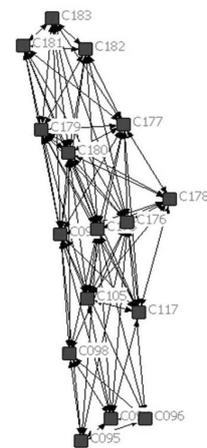
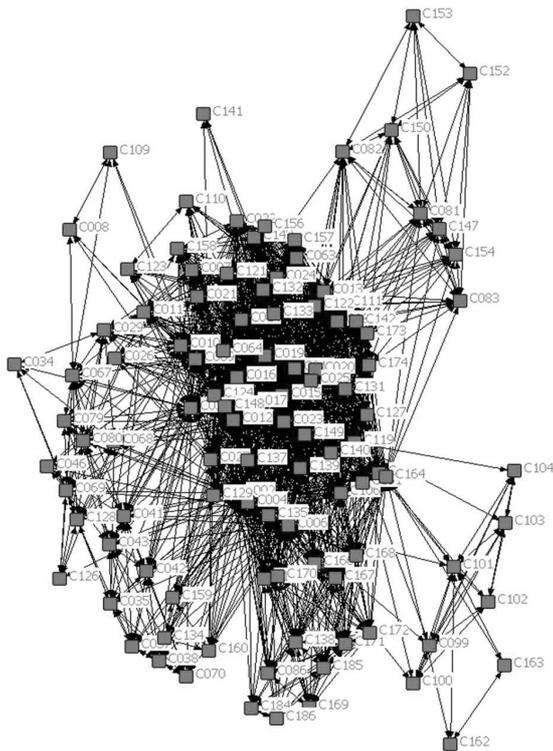


Figure 2. a. Social networks designed using Netdraw. Each node represents one individual. All individuals that were associated during at least one encounter $C > 0$ are linked. b. The « Crozet ecotype » also called “the Crozet killer whales” in this paper, social network on the left and c. the “type D” ecotype, social network on the right.

a.



b.

c.



Figure 3. Standardized lagged association rate (SLAR) for individuals photographed during more than 3 encounters $C > 0$. Approximate error bars are generated by jackknife techniques. The maximum-likelihood best fit model represents associations with casual acquaintances and constant companions. The null association rate represents the theoretical SLAR if individuals associated randomly.

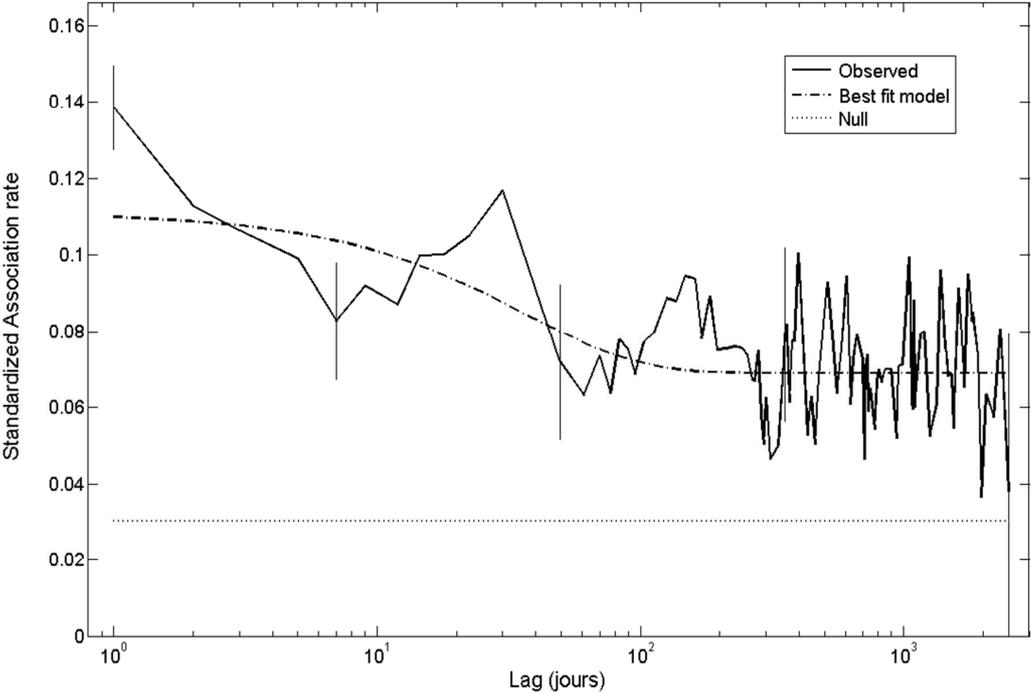


Figure 4. Average-linkage cluster analyses of associations between permanent social units that were photographed during encounters with $C > 0$.

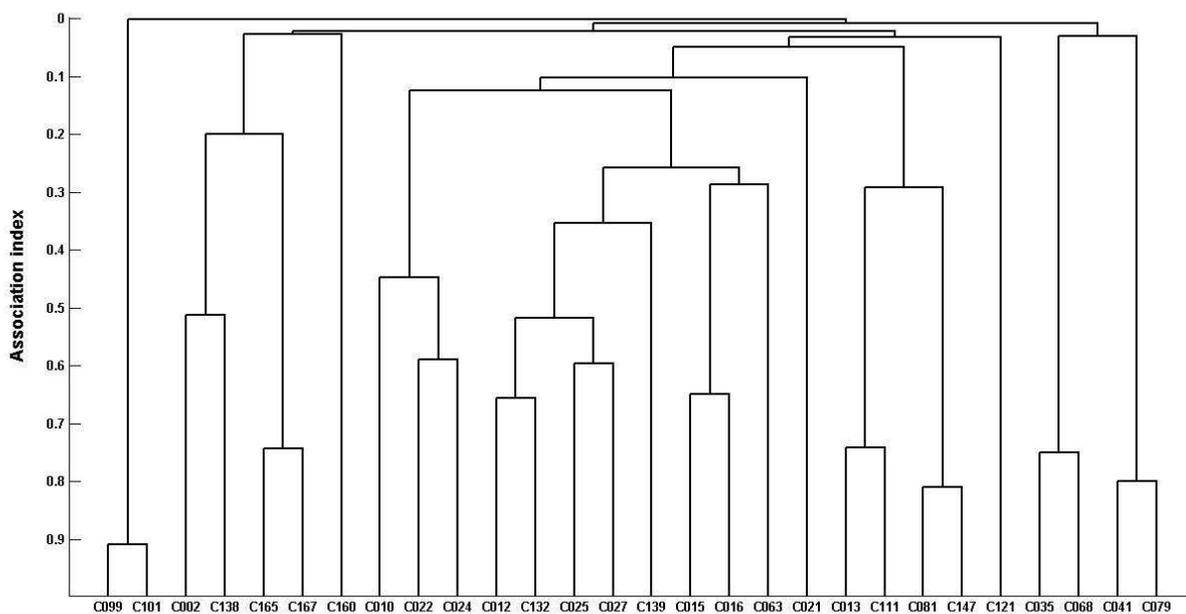


Figure 5. Mean encounter rates from longliners and from Possession Island (averaged over the 2003-2010 period) of killer whale matriline from longliners and from Possession Island.

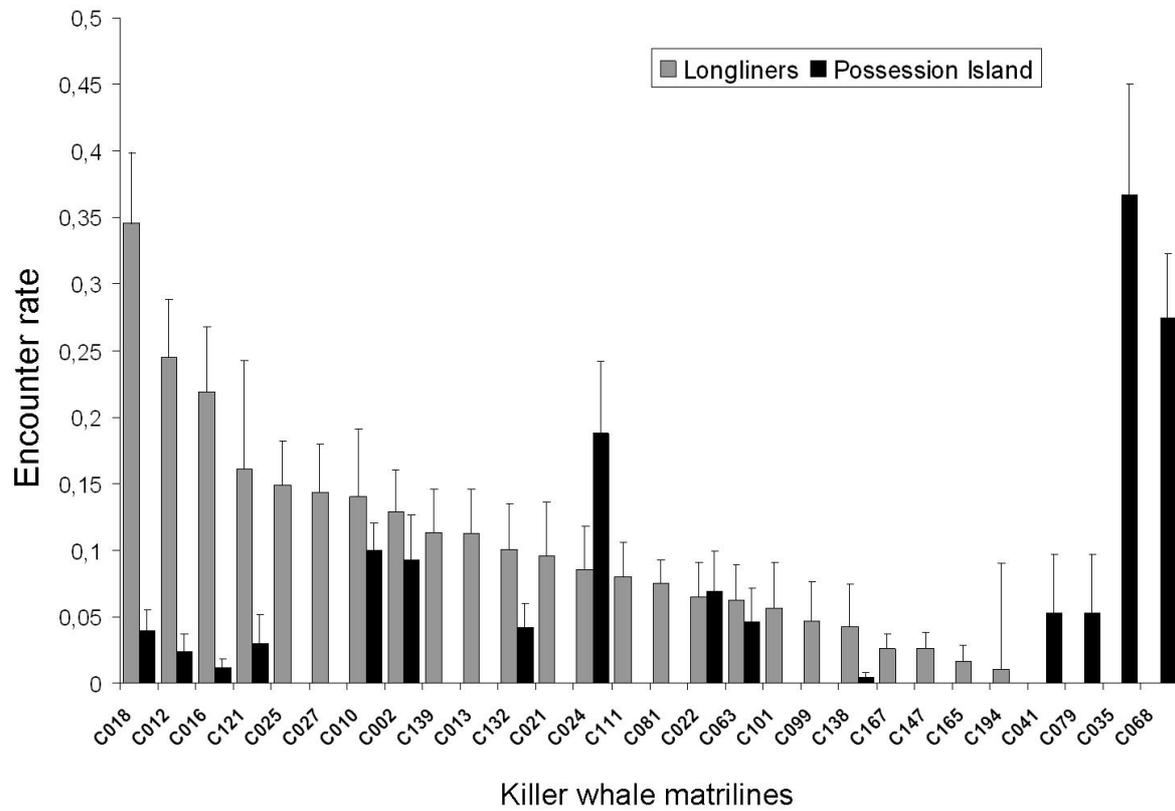


Figure 6. Mean monthly encounter rates from longliners and Possession Island of a. pods with high interaction levels with longlines (C015 and C025) and b. pods with moderate interaction rates with longlines (C022 and C002). Error bars are standard errors.

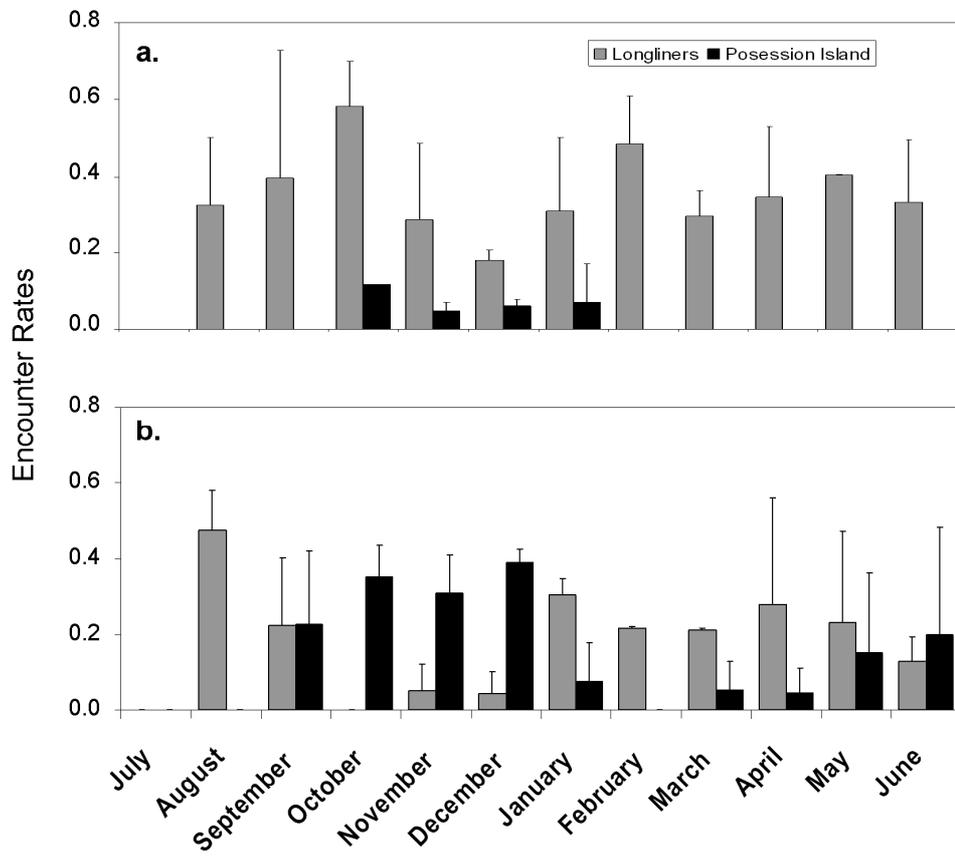
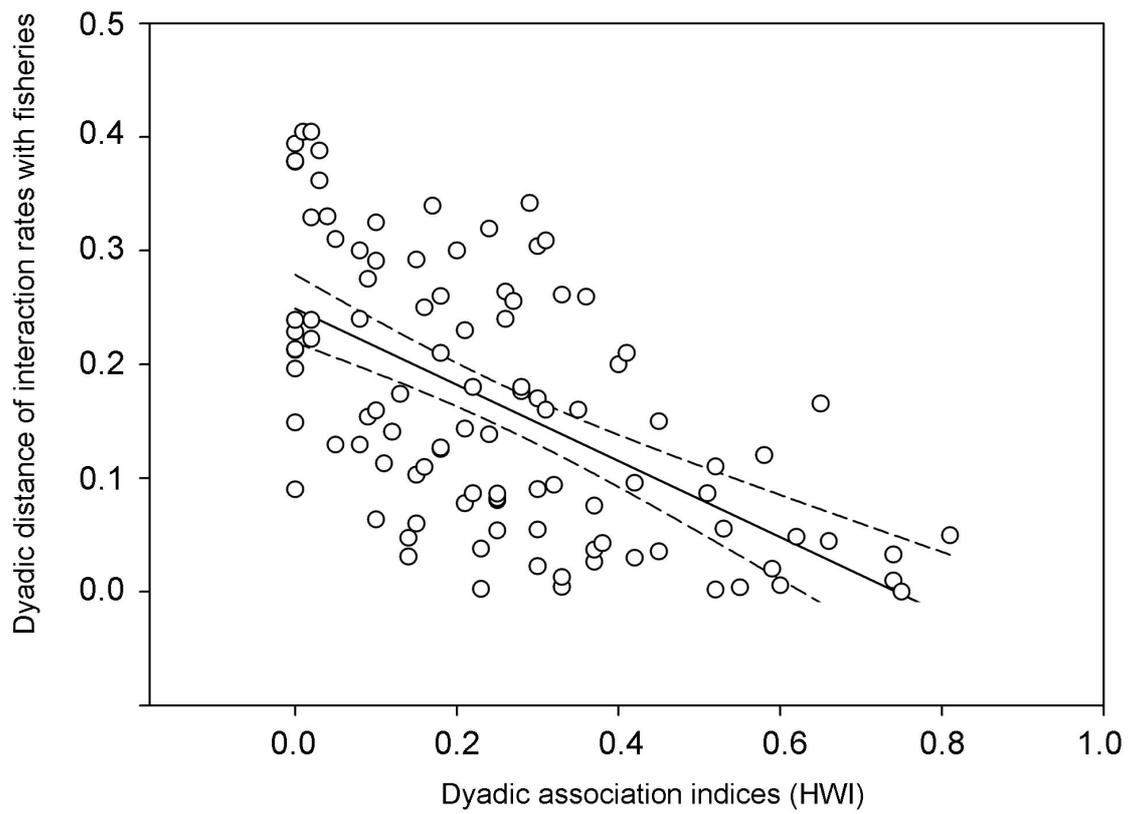


Figure 7. Distance of encounter rates from longliners (i.e. interaction rate with fisheries) between all combinations of two matriline as a function of the strength of association (HWI) between these two pods. Linear Regression results are $F_{1,24} = 16.65$, $r^2 = 0.39$, $p < 0.001$ and fit equation is a) $y = -0.28x + 0.24$ $r^2 = 0.39$, dashed lines represent 95% confidence intervals



ANNEXE B3

CHANGES IN KILLER WHALES SOCIAL ORGANIZATION: CONSEQUENCE OF OVER- MORTALITY?

Paul TIXIER, Nicolas GASCO, Christophe GUINET

En Préparation

CHANGES IN KILLER WHALES SOCIAL ORGANIZATION: CONSEQUENCE OF OVER-MORTALITY?

Paul TIXIER^{1,*}, Nicolas GASCO², Christophe GUINET¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), CNRS, UPR 1934, France

tixier@cebc.cnrs.fr

² Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris, France

* Corresponding author.

INTRODUCTION

The question of how social organizations evolve is of interest to both behavioural ecologists and evolutionary biologists. They have traditionally addressed this question by studying adaptation and the effects of environment on behaviour, survival and reproductive success. Most theoretical findings argue that certain aspects of social organization, such as the size of groups, are adaptive responses to optimize energy intake, to avoid predation and to enhance reproduction, leading to increased demographic performances. For instance, social top predators, that often associate on a kin-based structure, may adjust their number in groups through dispersal or fission-fusion processes to reach an optimal group size for which benefits are maximized (lions, wolves, coyotes, Seno, 2006; VanderWaal et al., 2009; Metz et al., 2011). Ecological factors such as prey availability, size and structure will shape sociality of these species. However, responses to changes in these factors may be constrained by social pressures such as relatedness of individuals, their social ranking in groups related to age and sex, or their reproductive systems. While demography is studied in most cases as the response of population to the way social organization has evolved, great and rapid variations of parameters such as survival caused by either natural or anthropogenic factors may represent a supplementary pressure. For instance, over-mortality of wolves due to intense harvest was found to greatly modify their social organization with increased adoption of unrelated individuals into packs, altering reproductive output (ref). This type of study is illustrative of the growing evidence that disruption of family groups within species that exhibit kin-based social structure can have significant fitness consequences associated with the adaptive evolution of sociality. However, the role of social groups in long-term population persistence is routinely overlooked and not included in conservation and management decisions that are usually based on estimates of population size only.

We focus here on one endangered yet highly social species that are killer whales of the Crozet archipelago. Killer whales associate with relatives in groups referred as units and pods according to the strength of affinity. Their social organization can greatly differ between populations as it is the case between the sympatric and reproductively isolated and genetically differentiated “resident” and “transient” killer whales of the NE Pacific Ocean. Although they both show a matriarchal organization, resident killer whales show natal philopatry of both sexes with neither locational nor social dispersal patterns (Bigg et al., 1990; Ford et al., 1998))

whereas transient killer whales disperse from natal pods according to age and sex of individuals (Baird & Whitehead, 2000).

The Crozet killer whales have been studied since the late 70s and also exhibit strong and long lasting association patterns with limited dispersal of individuals (Guinet, Tixier). Two levels of social organization were detected (Tixier et al., in revision): social units composed of individuals spending 100% of their time together, and pods composed of social units spending more than 50% of their time associated (Bigg et al., 1990). The population, which is referred as generalist since whales are reported to feed on a broad array of preys ranging from marine mammals to fish including seabirds, has undergone a major decline during the 90s, with a reduction of 50% of the number of individuals observed from the Possession Island (one of the main island of the archipelago). This over-mortality was attributed to a combination of both natural and anthropogenic factors. Scarcity of resource caused by the great declines of large cetaceans and elephant seals sub-Antarctic populations over the last 50 years (Guinet et al, 1999). This effect may have been strengthened by the beginning of legal and illegal Patagonian toothfish longline fisheries in 1996. Killer whales started to interact with it within the first year and were reported to depredate longlines. Interactions with illegal longliners (poachers) were lethal for a number of individuals as poachers used explosives and fireguns to repel the whales. Poaching ended in 2002 and killer whales kept interacting with vessels that are allowed to operate in the area. Data collected from longliners since 2003 revealed that a large part of the individuals regularly observed in the inshore waters of Possession island also interact with the fishery suggesting a likely great influence of this behaviour on their demography, especially during poaching, which consequently might influence their social organization. Guinet et al., (2000) already suggested that group composition, that used to be highly stable at the end of the 1980s, had greatly changed over the 1990s, with individuals from different units associating at greater levels than prior to fisheries.

Therefore, using a unique long term photo-identification dataset (1987-2011) spanning over the three distinct periods that are pre-poaching (1987-1995), poaching (1996-2002) and post-poaching (2003-2011), the aim of this study is to assess the social response of killer whales of the Crozet islands to a brutal over-mortality event.

METHODS

Photo identification

Photographs of killer whales were taken according to the photo-identification protocol (Bigg, 1982). Each individual could be identified using natural markings on the dorsal fin and saddle patch as well as eye patches for juveniles. We used a 24 year long dataset (1987-2011) with photographs taken opportunistically from the Possession Island shoreline by the people working at the base Alfred Faure in the Crozet Archipelago.

Killer whale individual represented on each picture was analysed and entered in an Access database. Each representation was given a quality index (Q) varying from 0 to 2 (poor to good) based on focus, size, orientation, exposure, and the percentage of the fin image that was visible in the frame. Once identified, killer whales were given an alphanumeric code (e.g. C001) with a “C” for Crozet and a number for each individual. Each whale was assigned a level of marking index (M) varying from 0 to 2 according mostly to the number and the size of nicks and notches on the dorsal fin. M=0 for poorly marked individuals that could only be identified on Q=2 fin representations. M=1 for whales that can be identified on both Q=1 and Q=2 fin representations. M=2 for well marked individuals than can be identified on all fin representation qualities.

An encounter is defined here as an event during which pictures of killer whales were taken, and constitutes the temporal unit used to assess group membership. All encounters started as soon as the first photograph was taken and were terminated either because the whales left the area, either because the photographer stopped taking pictures because of other tasks to do or bad weather conditions. An encounter could also be terminated if the whales submerged for more than 10minutes or moved from one set of killer whales to another with at least 200m between the nearest individuals of the two sets. A number of individuals identified per encounter was defined after picture analysis. In addition, photographers indicated whether or not they could photograph all individuals present as well as a minimum and a maximum number of individuals present including calves and juveniles.

Because all photographs were taken passively and opportunistically (no directed surveys), encounters were classified according to the photographic effort provided (i.e. the

number of photographs taken during each encounter). In the following analyses, encounters with the poorest photographic coverage were excluded. These were defined as encounters in which the number of photographs taken was smaller than the number of individuals counted as present (group size), or in which it was noted in the field that it was not possible to photograph the entire group (Whitehead, 1995). All the other encounters with sufficient photographic coverage were noted $C > 0$. Years with sufficient photographic effort were selected using the same method and were noted $Y > 0$. All qualities of fin representations were used but identifications were only entered in the database if they were 100% matches.

Social network analysis

Association analyses were first run at the individual level. All killer whales photographed during the same encounter and within a maximum range of 200m were considered to be associated during that encounter. From these data, we first examined the social relationships of all killer whale individuals by designing social networks in which two individuals that were associated on at least one encounter $C > 0$ for years $Y > 0$ during the 1977-2011 period. The total number of associates per year of a given individuals was then derived from this network.

Using all encounters $C > 0$, we then represented the strength of the behavioural relationships between dyads using the half-weight association index (HWI) as an index of the frequency of co-occurrence (Cairns & Schwager, 1987). Permutation tests were run to test whether the association patterns observed were different from what might be expected at random (Bejder et al., 1998; Whitehead, 1999). An observed standard deviation of the pairwise association indices that is significantly larger than those from permuted data sets is taken evidence that individuals have preferred or avoided companions (Whitehead, 1999). Bias was reduced including only individuals that were photographed on 3 or more encounters with high photographic coverage. 20 000 permutations were generated for each test and to ensure that p values were stable, three runs of the permutation test were generated (Ottensmeyer & Whitehead, 2003).

Social units were characterized through cluster analysis. Social units were here defined as a cluster of individuals sharing association indices higher than 0.8 to take into account the possible bias due to encounters in which not all individuals were covered with photographs in

which they could be identified. Size of social units could then be defined for each year $Y > 0$ as the number of individuals composing the unit during that year.

Association analyses were then run at the social unit level. We assessed Half Weight association indexes between social units using only encounters in which 2 or more social units were associated. Pods were defined as a cluster of social units sharing association indices > 0.5 according to Bigg's et al (1990) definition. Permutation tests were also generated including social units that were photographed on at least three encounters $C > 0$. 3 x 20 000 permutations were generated to test whether social units associate randomly or preferentially.

Statistical network analysis comparisons between periods of poaching

Three historical periods were defined according to the presence of illegal fishing vessels in the area: before poaching (noted pre-poaching, from 1977 to 1995), during poaching (noted poaching, from 1996 to 2002) and after poaching (noted post-poaching, from 2003 to 2011).

Changes in social cohesion of individuals between periods were tested using various indices that are:

- *mean association index* (excluding the individual with itself)
- *maximum association* (excluding individuals with themselves)
- *Strength* = sum of associations
- *Eigenvector centrality*: first eigenvector of the matrix of associations indices, it is a measure of how well an individual is associated to other individuals, but also how well they are associated
- *Reach*: for an individual A, it is the sum, over other individuals B, of the sum of the products of all pairs of association indices linking A and B through another individual C. (Whitehead, 2008). It is a measure of indirect connectedness.
- *Clustering coefficient*: it is a measure of how well the associates of an individual are themselves associated (see Holme et al., 2007)
- *Affinity*: it is a measure of the strength of the associates of an individual, weighted by the association index between them.

We completed the analysis by a temporal modelling of association indices for each period. The standardized lagged association rate (SLAR) is a widely used measure of the probability that two individuals A and B that are associated at time 0 will be associated at a time lag τ (Whitehead, 1995). The SLAR is estimated by calculating:

$$\hat{g}(\tau) = \frac{\sum_A \sum_t c(A, t, \tau)}{[\sum_A \sum_t N(A, t) \cdot N(A, t + \tau)]}$$

Where $c(A, t, \tau)$ is the number of associates that were seen with individual A at both time t and time t + τ , and $N(A, t)$ is the number of associates seen with individual A at time t. The SLAR is compared at all time lags with the null association rate, i.e. the SLAR expected if all individuals are associating at random.

Sampling period were individual days and the analysis was restricted to only those encounters $C > 0$. Jackknife methods were used to estimate standard errors (Efron and Gong, 1983). Mathematical models representing simulated social structures (Whitehead 1995) were fit to the SLAR and the best fitted model was selected using the AIC model comparisons.

Association levels were assessed with SOCPROG 2.3 (Whitehead, 2009) through MATLAB.

RESULTS

Photo-identification

From 1987 to 2011, killer whales were encountered on 638 occasions from Possession Island. (Table 1). During all these encounters, 7078 pictures were taken which represented 9349 fins to be analyzed. Photographic coverage was considered to be high enough ($C > 0$) to be included in the analyses on 84% of all encounters. Amongst all fin representations, 36.3% were classified as Q2 representations. A total of 127 individuals were identified.

Evolution of unit size and number of associates

Over the 1987-2011 period, the use of years $Y > 0$ restrained the calculations to years 1987-1990, 1998, 2000 and 2003-2011 (Fig. 2).

A significant decrease of social unit size was detected over the 1988-1998 period, with a maximum reached in 1988 (4.3 ± 1.1 individuals) and a minimum in 1998 (2.3 ± 0.7 individuals) (stats). This decline is followed by an increase to 2003 (stats) with stabilization between 3.2 and 3.6 individuals from 2003 to 2011 (stats).

The mean proportion of associates of a given individual significantly increased between 1988 (0.12 ± 0.06) and 2003 (0.39 ± 0.15). This signal remains statistically constant from 2003 to 2011 (stats). The annual proportion of associates was not correlated to the number of encounters (stats) as one might expect an increased probability of interactions with other individuals along with a greater number of encounters per year.

Changes in social patterns between poaching periods

Tests for preferred/avoided association were significant for the three periods pre-poaching, poaching and post-poaching (Half Weight Index, $p < 0.001$), suggesting that whales do not associate at random.

Distributions of association indices and maximum association indices greatly varied between periods. During the pre-poaching period, a large part (78%) of individual association indices were low, between 0 and 0.2. Association indices of 0.2 to 0.4 represented 12% of associations. During the poaching and the post-poaching periods, low association indices are in smaller proportion (<60%) while association indices of 0.2 to 0.4 increased their proportion to more than 30%. No significant variations of proportion of higher association indices were detected.

During the pre- and post-poaching periods, maximum association rates of individuals were high, (55% and 54% of them were higher than 0.6 respectively). However, during poaching, the values appeared more normally distributed, with most maximum association rates comprised between 0.4 and 0.6 (44%) while values higher than 0.6 representing 34% only.

Statistical network analysis showed a significant decrease of strength from pre-poaching (5.90 ± 2.4) to poaching (3.20 ± 1.26) and post-poaching (3.25 ± 1.28). Any other of the tested variables (Eigenvector, Reach, clustering coefficient and affinity) were found to vary significantly between periods.

Effect of unit size on associations

Figure .. shows that small social units composed of two individuals had mean maximum association rate (0.4 ± 0.15) with other units significantly lower than larger units. Units of 3 and more individuals had high and constant maximum association rate with other units (higher than 0.5).

DISCUSSION

This study has emphasized major social changes that the Crozet killer whales have undergone over the past 23 years, reflected by significant variations of both group size and strength of associations between individuals. These changes appeared to be strikingly correlated to the over-mortality detected during the 90s. The great diminution of unit size in such a short time interval (units have lost almost half of their members in 10 years) brings additional support to the multiple removals of individuals from different social units, suggesting that over-mortality was not wrongly detected by units migrating out of the area permanently during that period. Dispersal is not likely to be responsible for this trend either as the individuals that have disappeared from their units were not observed in other units.

This over-mortality of the Crozet killer whales may have forced survivors to change their social patterns to maintain sufficiently large group size. The decrease of unit size occurred indeed simultaneously with the increase of the number of associates per individual and the decrease of maximum association rates. This suggests that surviving individuals have switched from rather exclusive association patterns (high association rates with few individuals) to a more opportunistic social behaviour (greater number of associates, diluted

preferences to specific individuals). This is confirmed by both the positive relationship of unit size with maximum association rates between units, with small units (2 individuals) having looser associations with other units. In most social top predators, group size was found to be critical determinant in individual energy intake. Optimal group size for which this intake is maximized may occur because of a trade off in detection abilities between the predator and its potential preys. An increased group size should increase their ability to detect preys and therefore their prey encounter rate. The proportion of prey captured when encountered probably also increases with group size, since larger groups are able to cooperate in chasing preys. Conversely, larger groups should be easier for preys to detect. In the marine mammal eating killer whales of the NE Pacific Ocean, optimal group size with maximized energy intake was estimated to 3 individuals when feeding on harbour seals (Baird). When patrolling in the inshore waters of the Possession Island, the Crozet killer whales feed primarily on elephant seals. The risk to be detected by such preys has probably greater implications for these whales as most of their hunting techniques rely on surprise, elephant seals being able to easily haul out or to escape to avoid capture. Guinet (1991) showed that acoustic discretion was maximized during foraging activities, just like in transient killer whales. However, the author also demonstrated that the Crozet killer whales have developed hunting techniques that require a great amount of cooperation between these whales, with individuals having specific roles in capturing elephant seals, emphasizing the importance of maintaining groups with enough individuals.

Another advantage of larger group size is an increased success of attacks on larger preys. Such trend has been largely documented in terrestrial social predators such as wild dogs, wolves and foxes which allow themselves to hunt large species when pack size increases (ref). Similarly, killer whales killing large cetaceans are usually in large numbers greater than 5 individuals (ref). An increase in prey size may allow additional individuals to feed from a kill without increasing competition. While the Crozet killer whales were reported to occasionally feed on large cetaceans in groups composed of several units, it was also suggested that large group size helps in maintaining negatively buoyant preys at accessible depths and preventing it from sinking (Guinet et al., 2000). Additionally to prey size, large groups may also be important in increasing the success rate for preys that are difficult to capture, such as dolphins (unidentified dolphin species found in stomach contents of killer whales captured off the Crozet islands in the 60s by russian whaling fleet, IWC pers. comm.) and/or whose capture entails risk of injury, such as Antarctic and sub-antarctic fur seals.

Therefore, as most of the Crozet killer whales natural preys seem to require several individuals and cooperation to be captured, the adjustment of group size when patrolling in the inshore waters of Possession island is likely to be their main response to the brutal demographic decline they have undergone in the 1990's.

Intra-specific competition may represent the main limiting factor of group size of the Crozet killer whales. Prey sharing was regularly observed within social units although prey capture and consumption by a single individual of a unit without notifying the rest of group was documented on 10% of elephant seal predation events. Competition is more likely to occur between units for preys like elephant seals or fur seals. Guinet reported that between 1987 and 1990, killer whale social units never shared a captured elephant seal with each others. Predations on large whales were the only events during which social units cooperated and shared food.

Beyond the number of individuals removed from the different units, their social role and their importance within units may also constitute a critical determinant of the response of survivors. For instance, Williams & Lusseau (2006) showed that juvenile female resident killer whales play a central role in maintaining social network cohesion between social units at the population level. Similarly, the death of matriarchs in matriline units can trigger major social changes and can impact survival of the rest of the unit Guinet (1992) emphasized the importance of specific individuals that are experienced females in apprenticeship of difficult hunting techniques such as intentional stranding. While commonly observed between 1987 and 1990, this technique has been decreasingly used over the rest of the study period and is now rarely observed. The removal of key individuals that have specialized in intentional stranding may have inhibited transmission of such behaviour between generations through vertical culture. Therefore, an additional concern about over-mortality and changes in social organization of the Crozet killer whales is the progressive loss of unique cultural traits. As the social role is sex- and age-related, the lack of data, especially during years of low effort, the characterization of such key individuals has still to be determined within the Crozet population.

Social unit size has increased again after the poaching period to eventually stabilize to 3.5 individuals between 2003 and 2011, and distribution of maximum association rates show increasing proportions of large values from poaching to post poaching. While this suggests a

progressive return to an initial social state observed prior to fisheries, one might wonder why has the proportion of associates per individual still increased after poaching. This may be explained by a combination of factors. On one hand, the number of individuals encountered from Possession island has reached critically low levels during the post poaching period, which may mechanically increase the proportion of associates. While inter-individual competition for resource may have been strong when abundance of individuals was high during the 1987-1990 period, the 50% decline may have greatly reduced this effect during the post-poaching period, favouring associations between individuals. On the other hand, a number of units frequenting Possession islands also interact regularly with the fishery while others were never observed from longliners, emphasizing great inter-unit behavioural variations. Preliminary results suggest significant demographic advantages to units interacting with fisheries on the post poaching period, with greater reproduction and survival, suggesting a major effect of artificial food provisioning on these animals. Meanwhile, the great decline of the 90s involved very low recruitment rates during that period and reproduction in units not interacting with fisheries remained low during the post post-poaching period. This resulted in the aging of individuals in these units, affecting also their survival. The loss of several adult individuals in these units during recent years may explain both the decline of abundance and the high proportion of associates of survivors that have still to change their social behaviour to survive under the group size assumptions previously described.

Using a long term dedicated monitoring, this study is a unique example of the complex consequences that a brutal mortality event caused by a human activity can have on a highly social long living predator that are killer whales. The emphasis on the tight and feedback loop-type relationship between demography and social organization raises a critical need to add the social component to the population size criteria when taking conservation measures on such species.

Table 1.

	Strength	Eigenvector centrality	Reach	Clustering coefficient	Affinity
pre-poaching	5.90 (2.40)	0.11 (0.06)	10.42 (5.73)	0.30 (0.11)	3.21 (0.76)
poaching	3.20 (1.26)	0.09 (0.06)	11.77 (5.13)	0.25 (0.11)	3.17 (0.71)
post-poaching	3.25 (1.28)	0.12 (0.10)	12.12 (6.89)	0.25(0.10)	3.47 (0.83)

Figure 1.

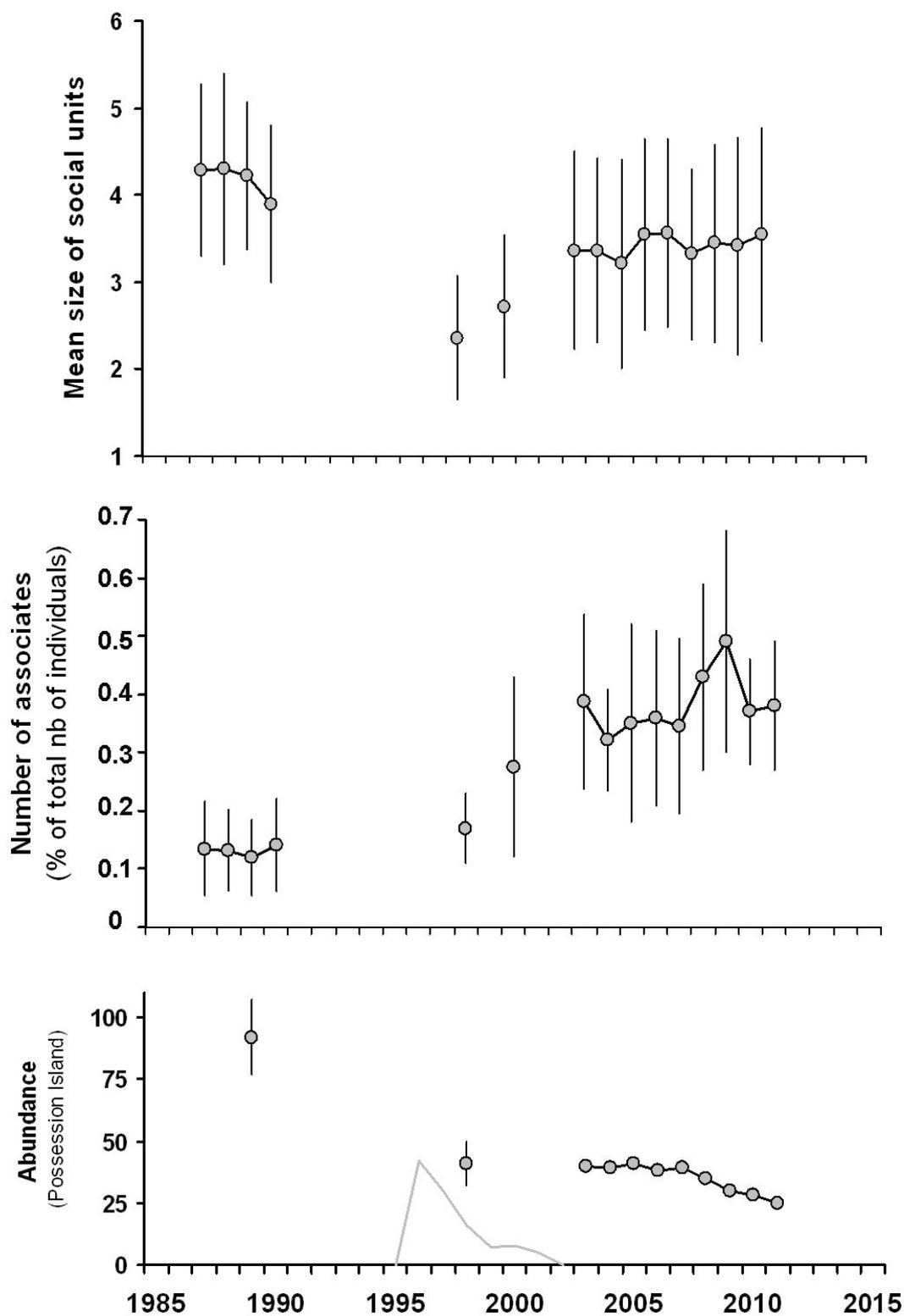


Figure 2.

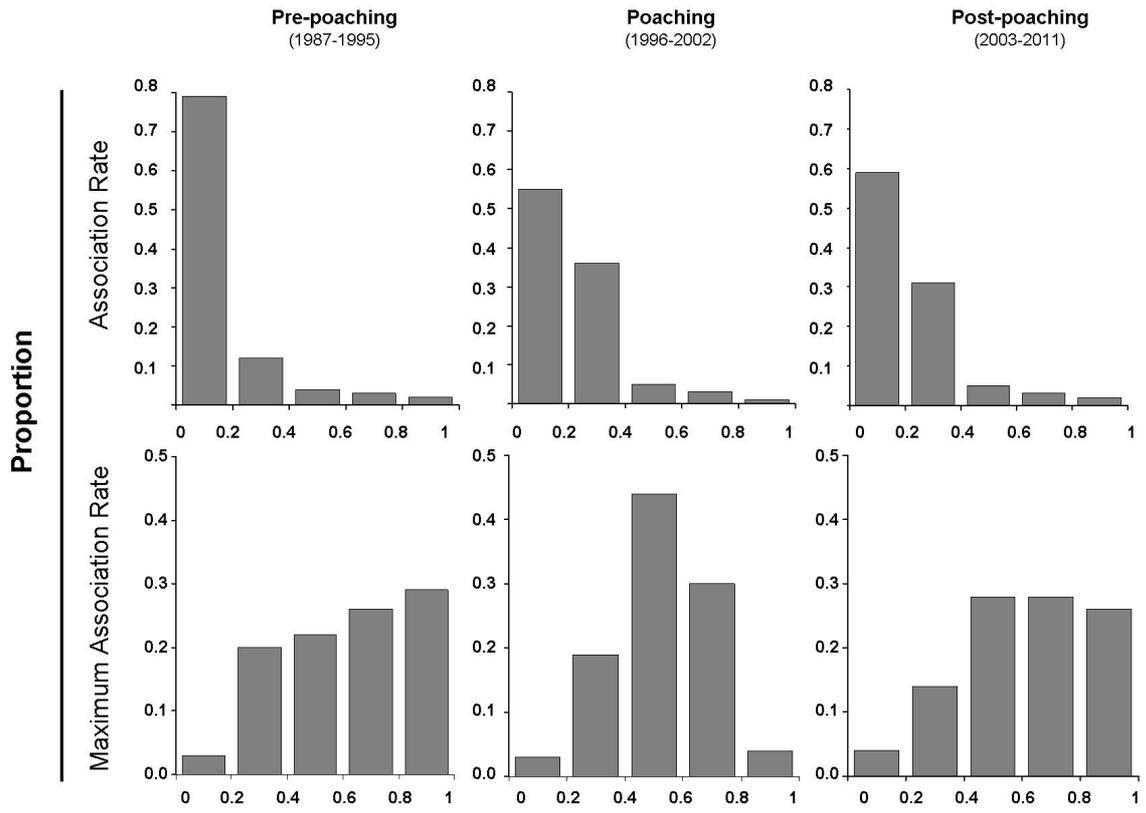
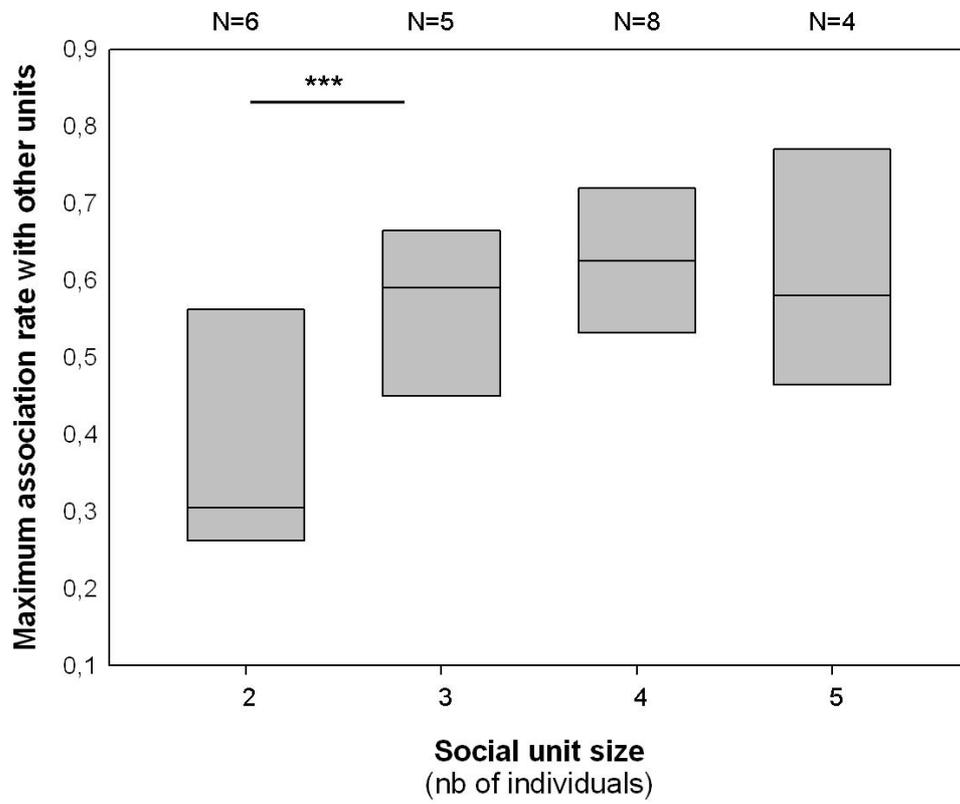


Figure 3.



ANNEXE B4

INTRA-POPULATION VARIATIONS OF KILLER WHALE FORAGING STRATEGIES LEAD TO DIVERGENT DEMOGRAPHIC TRAJECTORIES.

Paul TIXIER, Nicolas GASCO, Christophe GUINET

En revision Biology Letters

INTRA-POPULATION VARIATIONS OF KILLER WHALE FORAGING STRATEGIES LEAD TO DIVERGENT DEMOGRAPHIC TRAJECTORIES.

Paul TIXIER^{1,*}, Nicolas GASCO², Christophe GUINET¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), CNRS, UPR 1934, France

tixier@cebc.cnrs.fr

² Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris,, France

Prey availability is a critical factor influencing demographic variation of long-lived, top predators. In Crozet Archipelago, killer whales feed on a wide range of species including birds, marine mammals and fish. A fishery for Patagonian toothfish began there in 1996 and killer whales started feeding on fish from longlines. Social groups, referred to as pods, exhibited different levels of interaction; some pods were involved in most of the depredation events, while others were never observed interacting with the fishery. These differences in interaction levels had strong demographic implications. An intensive photo-identification effort spanning from 2003 to 2011 allowed us to calculate demographic parameters for 9 pods, totalling 84 individuals. Our results show a positive correlation between interaction rate with the fishery and pod fecundity and survival rates, suggesting a major effect of artificial food provisioning on pod demographic trajectory.

KEYWORDS: Depredation, Demography, Social organization, Killer whale, Prey availability

* Corresponding author.

Over the last few decades a number of studies have analysed the relationship between food availability and the demography of organisms, especially in relation to human-induced habitat alteration (Saunders et al., 1991). For instance, prey availability was proved to be a critical factor involved in predators' abundance, especially for specialist predator species (Leibold, 1996). Killer whales are top marine predators that feed on a wide range of prey items, from small fishes to the largest whales. In addition to catching their own prey, they also interact with fisheries world wide. Killer whales that occur in the Crozet Archipelago in the southwest Indian Ocean have been the focus of field studies since the late 1970s, with individuals occurring in stable and long-lasting social units referred as pods. In 1996, a legal and an illegal Patagonian toothfish (*Dissotichus eleginoides*) longline fishery started at Crozet, and within the first year some pods started removing hooked fish from the lines. This fishery annually provided an estimated 55 ± 27 tons of Patagonian toothfish to killer whales (Tixier et al., 2010). Illegal fishing occurred in Crozet waters from 1996 and 2002 and is thought to have been responsible for the death of a large number of killer whales as poachers used fireguns and explosives to repel the whales. (Poncelet et al., 2010). Interactions between cetaceans and fisheries can lead to other negative impacts to cetaceans, such as animals caught on fishing gear causing death or serious injuries, or through depletion of fish stocks. Entanglement in fishing gear has never been observed or reported for killer whales in the Crozet fishery. Conversely, supplementary feeding provided by fishery may complement the energy intake and sustain higher demographic performances.

To assess the demographic consequences of the fishery on the Crozet killer whales, an extensive photo-identification study was initiated in 2003 from all seven of the legal fishing vessels. This work revealed that within the Crozet killer whale population, interaction rates varied among pods, with three pods being involved in nearly 80% of the recorded interactions, while some pods were never observed interacting (Tixier et al., 2010). The aim of this study was to assess if the current fishery has had a measurable effect on pod demography both in terms of survival and fecundity, according to the level of interaction with fishery.

Methods

Between 2003–2011, the demographic parameters of Crozet killer whales were assessed using individual photo-identification data (see Bigg et al. 1990 for details) collected by fishery

observers from longliners and from shore by field workers wintering on Possession Island (Crozet Archipelago). Individuals were affiliated with a given matriline when they had association indices of 1, meaning that they spend virtually 100% of their time associated. Likewise, matriline was classified into pods when they shared association indices >0.5 (Bigg et al. 1990).

Survival and reproduction through the demographic models applied to resident killer whales in NE Pacific (Olesiuk et al., 2005). For each pod, we calculated an index derived from the ratio of the number of deaths and births actually observed to the number expected from a population model. The expected number of births and deaths each year was estimated by applying the sex- and age-specific mortality and fecundity schedules derived for a 2003-2011 period of unrestrained growth to the observed sex- and age-structure of the population in each year. Fecundity was expressed as the number of newborn per mature female (>12 years old) per annum.

Annual interaction rates of pods with fisheries were calculated from the photo-identification data as the total number of longlines hauled out in presence of a given pod out of the total number of longlines hauled out in presence of any identified pod.

Correlation between interaction rate of pods with fisheries and demographic parameters were tested using beta regression models implemented in the R system for statistical computing (Cribari-Neto & Zeileis, 2010). These models assume values in the standard unit interval (0, 1) as well as a beta distribution for the dependent variable, which specifically fits for small sample size and variables such as rates. For both fecundity and survival, constant model was constrained by either continuous or broken beta regressions, and models were tested through AIC comparisons.

Results

We identified 126 killer whales between 2003 and 2011, including 73 interacting with the fishery. Over that period, the annual mean number of photographs taken was $. \pm .$ and the mean number of distinct sightings was $.. \pm .$. This effort allowed for the identification of 10 distinct pods including individuals being associated on more than 50% of their respective sightings. Mean size of pods was 3.5 ± 1.1 individuals. All pods were encountered every year

except one pod that was only encountered during 2 of the 9 years of the series. Therefore calculations were limited to 9 pods (88 individuals).

Comme décrits dans le chapitre VI à l'échelle des unités maternelles, les taux d'interaction avec les pêcheries varient aussi quand ils sont calculés à l'échelle du pod. Le minimum est de 0 (C041 et C035) et le maximum de $0,42 \pm 0,16$ (pod C015). La survie moyenne et la fécondité moyenne des pods apparaissent positivement et significativement corrélées au taux d'interaction avec les pêcheries (Figure 38a et 38b). Le modèle sélectionné pour la fécondité (AIC=-26.75, df=3 – Tableau 12) est continu ($z=2.88$, $p=0.004$ – Tableau 13). Les valeurs varient de 0 (pods C035 IR=0 & C081 IR=0.09) à $0,17 \pm 0,04$ nouveaux né par femelle mature par an (pod C025 IR=0,31). Pour la survie, c'est le modèle discontinu qui a le plus faible AIC (AIC=-65.78, df=4 – Tableau 12) avec une relation positive ($z=14,99$, $p<0,001$ – Tableau 13) pour des valeurs de taux d'interaction $0<IR<0.157$ (valeur estimée par la fonction « break » de R). Dans cette gamme de valeurs, la survie varie de 0.917 ± 0.012 (pod C035) à $0,975 \pm 0.003$ (pod C013). Aucune relation n'a été détectée pour $IR>0,157$ ($z=-0.302$, $p=0.7$). La survie des pods concernés (C022, C025 et C015) varie entre 0.971 ± 0.002 (pod C025) et $0,975 \pm 0.003$ (pod C022).

Interaction rates varied greatly between pods, with mean values (averaged from 2003 to 2011) ranging from 0 (pods C035 and C041) to 0.42 ± 0.16 (pod C015). Mean fecundity and survival rates for both pods were positively correlated to their interaction rate with the fishery (Figure 1a & 1b). The selected model of fecundity (AIC=-26.75, df=3 – Table 1) is linear and continuous ($z=2.88$, $p=0.004$ – Table 2). Estimates varied from 0 (pods C035 IR=0 & C081 IR=0.09) to 0.17 ± 0.04 newborns per mature female per year (pod C025 IR=0,31). For survival, the model testing for a threshold has the lowest AICc (AIC=-65.78, df=4 – Table 1) with a positive correlation ($z=14,99$, $p<0,001$ – Table 2) for interaction rate values $0<IR<0.157$ (Threshold estimated with R function “break”). Within this range, pod survival varied from 0.917 ± 0.012 (pod C035) to 0.975 ± 0.003 (pod C013). No relation was detected for $IR>0.157$. Survival of pods with such interaction rates (C022, C025 et C015) varied between 0.971 ± 0.002 (pod C025) and $0,975 \pm 0.003$ (pod C022).

Discussion

Our study clearly shows the differences in demographic performances of pods were strikingly related to their level of interaction with fisheries. One may suggest that pods with newborns may be more inclined to interact with fishery to be able to cover extra energetic needs associated with lactation. We can dismiss this assumption for two reasons. First, new births took place after killer whales pods had long started to interact with this fishery. Second, supplementary feeding provided by depredation was found to have an effect on both fecundity and survival. Even a limited level of interaction allowed an improvement of killer whale survival, suggesting that a small increment of energy intake greatly improves survival, while a continuous effect of interaction rate with fishery could be detected on fecundity rate.

The Crozet situation is illustrative of the potential costs and benefits induced by one major human-related change that fisheries represent for numerous marine species. Poncelet et al. (2010) showed that the illegal Crozet fishery was involved in the local killer whale population 50% decline during the 1990s, apparently through the use of guns and explosives to deter depredating whales. Our study shows that during the “post-poaching” period, pods interacting with the fishery experienced higher demographic performances compared to those not interacting. Thus, one may ask, why don't all pods of the Crozet population interact with the fishery?

Previous studies have revealed that killer whale populations can exhibit large differences in their foraging behaviour. For instance, even sympatric killer whale populations can be highly specialized in their prey choice (Ford et al, 1998; Pitman & Ensor, 2003). This is the case for the fish-eating population of the NE Pacific Ocean which is critically dependant on Chinook salmon (Ford et al. 2009; Ward et al. 2009). The Crozet population, however, feeds on a broad range of prey, including marine mammals, seabirds and fish (Guinet, 1992). Association patterns revealed that all these whales belong to a unique population (Tixier et al. unpublished data). However, pods interacting with the fishery were rarely seen from shore, while those not interacting were mainly seen from Possession Islands' shore chasing elephant seals and penguins suggesting a certain level of inter-pod specialization within this population.

Over the last three decades, pods mainly observed from shore exhibited both low survival and fecundity rates. Guinet (1992) and Poncelet et al. (2010) suggested that prey scarcity was involved in the population decline previous to the fishery period. The elephant seal population declined by 75% over the past four decades (Guinet et al., 1999) and pods more dependent on them are more likely to have been impacted than those interacting also with the fishery. In

killer whales, a large part of behavior including foraging traditions rely on cultural transmission through both vertical (inter-generational) and horizontal (intra-generational) processes (Ford et al., 1998). We cannot rule out that apart from depredation, natural inter-pod variations of foraging strategies may have existed prior to fisheries, as already documented in other populations such as mammal-eating killer whales of the NE Pacific (Baird & Dill, 1995). However, the foraging ecology of pods interacting heavily with fishery, prior to the occurrence of this fishery, was unknown. We cannot exclude that Patagonian toothfish was part of their diet, although the deep water habitat of this species makes it unlikely. Currently, fishery interaction gives them access to large quantity of high quality fish and the demographic parameters exhibited by this component of the Crozet population are comparable with those observed in healthy killer whale populations elsewhere (Olesiuk et al., 2005).

Another concern about killer whale depredation is the issue of maintaining an artificially high predator population size, which can potentially alter the balance with their prey resources. The estimated amount of fish depredated annually at Crozet is enough to sustain about 2.5 killer whales. Killer whales that interact with fisheries are therefore likely to exert increased predation pressure on their natural prey, which may result in an artificially increased density dependence pressure on pods that do not interact with fisheries. In addition, because killer whales sometimes become 'hard-wired' in their prey preferences, one may also fear an increasing dependence of certain pods to depredation, which could have dire consequences on the population if ever fishing stopped.

This study is a unique example of the demographic and possible ecological consequences of artificially provisioning of an apex predator, a situation that would have remained undetected without a long-term, dedicated monitoring..

Acknowledgments

This work was conducted as part of the program 109 of the Institut Paul Emile Victor. Support was provided by the Terres Australes et Antarctiques Françaises and the Reunion Island Fishery Companies. We are grateful to MNHN of Paris and Guy Duhamel. Special thanks are due to all photographers. We are thankful to Robert Pitman for proofreading the manuscript.

References

- Baird, R. W. & Dill, L. M. 1995 Occurrence and behavior of transient killer whales: seasonal and pod-specific variability, foraging behavior and prey handling. *Can. J. Zool* **73**, 1300-1311.
- Bigg, M. A., Olesiuk, P. F., Ellis, G. M., Ford, J. K. B., Balcomb, K. C. 1990 Social organization and genealogy of resident killer whales in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Report of the International Whaling Commission, Special Issue* **12**, 383-405.
- Ford, J. K. B., Ellis G. M., Barrett-Lennard L. G., Morton A. B., Palm R. S. & Balcomb K. C. 1998 Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales in coastal British Columbia and adjacent waters. *Can. J. Zool* **76** (8), 1456-1471.
- Ford, J. K. B., Ellis, G. M., Olesiuk P. F. & Balcomb, K. C. 2009 Linking killer whale survival and prey abundance: Food limitation in the oceans' apex predator? *Biol. Lett.* **6**, 139-142.
- Guinet, C. 1992 Predation behavior of killer whales around Crozet Islands. *Can. J. Zool.* **70**, 1656-1667.
- Guinet, C., Jouventin, P. & Weimerskirch, H. 1999 Recent population change of the southern elephant seal at Iles Crozet and Iles Kerguelen: the end of the decrease? *Antarct. Sci.* **11**, 193-197.
- Leibold, M.A. 1996 A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence and diversity patterns in communities. *Am. Nat.* **147**, 784-812.
- Olesiuk, P. F., Ellis, G. M. & Ford, J. K. B. 2005 Life history and population dynamics of northern resident killer whales in British Columbia. Research document 2005/45, Ottawa, Canada: Canadian Science Advisory Secretariat, Fisheries and Oceans Canada.

Poncelet, E., Barbraud, C. & Guinet, C. 2010 Population dynamics of killer whales in Crozet Archipelago, southern Indian Ocean : a mark recapture study from 1977 to 2002. *J. Cet. Res. Manag.*, **11(1)**, 41-48.

Pitman, R. L. & Ensor, P. 2003. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters. *J. Cet. Res. Manag.* **5(2)**, 131-139.

Saunders D. A., Hobbs, R. J. & Margules C. R. 1991 Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* **5**, 18-32.

Tixier, P., Gasco, N., Duhamel, G. & Guinet C. 2010 Interactions of Patagonian toothfish fisheries with killer and sperm whales: an assessment of depredation levels and insights on possible mitigation solutions. *CCAMLR Sci.* **17**, 179-195.

Ward, E. J., Holmes, E. E. & Balcomb, K. C. 2009 Quantifying the effects of prey abundance on killer whale reproduction. *J. Appl. Ecol.* **46**, 632-640.

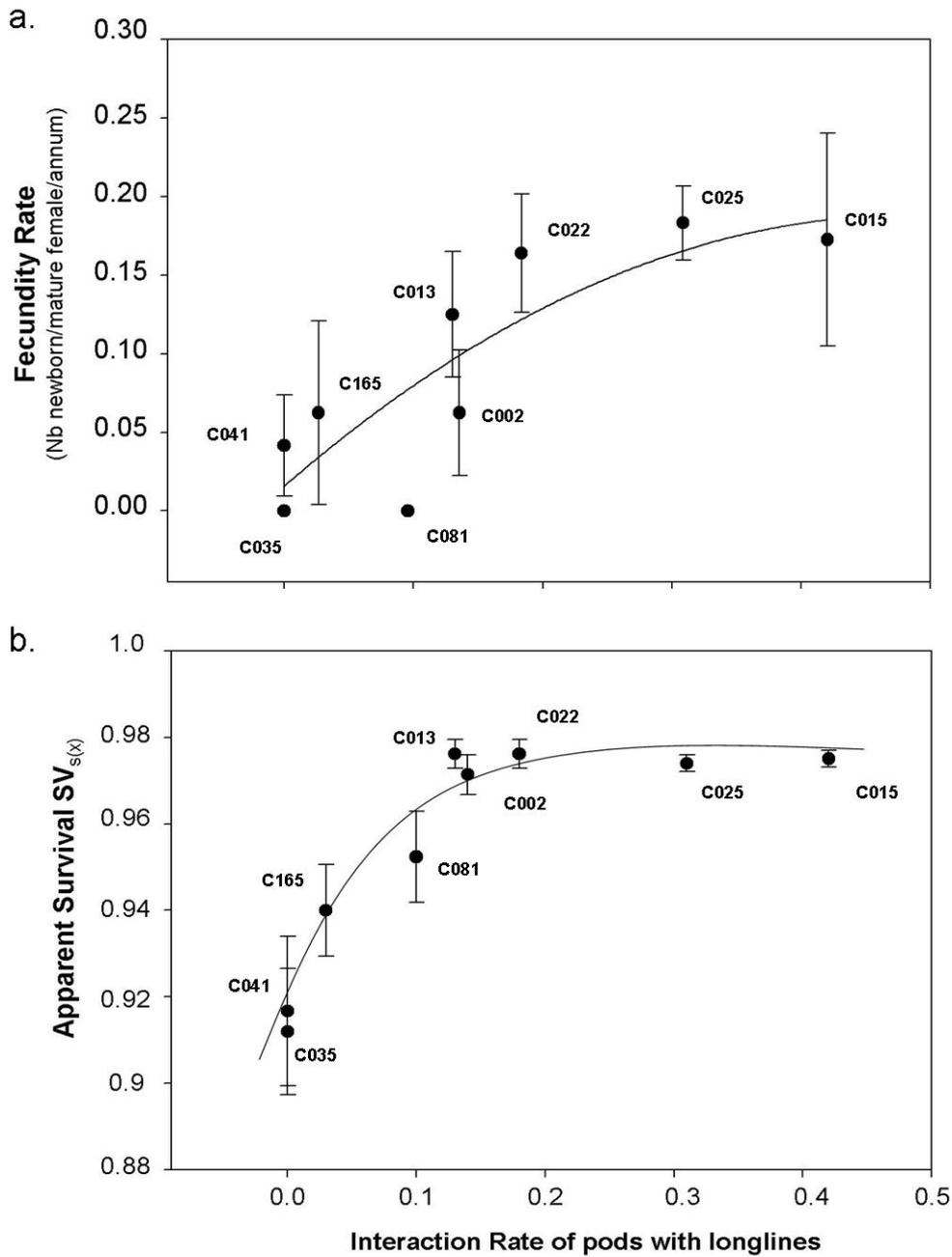
Table 1. Beta regression model selection of survival SV and fecundity FEC testing the effect of pods' interaction rate IR. IR 1 and IR 2 are derived from models testing the effect of a threshold in interaction rates

	Models	df	AIC
Survival	betareg(meanSV ~ 1)	2	-38,86
	betareg(meanSV ~ 1+IR)	3	-47,41
	betareg(meanSV ~ 1+ IR1 + IR2)	4	-65,78
Fecundity	betareg(meanFEC ~ 1)	2	-23,00
	betareg(meanFEC ~ 1+ IR)	3	-26,75
	betareg(meanFEC ~ 1+ IR1 + IR2)	4	-25,33

Table 2. Summary of statistics of the selected Beta regression models testing the effect of interaction with fisheries (IR) on survival (SV) and fecundity (FEC).

	Models	Coefficients	Estimate	SE	z value	p value	log-Likelihood	R ²
Survival	betareg(meanSV ~ 1+ IR1 + IR2)	Intercept	3,68235	0,07318	50,318	<0,001		
		IR1	8,50718	0,59496	14,299	<0,001	36,89	0,96
		IR2	-0,16401	0,5435	-0,302	0,7		
Fecundity	betareg(meanFEC ~ 1+ IR)	Intercept	-3,3041	0,4989	-6,622	<0,001		
		IR	5,1894	1,7998	2,883	0,004	16,37	0,32

Figure 1. Effects of pod interaction rates with fishery vessels on a) Reproduction (fecundity rate calculated as the number of newborn per mature female per annum), and b) Adult survival of individuals in pods. Mean values (averaged for each pod over the 2006-2011 period) and Standard Deviation (error bars) are presented. The curves were adjusted through R function (Beta reg).



ANNEXE B5

DEMOGRAPHIC CONSEQUENCES OF INTERACTIONS WITH ILLEGAL FISHERIES ON A VULNERABLE KILLER WHALE POPULATION.

Paul TIXIER, Nicolas GASCO, Christophe GUINET

A corriger avec dernières analyses et A re-soumettre

Demographic consequences of interactions with illegal fisheries on a vulnerable killer whale population.

Paul TIXIER (Contact author)

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UPR 1934, Villiers-en-Bois, 79360, France

Tel : (+33) (0)5 49 09 78 39 ; Fax : (+33) (0)5 49 09 65 26

tixier@cebc.cnrs.fr

Nicolas GASCO

MNHN, Paris, 75005, France

nicopec@hotmail.com

Guy DUHAMEL

MNHN, Paris, 75005, France

duhamel@mnhn.fr

Christophe GUINET

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UPR 1934, Villiers-en-Bois, 79360, France

guinet@cebc.cnrs.fr

Corresponding author : Paul Tixier, *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UPR 1934, Villiers-en-Bois, 79360, France*

Tel : (+33) (0)5 49 09 78 39 ; Fax : (+33) (0)5 49 09 65 26; email: *tixier@cebc.cnrs.fr*

ABSTRACT

A longline fishery targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) has operated within the Crozet Islands EEZ since the mid-nineties. Along with numerous illegal longliners being active in the area mostly between 1996 and 2000, this fishery is also characterized by recurring interactions with certain pods of killer whales (*Orcinus orca*) that remove fish from the hooks (i.e. depredation behaviour). It is known that illegal longliners have used drastic means such as explosives to repel the killer whales. We took advantage of a unique photo-identification dataset spanning from 1964 to 2007 to determine the demographic consequences of such interactions with illegal longliners on this killer whale population. The apparent survival of individuals was estimated using Capture-Mark-Recapture models. The results showed a continuous decrease of the survival rate between 1977 (0.94) and 2007 (0.91) with a sharp decrease between 1996 and 2000, the latter being especially obvious for the pods known to have interacted with illegal longliners. This provides strong evidence for over-mortality of killer whales during the poaching period and confirms that interactions with illegal longliners were likely lethal for several individuals. Furthermore, the general declining trend becomes stronger after 2000, which suggests a worsening effect of interactions with illegal longliners on a population that was already decreasing because of other factors that are possibly environmental. This study becomes an additional case of use conflict and human activities consequences on species conservation, and raises a major concern about the future of the Crozet killer whales population.

KEYWORDS: KILLER WHALE, CROZET ISLANDS, INDIAN OCEAN, FISHERIES, POACHING, PHOTO-IDENTIFICATION, DEMOGRAPHY, SURVIVAL.

Introduction

Resource use conflicts with animal species are one of the major issues of the XXIst century that human populations have to deal with in a sustainable development framework (Hutton & Leader-Williams, 2003). Although terrestrial examples are numerous and well documented, such conflicts in marine environments remain poorly known and the complexity of the ecosystems they involve make them difficult to study. Interactions between marine mammals and fisheries have been reported worldwide as a case of use conflict (Northridge and Hofman, 1999). Among such conflicts, depredation, which is defined as an operational interaction and concerns the removal of fish from lines or from nets by marine mammals (Fertl, 2002), represents a major issue.

Depredation is an old phenomenon that was first documented in Antiquity. While tolerated by certain cultures, others have used drastic methods to eradicate it. During the second half of the XXth century, several series' of campaigns killing marine mammals were conducted in order to get rid of species considered as competitors by fishermen. Along with the great decline that most of the world's fisheries underwent over the past decade, economic losses due to depredation have become more significant. This in turn has increased the fishermen's negative resentment towards the marine mammal species involved.

Killer whales (*Orcinus orca*) are one of these species and their interference with fisheries occur worldwide (Leatherwood et al., 1990). In the northern hemisphere, killer whales depredate longline catches of bottom fish, such as sablefish (*Anoplopoma fimbria*) and Greenland turbot (*Reinhardtius hippoglossoides*) (Thode et al., 2006; Dyb, 2006). In the southern hemisphere, they demonstrate the same behaviour on longline catches of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*). Cases are reported around South Georgia (Ashford, 1996; Purves et al., 2004), Argentina (S. Macanie, pers. comm.), Chile (Hucke-Gaete et al.,

2004), near the Falkland Islands (Nolan et al., 2000), Marion Island (Keith et al., 2001), Kerguelen (Capdeville, 1997).

Within the Crozet Archipelago Exclusive Economic Zone (EEZ)(Figure 1), killer whale depredation on the Patagonian toothfish longline fishery, along with sperm whale depredation, has been reported by the first longliners in the mid-nineties and still occurs nowadays (Roche et al., 2007). Because losses due to depredation are not accounted for in quota allocation processes, it may have been a factor involved in the decline that the longline fishery has undergone over the past decade. However, it is believed that this trend is mostly due to a significant illegal activity over-exploiting Patagonian toothfish stocks from 1996 to 2002, with numerous poaching longliners mostly sighted within the EEZ between 1996 and 2000 (Duhamel, pers. comm.).

The first studies on the Crozet Islands killer whales occurred in the late seventies and focused on behaviour (Voisin, 1976). Later, Guinet and Jouventin (1990) presented the individuals observed from Possession Island (one of the main islands of the archipelago) as generalists with a diet ranging from marine mammals to fish including penguins. These killer whales also showed strong and specific association patterns with highly stable social groupings, referred to as pods (Guinet, 1991). This matches the data obtained for other populations of the world such as the well-studied killer whales of the north-eastern Pacific where individuals strongly and preferentially associate with relatives (Olesiuk et al., 1990). A photo-identification effort performed from Possession Is. since 1964 allowed for the first demographic data to be produced in the late eighties. Guinet (1991) presented a low fecundity rate as well as a decrease in the number of individuals. This trend was later confirmed by Poncelet et al. (2009), who showed a marked decrease of both the individuals' abundance and apparent survival rate between 1988 and 2002. Among the possible causes listed by the authors, there is the interaction between killer whales and illegal longliners, the latter being suspected to

have killed several individuals. Since 2003, seven authorized longliners operate in the Crozet EEZ. Photo-identification data provided by fisheries controllers onboard of these longliners allowed the identification of new individuals as well as individuals that were regularly observed from Possession Is. (Roche et al., 2007). The investigation of inter-individual association revealed that all study pods belonged to a single population as they regularly associate with each other (Tixier, 2008). However, some pods interacted with longliners while others never did.

Taking the opportunity of the unique Possession Is. photo-identification dataset which encompasses the poaching period as well as the photo-identification dataset of longliners, we were able to assess for the first time the possible impact of interaction with illegal longliners on apparent survival of the Crozet Islands killer whale pods.

Material and Methods

Photo-identification.

Photo-identification is widely used in research on cetaceans and proved to be a reliable technique of killer whale individual identification (Bigg, 1982). We exploited here a set of photographs taken from two distinctive platforms: the Possession Island coastline between 1964 and 2007 (46°25'S, 51°40'E) and the authorized longliners fishing in the Crozet EEZ between 2003 and 2007 (Figure 1).

Most of the photographs were taken according to the photo-identification protocol which aims to represent the whole dorsal fin of a killer whale surfacing with an angle from the

photographer as perpendicular as possible. The identification relies on the shape of the dorsal fin and on the natural markings such as scars, nicks or notches visible on the dorsal fin and the saddle patch.

The data provided along with each photograph such as location, date and time were entered into an Access database. In this database, the representation of an individual on photographs was given a “Q” quality index varying from 0 to 2. Q=2 concerns fully visible, clear and close up on dorsal fin or saddle patch representations captured with a 90° angle, Q=1 when one of these body parts is partially visible, away from the camera or with an angle slightly different than 90°. Q=0 corresponds to a non usable individual representation, either because it is blurry, or because it is too far from the camera or with an angle very different than 90°.

Once identified, each individual was assigned one of three distinctiveness categories (denoted M) (Figure 3). M=2 for very distinctive individuals that carry obvious markings such as large nicks on the dorsal fin and that are easily identified even on poor quality representations (Q=0). M=1 for slightly distinctive individuals that carry one or several marks but can only be reliably identified on representations Q=1 or 2. M=0 for non-distinctive individuals, without any obvious marking, they can only be identified on good quality representations (Q=2).

Apparent survival rate analysis.

The photo-identification dataset of Possession Is. provided the capture histories of each identified individuals. The annual CMR data were analysed through a CJS model (Cormack, Jolly, Seber) in order to estimate the survival and capture probabilities of individuals. This model relies on three assumptions:

- (1) All individuals have the same survival probability (Φ) and the same capture probability (p) on occasion (t)

(2) Marks are not lost by individuals nor overlooked by observers.

(3) Capture occasions are short compared to the time interval between successive occasions (Pollock et al., 1990)

Here we denoted the CJS model as model $[\Phi_t P_t]$, with t the subscripts on survival and capture parameters indicating time specificity (Lebreton et al., 1992). Other general sources of variations could be added to this model, on both survival and capture probabilities, either alone or combined, with or without interactions, as in an analysis of variance. We chose to consider the effect of the sex of individuals in the general model we started from in the analysis. Denoted $[\Phi_{s*t} P_{s*t}]$, this general model takes into account the cumulated effect of sex and time (on a yearly basis) and their interaction on parameters.

The goodness of fit of $[\Phi_{s*t} P_{s*t}]$ was tested with the program U-CARE (Choquet et al., 2003). The general model was then constrained by different variants of practical and biological interests. The effect of photo-identification effort (in number of photographs) was tested on the capture probability P . In order to assess the impact of the interactions with illegal longliners, we fitted a variant corresponding to the poaching period (1996-2002) on the survival probabilities, denoted Φ_{poaching} . As the level of poaching was not equally high during this period (Figure 2), we examined the effect of the same variant on the period of 1996-2000, during which the vast majority of the illegal fishery took place in the Crozet EEZ. The survival probability was also constrained with a logit trend over the whole study period, from 1964 to 2007.

Only very distinctive individuals ($M=2$) with good quality representations ($Q=2$) were used in the analysis in the attempt of reducing the chances to violate the assumption (2).

We used the program MARK to test the different candidate models. The most adequate models were selected through a theoretic-information approach (Burnham and Anderson, 2002). Based on the Akaike Information Criterion adjusted to the sample size (AICc). This method measures the parsimony amongst candidate models (Hurvich and Tsai, 1989). AICc differences between the model with the lowest AIC and the other candidate models ($\Delta AICc$) have allowed us to evaluate the reliability of the latter. If several models had $\Delta AICc < 2$ with the most parsimonious one, a model averaging was performed to account for model selection uncertainty (Burnham and Anderson, 2002).

Amongst killer whales that were observed from the Possession Is. coastline, some interacted with the fisheries on a regular basis, while others never did and were strictly observed from the coastline. We distinguished these two groups of individuals and tested for differences in terms of fishery interaction impact on their individual apparent survival. The lack of photographic data from longliners during the poaching period forced us to rely our analysis on two main assumptions.

- (1) Individuals that have interacted with authorized longliners between 2003 and 2007 were assumed to have interacted with fisheries between 1996 and 2002.
- (2) Individuals showing strong association rates (> 0.5 ; Bigg et al., 1990) before 1996 with the individuals interacting with fisheries, but that were never observed again between 2003 and 2007, were assumed to have also interacted with fisheries between 1996 and 2002.

Results

Photo-identification.

Between 1977 to 2007, a total of 14599 photographs were taken, which includes 5098 from the Possession Island coastline and 9501 from longliners. These photographs represented 19975 individuals, with a mean number of 1.37 ± 0.914 individuals per photograph. 1059 (5.3%) of these representations had a quality index $Q=2$, 7451 (37.3%) with $Q=1$ and 11465 (57.4%) with $Q=0$. The percentage of $Q1-Q2$ individual representations were respectively 6.6%-47% on photographs taken from longliners and 4.1%-27.5% on photographs taken from the coastline. These differences can be explained by the fact that photographs were taken mostly opportunistically from the coastline, without rigorously respecting a photo-identification protocol. This is illustrated by Figure 4 which shows the variations of the photographic effort per year over the study period. Except for the 1988-1989 and 1998-2000 periods during which the surveys were directed, the photographic effort remained opportunistic from the Possession Is. coastline. The marked increase of newly identified individuals during the directed survey periods is supported by these effort variations. The per unit effort rate of newly identified individuals from Possession Is. is 4% in 1988-1989, 1% in 1998 and 0.4% in 2003-2007 which could indicate that most of the individuals have been identified from this platform. The number of identified individuals greatly increased in 2003. This corresponds to the beginning of a photo-identification effort from the longliners which allowed us to access new individuals. From the longliners, there were 3.7% of newly identified individuals per unit effort in 2003 and 0.2% in 2007 which also suggests the identification of most of the individuals from this platform.

Over the whole study period (1964-2007), 199 individuals were identified. 101 (50.7%) individuals were observed strictly from the Possession Is. coastline, 69 (34.6%) were

observed strictly from the longliners and 27 (14.7%) from both observation platforms. Among the 199 individuals, the proportions of M2, M1 and M0 individuals were 40%, 28.5% and 31.5% respectively.

Apparent survival rate.

Only the years which saw a minimum photographic effort of 25 photographs were included in the analysis. Analyses were thus conducted over the 1977-2011 period for the Possession Is. individuals without years 1983, 1991, 1992, 1994 and 1995 for which the effort was null. The capture histories of 141 marked individuals (M1-M2) were used

Table 2 lists the different candidate models that were tested and fit into the observed data. As showed by Goodness-of-fit tests ($\chi^2=11.61$, $p=0.99$), our starting CJS model [$\Phi_{s*t} P_{s*t}$] fit the data well. Model 1 [ΦP_{effort}], with a constant survival probability and a capture probability constrained by the photographic effort, had the highest empirical support with the lowest AICc, which designated it as the most adequate to the data. However, models 2 [$\Phi_{\text{trend}} P_{\text{effort}}$], 3 [$\Phi_{\text{poaching96-2000}} P_{\text{effort}}$] and 4 [$\Phi_s P_{\text{effort}}$] had also strong empirical support for the data with ΔAIC values <2 (Burnham and Anderson, 2002). These three models all had the capture probability constrained by the photographic effort. They differed in terms of the variant constraining the survival probability and emphasized the effects of an over-time logit trend, of poaching between 1996 and 2000 and of the sex of individuals. The results indicate an uncertainty regarding the selection of the best model. A weighted model averaging was performed on models 1, 2, 3 and 4 to account for this uncertainty. Figure 7 represents the resulting estimates. It shows a mean survival rate slightly higher for females than for males ($\Phi=0.925 \pm 0.00879$; $\Phi=0.922 \pm 0.00865$). For both sexes, we detected a declining trend of the

survival rate over the whole study period. Indeed, estimates vary from 0.934 (95% CI 0.853-0.972) in 1977 to 0.911 (95% CI 0.822-0.958) in 2007 for males, and from 0.937 (95% CI 0.861-0.972) to 0.914 (95% IC 0.826-0.960) for females. The effect of poaching was not significant over the 1996-2002 period, but was on the 1996-2000 period. It is characterized by a sharp decline of the survival rate during this period reaching minimum estimates of 0.909 (95% CI 0.834-0.952) for males and 0.911 (95% CI 0.837-0.954) for females in 1999. After this poaching period, survival rate estimates come back to higher values, although the general trend show a worsened decline from 2000 to 2006.

When comparing apparent survival between PF and PC individuals, the model with the lowest AICc was the model [ΦP_{effort}] for both periods of “pre-poaching” and “poaching”. This model involves a constant survival probability and a capture probability constrained by the photo-identification effort. During the pre-poaching period, the apparent survival was 0.937 (95% CI 0.835-0.982) for PC individuals, and 0.934 (95% CI 0.841-0.986) for the PF individuals, which was similar. However, during the poaching period, regarded as the 1996-2000 period, the apparent survival of the PF individuals greatly decreased to 0.887 (95% CI 0.805-0.962) while it only decreased slightly to 0.925 (95% CI 0.812-0.988) for the PC individuals.

Discussion.

Identity of the studied population.

The use of CMR models requires a precise definition of the population under study (Cormack, 2001). The closure test developed by Otis et al. (1978) did not report any violation of the

closure assumption made for the three periods of abundance estimation: 2003-2004, 2005-2006 and 2007. However, we can discuss this assumption in terms of temporary migrations. Regarding temporary emigration, a photo-identification effort conducted from longliners within the Kerguelen EEZ revealed the presence of killer whales that were known to regularly interact with fisheries within the Crozet EEZ. This indicates that killer whales of the Crozet islands do travel long distances and might therefore interact with killer whales of other locations such as Kerguelen, Marion Is., Amsterdam Is. or St Paul Is. where the species is reported (Keith et al., 2001; Guinet, pers. comm.). Temporary immigration possibly happened during the study period. For instance, in 2003 a group of 11 individuals was seen on several successive occasions as they interacted with longlines. They associated with the regularly encountered killer whales but were never again observed in the following years. These individuals were maybe erratic and visited the Crozet waters occasionally. Such events remain anecdotal, as they rarely occurred, but they may have had a non-negligible influence on survival estimates

Effect of poaching on survival.

Our apparent survival estimates showed a negative effect of poaching Patagonian toothfish longliners between 1996 and 2000 on all the mature distinctive killer whales that were mostly encountered from Possession Is. (Figure 5). Both males and females underwent a sharp apparent survival decline during this period reaching values lower than 0.9. Although the confidence intervals overlap with the non-poaching periods, this negative effect is supported by the results we obtained when comparing the apparent survival of Possession Is. individuals that belong or do not belong to pods interacting with fisheries. Indeed, even though they both had similar survival rates during the “pre-poaching” period, the survival rate decrease was

significantly greater for individuals that are assumed to have interacted with the fisheries during the poaching period. These results provide strong evidence for over-mortality of killer whales during the poaching period. It is known that poachers use explosives and fire weapons to repel the killer whales as it was reported by witnesses. It is likely that such such practices have killed several individuals depredating illegal Patagonian toothfish longlines. Such events have already been documented elsewhere. In Alaska, fishermen are believed to have shot killer whales interacting with the longlines during the eighties (Dahlheim, 1988). The abundance decline of 60% of killer whales observed from Possession Is. between 1988 and 2000 (Poncelet et al., 2009), supports these results. The dispersal of individuals (permanent emigration) as a hypothesis to explain such declines of both abundance and apparent survival is unlikely given the social cohesion of pods (Guinet, 1991). The killer whale pods did not leave the area and photo-identification data revealed that individuals were removed from different pods.

The effect of poaching was only detected between 1996 and 2000 but not between 1996 and 2002. Although poaching lasted until 2002, figure 2 shows that the number of illegal longliners sighted within the Crozet EEZ greatly decreased from 42 vessels in 1996 to 8 in 2000, and it remained low in the following years. This could explain why the 1996-2000 period was the most significant one when compared to different periods of poaching.

The reinforcement of measures for fish resource conservation since 2000 with an increase of the number of Navy vessels patrolling within the EEZ and fishery observers onboard all legal longliners could explain the decline and the end of poaching in the following years.

Effect of poaching on survival included in a general trend.

In addition of the effect of poaching, apparent survival analyses showed a significant effect of a general decreasing trend that began before 1996. Indeed, the apparent survival estimates vary from approximately 0.94 in 1977 to 0.91 in 2007 (Figure 5). When we compare these estimates with the ones obtained by Olesiuk et al. (1990) on a stable killer whale population, which is the “resident” population of British Columbia (0.961 for mature males, 0.989 for mature females over the 1973-1987 period), the apparent survival of the individuals mostly encountered from Possession Is. was remarkably low, both sex having similar rates of survival and undergoing a similar decline. As stated previously, the social cohesion of Possession killer whale groups makes it highly unlikely that the dispersion hypothesis is an explanation for such a decline, which again supports the high mortality hypothesis. This suggests that other factors might be involved in this decline. The scarcity of their prey can be considered as one of them. The elephant seal population in the Crozet Islands has greatly declined from 1970 to 1997 (Guinet et al., 1999) as well as large whale populations in the southern Indian Ocean caused by whaling activities until 1979 (Gambell, 1999). The low numbers of these two types of prey, which are important part of the Crozet killer whales diet (Guinet, 1991) may have impacted their survival rate.

Response to the end of poaching.

The apparent general survival decline is greater during this “post-poaching” period than during the “pre-poaching” one (Figure 5), which suggests that poaching could have worsened this decline, due to other possible factors previously mentioned. These results have to be handled with caution, as CMR methods give poorly reliable estimates on the occasions of a last capture during a study period (Lebreton et al., 1992) and demographic parameters estimates over the last years could be biased. In addition, confidence intervals overlap

between estimates which indicate high uncertainty of the results. However, this decline of apparent survival is supported by the remaining low fecundity rate that was observed for the Possession Is. killer whales since the late eighties (Guinet, 1991; Guinet, pers. comm.). This rate was estimated at 0.017 neonate per killer whale over one year old per annum for the 1998-2000 period (Poncelet, 2003). This suggests a low recruitment rate of juveniles which could have an aging effect on the population and could increase mortality. The removal of many individuals from different pods may have altered the social structure of the population, which was known to be highly stable before poaching (Guinet, 1991). Because social structure greatly influences killer whale reproduction (Bigg *et al.*, 1990; Barret-Lennard, 2000) the latter may have been indirectly impacted by high mortality caused by poaching. As a consequence, by lowering reproduction and therefore fecundity, poaching may have worsened the survival decline of the Crozet islands killer whales which has reached critically low concentrations in 2007 (N=69, 95% CI 59-78; Tixier, 2008).

Conclusion

This study showed a significant impact of Patagonian toothfish poachers from 1996 to 2000 on the apparent survival of the killer whales encountered from Possession Is.. This effect accentuated the general declining trend of this population that began before 1996 and that has worsened after 2000. This suggests that other factors such as prey scarcity, may also be involved in a decline that is likely to be caused by high-mortality of individuals. The multiple removals of individuals from different pods interacting with poachers may have greatly impacted reproduction which could explain the low fecundity rate of the Possession Is. killer whales. These results, along with low abundance estimations, raise a major concern about the

future of the Crozet Islands killer whales. However, the lack of photo-identification effort from longliners during the poaching period forced us to focus our analyses on a part of the population only, i.e. the Possession Is. killer whales, which sporadically interact with fisheries. The other part of this population, which is known to regularly interact with longliners, needs further investigation. The reinforcement of photo-identification aboard longliners during the incoming years will provide a more reliable dataset to assess their demography. Specifically, by comparing parameters such as apparent survival and fecundity between pods that interact with fisheries at different levels, it will be possible to assess the demographic consequences of depredation in the absence of illegal longliners.

Acknowledgements

We wish to thank all photographers that have participated to the photo-identification database, whether they were Possession Is. field workers or fishery controllers aboard longliners : Aubert Jean-Luc.; Barrett-Lennard Lance; Beilloeil; Belbeyc'h Bruno; Berthet Philippe; Bertrand Geoffrey; Blanchard Pierrick; Boiteau Christophe; Bonnet Joël; Bost Charles-André; Burle Marie-Hélène; Carcaillet Christopher; Cardot Gilles; Chevrier Claude; De Stephanis Renaud; Desmaret Rolland; Despin Bernard; Dondelinger Caroline; Doremus Ghislain; Dufrene Rémy; Fernandez Eric; Fournier Jean-Charles; Gasco Nicolas; Gauthier-Clerc Michel; Gouedard Yvon; Guinet Christophe; Handrich Yves; Hanuise Nicolas; Hoarau Eric; Languenou Roger; Le Corre Yann; Legrand Jérôme; Lemarchan Christian; Lequette Benoît; Leridon Jean; Leroux Eric; Lescaroux Jean-Michel; Maison Jérôme; Mangin Stéphane; Manileve Patrick; Marechal Pierre; Mellee Jean-Luc; Mouries Jacques; Noorkhan Alain; Noyan Patrick; Paulin Rémy; Pawlowski Frédéric; Perrot Yohann; Peter Jean; Ridoux Vincent; Ringot Frédéric; Schwebel Luc; Sorin Dominique; Stenberger Ludovic; Verland Henri; Vermande Hugues; Villemin Catherine; Weimerskirch Henri.

We are grateful to the Museum National d'Histoire Naturelle of Paris, and especially Patrice Pruvost for providing some of the data.

This work was conducted as part of the program 109 of the Institut Paul Emile Victor. Support was provided by the Terres Australes et Antarctiques Françaises and the Reunion Island Fishery Companies.

Specials thanks are due to Eric Poncelet and Cécile Roche for their previous work on the Crozet Islands killer whales.

References

- Asford, J.R., Rubilar, P.S., Martin A.R., 1996. Interactions between cetaceans and longline fishing operations around South Georgia. *Marine Mammal Science* 12(3) : 452-457
- Barrett-Lennard, L.G., 2000. *Population structure and mating patterns of killer whales as revealed by DNA analysis*. PhD thesis, University of British Columbia.
- Bejder, L., Fletcher, D. Bräger S., 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour* 56:719-725.
- Bigg, M.A., Olesiuk, P.F., Ellis, G.M., Ford, J.K.B., Balcomb, K.C., 1990. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Report of the International Whaling Commission*, Special Issue 12: 383-405.
- Bigg, M.A. 1982. An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. *Report of the International Whaling Commission*, Special Issue 32: 655-666.
- Burnham, K. P., Anderson D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach*. Springer, New York, NY.
- Cairns, S. J., Schwager J., 1987. A Comparison of association indices. *Animal Behaviour* 35:1454-1469.
- 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.
- Chao, A., Lee, S.-M., Jeng S.-L., 1992. Estimating population size for capture-recapture data when capture probabilities vary by time and individual animal. *Biometrics*, 48 : 201-216.
- Choquet, R., Reboulet, A.-M., Pradel, R., Gimenez, O., Lebreton, J.-D., 2003. U-CARE version 2.0 user's guide. CEFE/CNRS, Montpellier.
- Cormack, R.M. 2001. Population size estimation and capture-recapture methods. In : Smelser, N.J. & Baltes, P.B. (Eds.) *International encyclopedia of the social and behavioral sciences*. Pp : 11809-11813.
- Dahlheim, M. E. 1988. Killer whale (*Orcinus orca*) depredation on logline catches of sable fish (*Anoploma fimbria*) in Alaskan waters. *Northwest and Alaska Fisheries Center Processed report*, 88-14.
- Dyb, J.-E. 2006. Fisheries depredation experience of the Norwegian longline fleet. *Depredation by killer and Sperm whales, Behavioural Insight, Behavioural Solutions*. Pender Island, BC, Canada, October 2-5.
- Fertl, D., Leatherwood, S., 1997. Cetacean interactions with trawls : a preliminary review. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science*, 22 : 219-248.
- Ford, J.K.B., Ellis, G.M., Barrett-Lennard, L.G., Morton, A.B., Palm, R.S., Balcomb, K.C., 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology*, 76(8) : 1456-1471.
- Gambell, R. 1999. The International Whaling Commission and the contemporate whaling debate. IN : Twiss, J.R. & Reeves, R.R. (Eds) *Marine mammal conservation and management*.. Smithsonian Institution Press, Washington and London. Pp : 179-198.
- Guinet, C. 1991. L'orque (*Orcinus orca*) autour de l'Archipel Crozet, comparaison avec d'autres localités. *Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie)*, 46 : 18-34.
- Guinet, C., Jouventin, P. 1992. La vie sociale des « baleines tueuses ». *La Recherche*, 220 : 508-510

- Guinet, C., Jouventin P., Weimerskirch H., 1999. Recent population change of the southern elephant seal at iles Crozet and iles Kerguelen. : the end of the decrease ? *Antarctic Science*, 11 (2) : 193-195.
- Hucke-Gaete, R., Moreno, C.A., Arata J., 2004. Operational interactions of sperm whales and killer whales with the Patagonian toothfish industrial fishery off southern Chile. *CCAMLR Science*, 11 : 127-140.
- Hurvich, C.M., Tsai C.-L., 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76:297-307
- Hutton, J.M., Leader-Williams, N., 2003. Sustainable use and incentive-driven conservation: realigning human and conservation interest. *Oryx* 37(2): 215-226.
- Keith, M., Bester, M.N., Barlett, P.A., Baker, D., 2001. Killer whales (*Orcinus orca*) at Marion Island, Southern Ocean. *African Zoology*. 36(2): 163-175.
- Kock, K.-H., Purves M.G., Duhamel G., 2006. Interactions between cetacean and fisheries in the Southern Ocean. *Polar Biology*, 29(5) : 379-388.
- Leatherwood, J.S., McDonald, D., Prematunga, W.P., Girton, P., McBreaty D., Ilangakoon A., 1990. Records of the "blackfish" (killer, false killer, pilot, pigmy killer, and melon-headed whales) in the Indian Ocean Sanctuary, 1772-1976. In S. Leatherwood and G.P. Donovan (eds), *Cetaceans and cetacean research in the Indian Ocean Sanctuary*, p. 33-65. United Nations Environment Programme, Marine Mammal Technical Publication No. 3, Nairobi, Kenya.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Colbert, J., Anderson, D.R., 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : an unified approach with case studies. *Ecological monographs*, 62 (1) : 67-118.
- 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 (3) : 664-685.
- Northridge, S. P., Hofman, R. J., 1999. Marine mammal interactions with fisheries. In: *Conservation and Management of Marine Mammals*. (Eds J. R. Twiss and R. R. Reeves.) pp. 99–119. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Olesiuk, P.F., Bigg, M.A., Ellis G.M., 1990. Life history and population dynamics of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Reports of the International Whaling Commission*, Special Issue 12 : 209-243.
- Otis, D.L., Burnham, K.P., White, G.C., Anderson, D.R., 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62 : 1-135.
- Pitman, R.L., Ensor, P., 2003. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters. *Journal of Cetacean Research Management*. 5(2) : 131-139.
- Pollock, K.H., Nichols, J.D., Brownie, C., Hines J.E., 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, 107 : 1-97.
- Poncelet, E. 2003. Dynamique d'une population d'orques en declin de l'archipel Crozet, Océan Indien : une approche modélisatrice. Mémoire de Master, Université de Lyon, France.
- Poncelet, E., Barbraud, C., Guinet, C., 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*, In Press.
- 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 Science*, 11 : 111-126.

Reeves, R.R., Hofman, R.J., Silber, G.K., Wilkinson, D., 1996. Acoustic deterrence of harmful marine mammal-fishery interactions : proceedings of a workshop held in Seattle, Washington, 20-22 March 1996. *NOAA Tech. Memo. NMFS-OPR-10*. 70pp.

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 déprédation levels. *CCAMLR Science* , 14 : 67-82.

Saulitis, E., Matkin, C., Barret-Lennard, L., Heise, K., Ellis, G.M.. 2000. Foraging strategies of sympatric killer whale (*Orcinus orca*) populations in Prince William Sound, Alaska. *Marine Mammal Science*, 16 (1) : 94-109

Thode, A., Straley, J., Tiemann, J., Kendall, F., O'Connell, V., Behken, L., 2006. Observation of potential acoustic cues that attract sperm whales to longlines activities in the Gulf of Alaska. *Fisheries Depredation by Killer and Sperm whales, Behavioural Insight, Behavioural solutions*. Pender Island, BC, Canada, October 2-5.

Voisin, J.-F. 1976. On the behaviour of the killer whale (*Orcinus orca*). *Norwegian Journal of Zoology*, 24 : 69-71.

Whitehead, H., Gowans, S., Faucher, A., McCarrey, S., 1997. Population of northern bottlenose whales in the Gully, Nova Scotia. *Marine Mammal Science*. 13(2) :173-1

Table 1. Selection of candidate CJS models for apparent survival and recapture probabilities of killer whales that were mostly observed from Possession Is. between 1977 and 2011. $\Delta AICc$ is the AIC difference with the most parsimonious mode. The number of parameters and the model deviance are also presented.

Model	AICc	Δ AICc	Nb Parameters	Deviance
$\Phi(.) P(t)$	1341.86	0.00	35	944.25
$\Phi(g) P(t)$	1343.97	2.11	36	944.14
$\Phi(.) P(g^*t)$	1351.79	9.93	69	875.04
$\Phi(g) P(g^*t)$	1353.26	11.40	70	874.05
$\Phi(t) P(t)$	1375.56	33.70	68	901.25
$\Phi(t) P(g^*t)$	1396.01	54.15	102	834.13
$\Phi(g^*t) P(t)$	1414.31	72.45	102	852.42
$\Phi(g^*t) P(g^*t)$	1447.87	106.01	136	788.23
$\Phi(g^*t \text{ quad}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1670.76	328.90	9	1328.57
$\Phi(g. \text{ ni quad/ } i \text{ nb.vessel quad}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1672.29	330.43	10	1328.04
$\Phi(g^*t \text{ lin}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1677.38	335.51	7	1339.28
$\Phi(g. \text{ ni quad/ } i \text{ nb.vessel lin}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1677.47	335.60	9	1335.27
$\Phi(g+t \text{ quad}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1677.51	335.64	7	1339.41
$\Phi(g+t \text{ lin}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1681.79	339.93	6	1345.73
$\Phi(g^*t \text{ ni quad/ nb vessel}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1685.59	343.72	8	1345.44
$\Phi(g. \text{ ni cst/ } i \text{ nb.vessel lin}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1689.80	347.94	7	1351.71
$\Phi(.) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1695.24	353.38	4	1363.25
$\Phi(g) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1696.83	354.96	5	1362.80
$\Phi(g^*t \text{ ni quad/ } i \text{ tPs}) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1697.71	355.85	41	1286.71
$\Phi(g+\text{nb.vessel } i) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1697.86	356.00	6	1361.80
$\Phi(g + \text{ni} + \text{nb.vessel } i) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1698.77	356.91	6	1362.71
$\Phi(t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1710.17	368.31	37	1308.12
$\Phi(g+t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1712.23	370.37	38	1307.95
$\Phi(.) P(\text{teffort})$	1712.57	370.71	3	1382.60
$\Phi(g) P(\text{teffort})$	1714.48	372.62	4	1382.49
$\Phi(t) P(\text{teffort})$	1727.92	386.06	36	1328.09
$\Phi(g+t) P(\text{teffort})$	1730.23	388.37	37	1328.18
$\Phi(g^*t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1747.20	405.34	71	1265.54
$\Phi(g^*t) P(\text{teffort})$	1760.51	418.65	70	1281.30
$\Phi(t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1789.02	447.16	37	1386.97
$\Phi(g+t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1790.03	448.17	38	1385.75
$\Phi(g^*t \text{ ni } * \text{nb.vessel } i) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1805.96	464.10	71	1324.29
$\Phi(g^*t) P(g^*teffort \text{ ni } i)$	1826.05	484.19	71	1344.38
$\Phi(.) P(.)$	2048.45	706.59	2	1720.49
$\Phi(.) P(g)$	2049.41	707.55	3	1719.44
$\Phi(g) P(.)$	2049.98	708.12	3	1720.01
$\Phi(g) P(g)$	2050.75	708.89	4	1718.76
$\Phi(t) P(.)$	2071.28	729.41	35	1673.66
$\Phi(t) P(g)$	2072.50	730.64	36	1672.67
$\Phi(g^*t) P(.)$	2108.54	766.68	69	1631.78
$\Phi(g^*t) P(g)$	2110.61	768.75	70	1631.40

Figure 1. Killer whale sightings around the Crozet Islands. Circles represent sightings from the Possession Is. coastline (from 1964 to 2007), triangles represent sightings from Patagonian toothfish longliners (from 2003 to 2007).

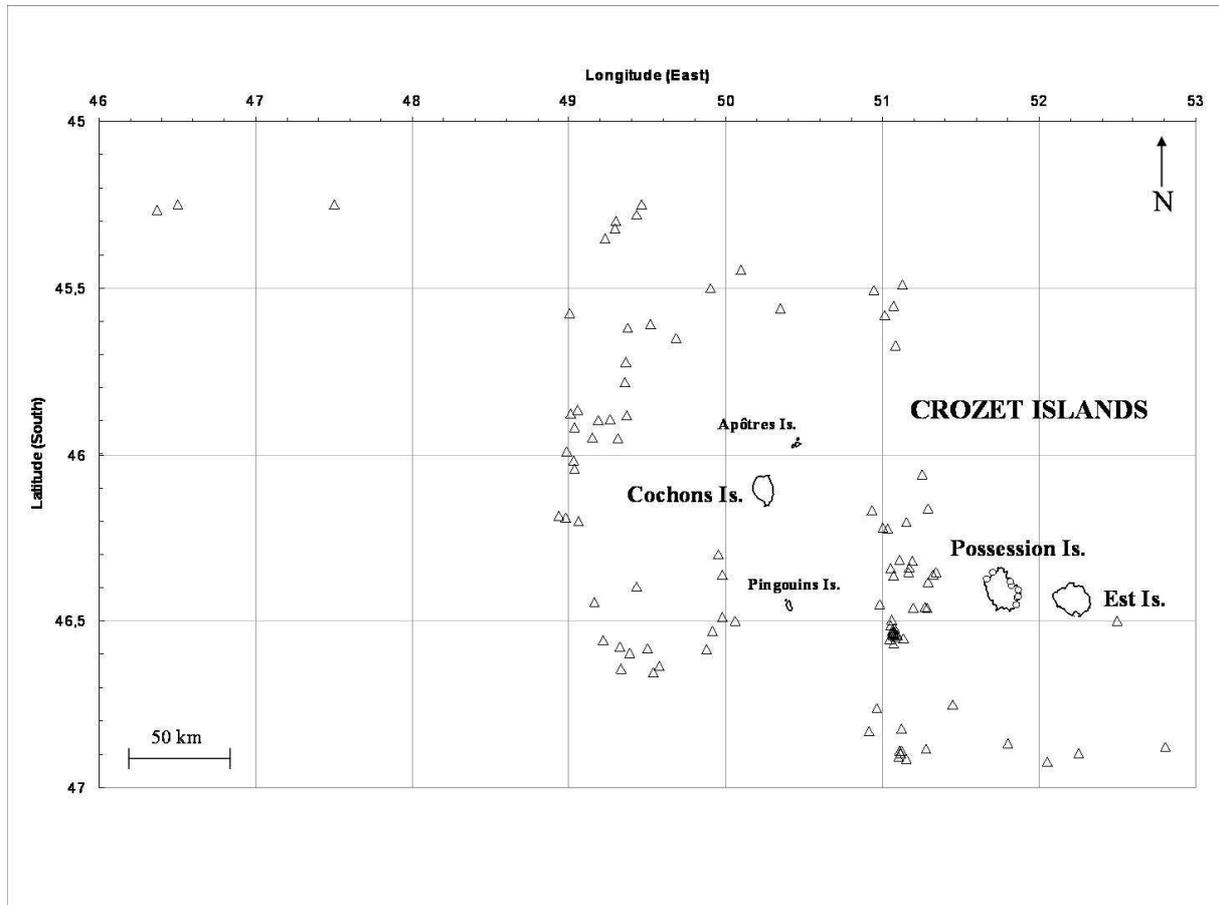


Figure 3. Example of Q2 quality photographs representing three levels of distinctiveness: a) not distinctive (adult female), b) slightly distinctive (adult male), and c) very distinctive (adult female).

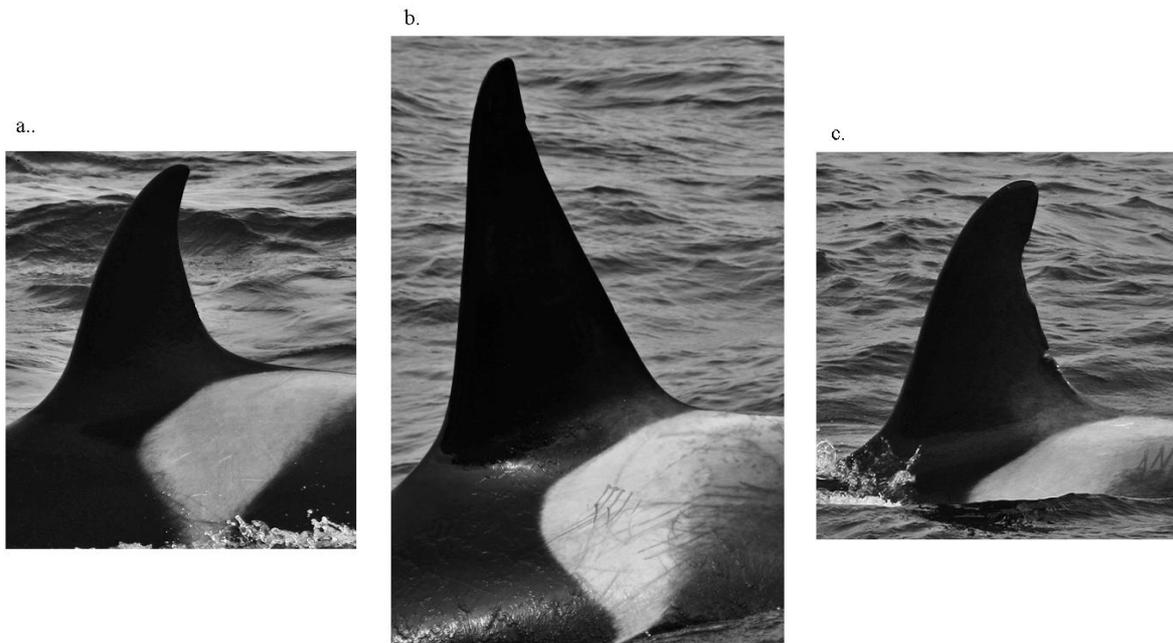


Figure 4. Annual photographic effort and cumulative number of identified individuals (“discovery curve”)

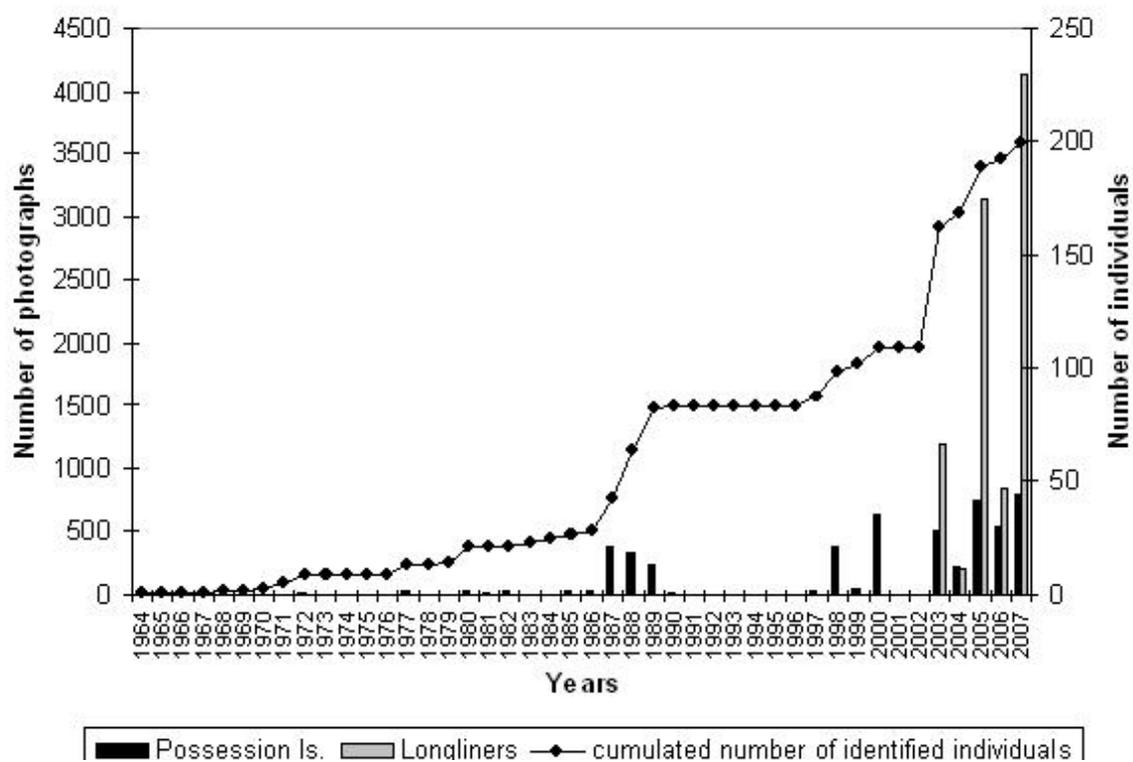
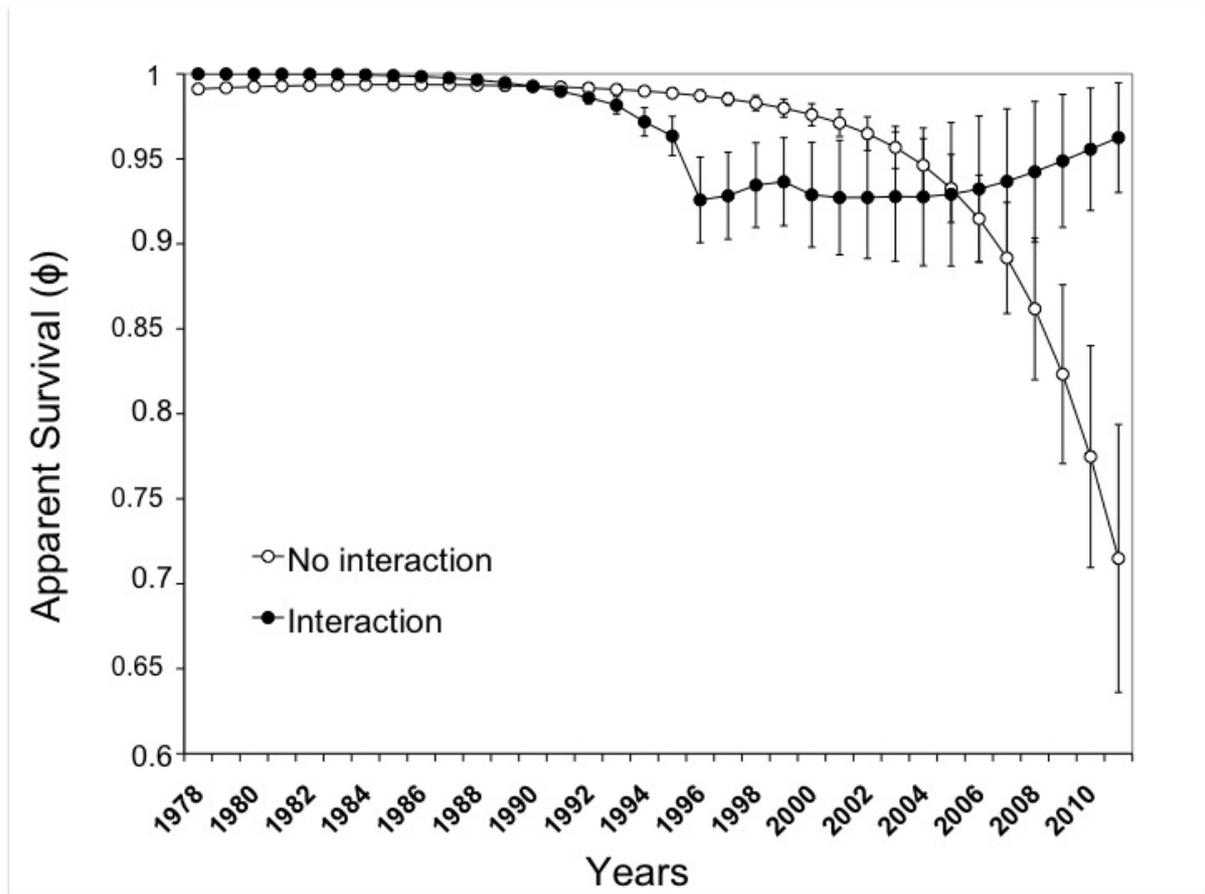


Figure 5. Evolution of apparent survival of distinctive mature killer whales of the Crozet islands whether they interact with fisheries or not. The estimates were obtained from a weighted model averaging procedure over the most adequate fitted models. The error bars represent the 95% confidence intervals.



ABSTRACT

C'est dans le contexte délicat du milieu marin, marqué par l'écroulement des stocks halieutiques et la conservation urgente des espèces de prédateurs marins, que s'inscrit cette étude sur la déprédation (i.e. prélèvement des poissons capturés) par les orques et les cachalots sur la pêche à la palangre dans la ZEE de l'Archipel de Crozet.

Le premier objectif a été d'évaluer les conséquences socio-économiques du phénomène. Entre 2003 et 2010 les orques ont interagi avec un total de 43,3% des palangres relevées et les cachalots avec 57,5%, les deux espèces étant présentes simultanément sur 27,8% des palangres (n = 5 438). Les orques, seules ou associées aux cachalots ont été estimées prélever 926 ± 76 tonnes de légines sur l'ensemble de la période, représentant un taux de déprédation de 17,7%.

Trois facteurs opérationnels ont été identifiés comme faisant varier la déprédation par les orques : i) utilisation de palangres courtes (<5 000 m) en absence d'orques, ii) déplacement du navire sur des distances supérieures à 75 km pour quitter une zone confrontée à la déprédation et changer de zone, iii) utilisation de vitesse de remontée des hameçons à bord supérieures à 50 ham.min⁻¹.

Le deuxième objectif de cette étude a été d'évaluer les conséquences démographiques de la déprédation sur la population d'orques de Crozet. Le suivi à long terme des individus a permis de mettre en évidence des réponses différentielles des unités sociales en fonction de leur degré d'interaction avec les pêcheries. En effet, les années 1990 sont d'abord marquées par une sur-mortalité des orques interagissant à des hauts niveaux avec les pêcheries, confirmant l'effet de réponses de type létales de la part des navires braconniers sur les individus. Cette tendance s'inverse à partir de 2003 avec une survie et une reproduction supérieure dans les unités à fort taux d'interaction, suggérant un effet bénéfique de la déprédation.

Avec l'augmentation des cas de déprédation dans le monde, la portée de cette étude est globale, d'une part par ses résultats positifs issus d'une collaboration entre pêcheurs, gestionnaires et scientifiques, et d'autre part par la précision des priorités de conservation impliquées.

Over the last 50 years, fisheries have undergone a major decline worldwide. With an increased competition for resource, depredation (i.e. removal of catches on fishing gear) has recently become a major case of conflict between humans and marine predators. In this study I focused on the depredation on Patagonian toothfish fisheries by killer and sperm whales in the Crozet EEZ. The first part of the study aimed at assessing the socio-economic consequences of this issue. Killer and sperm whales have interacted with 43.3% and 57.5% of longlines (n = 5 438) respectively from 2003 to 2010. Killer whales, alone or co-occurring with sperm whales were responsible for an estimated loss of 926 ± 76 tons of toothfish over that period, which represents 17.7% of the total catch.

Three operational factors were identified as influencing significantly depredation levels: i) the use of short longlines (<5000m) in absence of killer whales, ii) the displacement of vessels on distances >75 km to leave the whales behind and iii) the use of longline hauling speed > 50 ham.min⁻¹.

The second aim of the study was to investigate the consequences of depredation on the Crozet killer whale population. The long term monitoring of individuals showed divergent demographic trajectories related to the depredation level of matriline. During the 1990s, matrilines interacting with fisheries have undergone a high mortality due to lethal interactions with illegal fishing vessels using explosives to repel the whales. Since 2003 and the end of illegal fisheries, matrilines interacting the most with fisheries have now clear demographic advantages with better survival and reproduction than other matrilines, suggesting the benefits of depredation.

As depredation is a growing issue in the world, this study has great implications, on one hand because it involves a productive collaboration between fishermen, government and researchers, and on the other hand because it provides accurate insights on conservation priorities of such an issue.

KEYWORDS : DEPRÉDATION, KILLER WHALE, MITIGATION, SOCIAL ORGANIZATION, DEMOGRAPHY, FEEDING ECOLOGY, CONSERVATION

ENCADREMENTS

Co-encadrement de 3 stages de M1: Marie Laure Schneider, Anne-Sophie Lafuite & Kim Jaloustre. Photo-identification des cachalots de Kerguelen et Crozet et analyses démographiques préliminaires. 2009-2010

Co-encadrement de 2 stages de M1 : Laurène Trudelle et Jade Vaquié-Garcia. Photo-identification des cachalots de Kerguelen et Crozet, analyses démographiques et distribution spatiale. 2010

VULGARISATION

« **Les rencontres de la biodiversité** » au **Zoodysée de Villiers-en-Bois** : Animation d'un stand scientifique et pédagogique sur les prédateurs marins supérieurs. 2010

Intervention dans le lycée de Melle : Intérêt de la recherche en écologie. Exemple d'études : Stratégies de recherche alimentaire chez les otaries à fourrures Antarctiques. 2009

Conférence grand public à l'Aquarium de La Rochelle pour l'Ecole de la Mer, 2010

Articles de presse grand public et spécialisée : l'Hebdo du Poitou Charentes (2009), ça m'intéresse (2009), Terre Sauvage (2009-2010).

Intervention grand public au palais de la découverte (Géode) à Paris dans le cadre de l'exposition « Incroyables cétacés », 2009.

