



Influence d'une source prévisible de nourriture anthropogénique sur l'écologie spatiale, la dynamique populationnelle et la conservation d'un prédateur marin

Tangi Le Bot

► To cite this version:

Tangi Le Bot. Influence d'une source prévisible de nourriture anthropogénique sur l'écologie spatiale, la dynamique populationnelle et la conservation d'un prédateur marin. Biodiversité et Ecologie. Université Montpellier, 2018. Français. NNT : 2018MONTG075 . tel-02063432

HAL Id: tel-02063432

<https://theses.hal.science/tel-02063432>

Submitted on 11 Mar 2019

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

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

**THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER**

En biologie des populations et écologie

École doctorale GAIA

Unité de recherche CEFE - UMR 5175

**Influence d'une source prévisible de nourriture
anthropogénique sur l'écologie spatiale, la dynamique
populationnelle et la conservation d'un prédateur marin**

Présentée par Tangi LE BOT

Le 26 novembre 2018

Sous la direction de David GREMILLET

Devant le jury composé de :

Vincent RIDOUX , Professeur, PELAGIS, La Rochelle	Rapporteur
Pierre-Yves HENRY , Maître de Conférences, Directeur CRBPO, MNHN, Paris	Rapporteur
Yunne-Jai Shin , DR IRD, MARBEC, Montpellier	Examinateur - Président
Amélie LESCROEL , PHD, Point Blue Conservation Institute, Petaluma	Membre invité
Pascal PROVOST , Conservateur, RNN des Sept-Îles, LPO, Pleumeur Bodou	Membre invité
David GREMILLET , DR CNRS, CEFE, Montpellier	Directeur de Thèse



**UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER**

*Aux maquereaux qu'on aime tant voir scintiller dans notre sillage -
Ils n'ont rien demandé mais sont caudale et pectorales liés à cette affaire.*

Remerciements

Entre la crainte de faire trop long et celle d'oublier quelqu'un, remercier les personnes ayant contribué à un projet de trois ans représente une tâche difficile. D'ailleurs ces quelques mots ne servent pas à grand-chose si ce n'est à retarder le moment de s'y mettre.

Voilà donc mes remerciements :

En premier lieu, cette thèse n'aurait pas eu lieu sans le soutien financier, logistique et administratif des organismes et institutions suivantes :

- Labex CEMEB
- CNRS
- Université de Montpellier
- Réserve Naturelle des Sept-Îles
- Ligue pour la Protection des Oiseaux
- BirdLife International
- Fondation MAVA
- Programme Interreg FAME

Je souhaiterais ensuite remercier sincèrement les personnes qui ont accepté d'examiner ce travail :

- Vincent Ridoux, Professeur à l'Université de La Rochelle, à qui j'ai adressé la première demande de stage de mon cursus universitaire.
- Pierre-Yves Henry, Maître de Conférence au MNHN, qui me faisait passer l'examen d'expérimentation animale deux semaines avant de déposer ce manuscrit
- Yunne-Jai Shin, Directrice de recherche à l'IRD, qui représente les halieutes dans ce jury.

Ma plus immense reconnaissance va à mes encadrants de thèses.

Ils m'ont permis de grandir tout au long de ces trois ans de thèse, en me donnant la liberté de voler de mes propres ailes et en me ramenant à terre avec un bon coup de pied aux fesses quand cette liberté devenait un peu trop prégnante.

David, merci infiniment pour ta patience, tes relectures (les plus réactives de tout l'Ouest), et toutes les discussions que nous avons pu avoir au cours de ces trois années.

Amélie, mille mercis pour ta confiance et ton soutien. Merci aussi d'avoir ouvert cette librairie, d'abord parce que tout le monde n'a pas la chance d'être encadré par une librairie et ça c'est la classe, et surtout parce que ton « Arbre sans fin » ouvre un chemin qui me donne confiance en l'avenir.

Un merci magistral à Pascal Provost. Si un jour je dois m'ancker quelque part et me battre pour un territoire, j'espère le faire avec autant de talent. Pascal, merci également pour ton accueil, les discussions et ton énergie inspirante. Merci à ta petite famille pour ces quelques repas et ce fameux canapé-lit.

Merci beaucoup à Clara Périon et Jérôme Fort, pour toutes les collaborations et tous les conseils. Vous avez fortement contribué à l'ensemble de ce travail et je vous en remercie. J'espère que de notre amitié pourront naître de nouvelles collaborations.

Grand merci à Olivier Gimenez. Une parole juste, un clin d'œil ou un sourire, c'est tellement un plaisir de travailler avec toi.

Merci aussi à l'équipe de la Plateforme PLT du CFE. Raphaëlle, Bruno et Nicolas merci beaucoup pour vos conseils et votre amabilité.

Mille mercis à Françoise Amélineau, ma première encadrante de stage. On peut dire que tu m'as mis le pied à l'étrier et je t'en serais reconnaissant pour toujours. Merci de m'avoir amené au Groenland et d'être venu braver les tiques sur Rouzic.

Merci également à Sam Perret. Après une première nuit parasitée sur Rouzic, ton habileté sur le terrain nous a bien aidés. Merci pour ta bonne humeur.

Un très très gros merci enfin à toute l'équipe de la Réserve et de la Station, Gilles, Armel, Youyou, Julie, Franck, Sophie et tous les autres. Merci pour les quelques bières, merci pour les accueils et surtout merci pour la manipe sherpa !

Pour terminer, je voudrais remercier du fond du cœur mes copains, mes grands-mères, mes oncles et tantes, mes cousins, mes colocataires, mes frères, ma sœur, mes parents et ma bonne amie (elle est si cocotte)... Plutôt que de vous nommer tous ici, nous partagerons une bière ou un câlin quelque soit le moment et l'endroit de nos retrouvailles.

Trugarez bras, a ben ar fin, da va daou zad-kozh, Jean Le Bris ha Claude Le Bot. Pegen plijet vijen bet kinig al labour ze dirasoc'h.

Résumé

Les oiseaux marins sont des espèces emblématiques. Passeuses de frontières, de la mer à la terre, de l'air à l'eau, des pays du nord au pays du sud, elles créent un lien entre les différents sociaux- écosystèmes marins de notre planète. Du fait de leur ubiquité, elles sont exposées à de nombreuses menaces autour du monde. Parmi elles, les interactions avec les pêcheries représentent la part de risque la plus importante pour ces espèces lorsqu'elles sont en mer. Leur statut de conservation en est affecté, et des actions prioritaires visant à réduire ces impacts doivent être mis en place. Ces espèces bénéficient de l'intérêt, voir de la sympathie des populations et le grand public est sensible au sort de leurs populations. Mettre en place des stratégies et des outils permettant la conservation des populations d'oiseaux marins répond donc à une demande sociétale urgente.

Le fou de Bassan (*Morus bassanus*) est une espèce emblématique de la conservation des oiseaux marins en France métropolitaine. Au sein de la Réserve Naturelle Nationale de l'archipel des Sept-Îles, la seule colonie de reproduction Française de cette espèce bénéficie d'un statut de protection fort. Malgré cela, au cours de la dernière décennie, notre étude a mis en évidence une inversion de la dynamique de la population et une baisse du succès reproducteur. La mise en place d'un suivi bio-télémétrique nous a alors permis de chercher à comprendre et expliquer ces changements. Nous avons notamment mis en évidence, que durant la saison de reproduction, les fous des Sept-Îles souffraient de la diminution de leurs proies naturelles et se rabattaient alors sur des rejets de pêche. La consommation de ces subsides anthropiques affecte les efforts de recherche alimentaire, la condition des individus et finalement leur reproduction. De plus, nous avons montré que durant la période interuptiale, ils étaient exposés à de forts risques de captures accidentnelles et à une diminution globale de leurs proies préférentielles, affectant les taux de retours à la colonie et expliquant potentiellement la baisse observée de la taille de la population.

Ces travaux nous amènent à conclure que la bonne conservation des fous des Sept-Îles, comme celle de toute la mégafaune marine, ne pourra se faire qu'en adoptant une approche écosystémique des pêches. Particulièrement, le partage de certaines ressources entre prédateurs supérieurs et pêcheries devra être pris en compte dans la gestion des stocks, la diminution des rejets de pêche devra être favorisée et des aires marines protégées pélagiques excluant les activités de pêche, dessinées à partir des zones d'intérêt pour les oiseaux marins, devront être mise en place.

Abstract

Seabirds are flagship species, boundary objects linking air and water, oceans and continents, Northern and Southern countries, binding a great variety of socio-ecosystems across the planet. Due to their ubiquity, they are exposed to numerous global threats. Among them, interactions with fisheries might be the main risk for seabirds at sea. The conservation status of seabirds is thereby affected, and priority actions due to reduce these impacts have to be established. Indeed, seabirds catch the attention of all stakeholders and of the general public, who are sensitive to the fate of their populations. Implementing tools and strategies allowing seabird conservation is therefore an urgent societal request. The Northern gannet (*Morus bassanus*) is emblematic of seabird conservation in metropolitan France, with a single breeding colony under strict protection within the Réserve Naturelle Nationale de l'archipel des Sept-Îles. Despite all conservation efforts, colony size and breeding success have been declining in recent years. A decadal biotelemetry study allowed us to test hypotheses linked to this decline. Notably, we showed that, during the breeding season, gannets shifted from feeding on natural prey, to taking fisheries waste. The consumption of these anthropogenic subsidies affects foraging effort, adult body condition and reproductive output. Further, we showed that, during the inter-breeding period, gannets were exposed to enhanced bycatch risk and competition with fisheries for small pelagic fish. This had a strong impact on adult inter-annual return rates to the colony, potentially explaining the recent decline of the Sept-Îles gannetry. Overall, we conclude that an integrated conservation plan for Northern gannets, as well as for the marine megafauna in general, is only possible through ecosystem-based fisheries management. Specifically, the joint use of fish stocks by marine predators and fisheries should be taken into account by management schemes, at-sea dumping of fishery wastes should be reduced, and marine protected areas including true no-take zones should be designed, also by taking into account the spatial ecology of the marine megafauna such as seabirds.

Table des matières

Avant-propos.....	0
Introduction.....	2
Les oiseaux marins, oiseaux et marins	2
Les oiseaux marins et la pêche minotière.....	3
Les oiseaux marins et les rejets.....	4
Les oiseaux marins et les captures accidentnelles.....	5
Les oiseaux marins et l'approche écosystémique des pêches.....	6
Objectif de l'étude.....	7
Synthèse des matériels et méthodes.....	10
Le fou de Bassan.....	10
L'archipel des Sept-Îles et la population de fous de Bassan de Rouzic.....	11
Les habitats en mer des fous de Bassan de Rouzic	12
Détails du suivi bio-télémétrique des fous de Bassan de Rouzic	14
Objectifs et hypothèses.....	18
Synthèse des résultats.....	20
Suivi de la population de fous de Bassan de Rouzic	20
Evaluation de la dépendance aux rejets de pêche.....	22
Le comportement d'interaction avec les navires de pêche pour la consommation de rejets	27
Exposition des fous à la compétition et aux captures accidentnelles pendant la période inter-nuptiale.....	30
Discussion générale.....	36
Implications des résultats pour la conservation des fous de Bassan des Sept-Îles.	36
Signaux de l'environnement des fous de Rouzic et limites de notre étude	37
Approche écosystémique des pêches et conservation des oiseaux marins	40
La leçon des fous de Bassan : conclusion personnelle.....	43
Bibliographie	46
Annexe I : A toolkit to study seabird-fisheries interactions.....	58
Annexe II : No excuse to delay the discard reform – signals from seabirds	88
Annexe III : Approche méthodologique de l'étude du comportement d'interaction des fous de Bassan avec les pêcheries	112
Annexe IV : Wintering site fidelity and Northern gannet population decline	126

Avant-propos

A chaque retour de mission – deux semaines parmi 20 000 fous de Bassan sur l’île de Rouzic au large de Perros-Guirec dans les Côtes d’Armor – il s’est toujours trouvé quelqu’un pour me demander comment allaient les fous. Question à laquelle je répondais, à chaque reprise, par de multiples variantes de l’expression « pas au top », et qui amenait toujours la seconde question : « Tu sais pourquoi ? ». Il me semble que c’est le cœur du métier de chercheur de comprendre pourquoi, alors, venant d’un jeune chercheur, un « je ne sais pas » ou un « y’a plein de raisons » tenait de la faute professionnelle. Comprendre prend du temps et c’est sur ce point que je m’en sortais : « je pourrais te répondre à la fin de ma thèse...». Nous y voilà...

Introduction

*Ne dis pas : le bonheur est sur cette demeure.
Le bonheur, c'est l'oiseau, fils des mers et du vent ;
Il plane ici, puis là, parfois se pose une heure ;
Mais il niche en des lieux inconnus des vivants.*

Le Goéland, Vte E. de La Barre de Nanteuil, Effluves et cendre. 1913

Les oiseaux marins, oiseaux et marins

Les oiseaux marins sont par essence des passeurs de frontières (Lescroël *et al.*, 2016). Comme leurs congénères terrestres, ils établissent leur nid sur la terre ferme ; souvent sur des falaises ou des îles isolées, mais sur terre. Par contre, et c'est ce qui fait leur identité, ils se nourrissent en mer ; à proximité des côtes comme pour les goélands ou les sternes, plus au large pour les Fous, les macareux et les guillemots, en haute mer pour les albatros et les puffins. De récentes avancées technologiques ont permis de diminuer suffisamment la taille des GPS pour qu'ils puissent être portés par un oiseau. On a ainsi montré qu'un Albatros hurleur (*Diomedea exulans*), le plus grand des oiseaux, parcourait 256 km en moyenne depuis son nid pour aller chercher la nourriture nécessaire à son poussin (Weimerskirch *et al.*, 1993). Mais c'est durant l'hiver que ces oiseaux gagnent leurs galons de marins au long cours. La Sterne arctique (*Sterna paradisea*, 100g) par exemple niche dans l'atlantique nord et hiverne dans l'océan austral. Elle traverse ainsi deux fois l'océan atlantique dans l'axe nord-sud durant la saison inter nuptiale (Egevang *et al.*, 2010). Le puffin fuligineux (*Puffinus griseus*) quant à lui, vole en moyenne 910 km par jour pour effectuer les 64 000 km de son périple hivernal (Shaffer *et al.*, 2006).

Les contraintes du milieu marin ont fait émerger chez ces oiseaux des évolutions morphologiques, physiologiques et comportementales remarquables. Particulièrement, leur adaptation à détecter et chasser leurs proies dans un milieu désert en surface en font des prédateurs efficaces (ref : le livre de Tony Gaston 'seabirds a natural history'). En effet, trouver des proies sous la vaste étendue de la surface pour des prédateurs aériens, représente un premier défi. Les procellariiformes (Albatros, fulmar, océanites, puffins et pétrels) ont un système olfactif développé qui leur permet de détecter à distance les zones de forte productivité, et donc indirectement de concentration de proies (Nevitt, 2000; Nevitt *et al.*, 2008). D'autres sont capables de suivre des formations océanographiques à fine échelle (tourbillons) auxquelles sont associées leurs proies (Hunt, 1999) ou les zones de fronts associés aux changements de bathymétrie (comme les mergules nains (*Alle alle*), Amélineau *et al.*, 2016). Ensuite les oiseaux marins développent diverses stratégies de captures de leurs proies. Les Fous à pieds rouges (*Sula sula*) parviennent à attraper des poissons volants en plein vol (Weimerskirch *et al.*, 2005), quand le guillemot de troïl poursuit

ses proies à plus de 50 m de fond (et jusqu'à 150 m, Hedd *et al.*, 2009). Parmi ses techniques, certaines peuvent être impressionnantes comme la méthode de chasse du Fou de Bassan. Celui-ci plonge en piqué depuis environ 30 m de haut, atteignant des vitesses pouvant approcher les 200 km.h⁻¹, pour attraper ses proies présentes jusqu'à 10m sous la surface (Garthe *et al.*, 2014).

C'est pour profiter de leur capacité à trouver leurs proies, même en pleine mer, que de tout temps les pêcheurs ont suivi les oiseaux marins (Crawford and Shelton, 1978). A l'image de Santiago, le vieil homme de Hemingway (1952) qui lorsqu'il '*vit une frégate avec ses longues ailes noires tournant en rond dans le ciel [...] commença de ramer lentement, mais fermement vers où se tournaît l'oiseau*', les pêcheurs utilisent comme indicateur de zones productives ces oiseaux visibles à longue distance. Ainsi, lorsqu'ils repèrent un banc de poissons pélagiques, les oiseaux marins s'agrègent au-dessus de celui-ci pour profiter de la concentration de proies. Ils forment alors un nuage facilement repérable et indiquent de manière très fiable la présence d'espèces cibles pour les pêcheurs. Aujourd'hui encore cette technique est utilisée par certaines unités de pêches modernes qui se servent de leurs radars pour repérer les zones de concentrations d'oiseaux marins (Assali, 2017).

Comme les pêcheries (Amoroso *et al.*, 2018; Kroodsma *et al.*, 2018a, 2018b) les oiseaux marins sont présents sur l'ensemble des côtes et océans du globe. Les rencontres entre ces animaux et les navires de pêche sont donc nombreuses et ne se résument pas à la seule utilisation par les pêcheurs des oiseaux marins comme indicateurs. Malheureusement, cette relation ancestrale prend souvent des formes moins bénignes pour les populations d'oiseaux autour du monde (Annexe I).

Les oiseaux marins et la pêche minotière

Le terme de pêche minotière qualifie les pêcheries industrielles ciblant des poissons pélagiques destinés à la transformation en farine et en huile. D'abord utilisées par l'agriculture, ces farines ont servi l'expansion de l'aquaculture après les années 2000 (Froehlich *et al.*, 2018). Cette augmentation de la demande a augmenté la valeur de cette industrie si bien qu'elle pourrait aujourd'hui perdurer sans tenir compte d'éventuelles conséquences écologiques (Froehlich *et al.*, 2018). Depuis les années 1990, les débarquements combinés des espèces fourrages et dans une moindre mesure du krill ont été de ~20 millions de tonnes annuelles (Smith *et al.*, 2011). Ces espèces fourrages sont des petites espèces pélagiques, principalement harengs (*Clupea spp.*), sardines (*Sardinops spp.*), anchois (Engraulidae), capelan (*Mallotus vilotus*), lançons (Ammodytidae) et sauris (Scomberesocidae ; Sydeman *et al.*, 2017). Celles-ci se nourrissant du plancton sont aussi les proies d'une importante guilde de prédateurs apicaux. Elles occupent donc une place clé de voûte dans les écosystèmes marins, permettant le transfert d'énergie des bas niveaux trophiques vers les niveaux trophiques supérieurs. De nombreuses espèces, dont les oiseaux marins, sont donc dépendantes des populations de poissons fourrages (Cury *et al.*, 2011; Smith *et al.*, 2011).

Bien que les populations de poissons pélagiques fluctuent fortement en réponse aux forçages environnementaux, l'impact de la pêche et particulièrement celle de la pêche minotière (75 à 80 % des débarquements) sur elles ne peut être négligé (Pikitch, 2015). Ces pêcheries entrent donc en compétition avec de nombreuses espèces de prédateurs apicaux et induisent une diminution de leurs ressources (Smith *et al.*, 2011; Pikitch, 2015). Dans une méta-analyse publiée en 2011, Cury *et al.* se sont intéressés aux nombreux cas d'échec de reproduction chez des oiseaux marins induit par l'effondrement de leur stock de proies (comme par exemple les cas du Macareux Moine (*Fratercula arctica*) et du hareng en Norvège pendant les années 1970, du Guillemot de Troïl et du capelan en mer de Barents dans les années 1980, de la Mouette Tridactyle (*Rissa tridactyla*) et du lançon en mer du nord à la fin des années 1980). Ils ont mis en évidence qu'en dessous d'un tiers de la biomasse maximale observée par les études à long-terme, les populations d'oiseaux subissaient une baisse constante de leur productivité. Cette relation indirecte, la compétition, entre oiseaux marins et pêcheries appelle donc à la vigilance des menaces qu'elle fait peser sur leurs populations.

Les oiseaux marins et les rejets

Les oiseaux marins ne se nourrissent pas exclusivement de poissons pélagiques, ils ont par exemple la capacité de profiter d'un type de proies dit 'anthropogénique', car mis à disposition par les activités humaines, les déchets de pêche.

Les déchets organiques produits par les pêcheries sont constitués d'une part des abats, résidus (tripes, arrêtes, têtes par exemple) de la transformation des prises stockées et transformées à bord, et d'autre part des rejets. Les rejets sont définis comme l'ensemble des organismes marins capturés mais non gardés et donc rejettés à la mer, morts ou vivants (Kelleher, 2005). Ce sont pour la plus grande part des prises accessoires non commercialisables (faible valeur économique, en dessous de la taille de captures autorisées ou non comprises dans le quota de l'unité de pêche) victimes d'une insuffisante sélectivité des engins de pêche. Il arrive toutefois que pour libérer de la place à des prises de plus grande valeur commerciale, une partie des captures qui auraient pu être vendues soit rejetée, c'est le *high-grading* (Batsleer *et al.*, 2015).

La totalité des rejets produits par les pêcheries mondiales est estimée à 10,3 millions de tonnes annuelles (Pauly and Zeller, 2016). Ils sont en majorité issus des chalutiers de fonds (Catchpole *et al.*, 2006; Enever *et al.*, 2007), qui rejettent jusqu'à 70% de leurs prises en fonction des espèces cibles (Kelleher, 2005). L'essentiel des organismes est rejeté mort ou mourant et représente une double perte pour leurs populations (Bellido *et al.*, 2011). Ces individus, en dessous de la taille à maturité, ne pourront pas se reproduire, leur population est donc amputée de ces individus et des recrues qu'ils auraient produits. De plus, les données concernant les individus rejetés sont parcellaires, augmentant l'incertitude de l'évaluation des stocks et compliquant la détermination de taux d'exploitation appropriés (Condie *et al.*, 2014). Cette pratique représente donc une perte écologique et économique

sur le long terme, et par définition non durable (Bellido *et al.*, 2011) et des efforts importants doivent amener à sa diminution jusqu'à son arrêt total (FAO, 2010).

Pourtant, comme évoqué précédemment, les rejets forment une ressource subsidiaire pour de nombreuses espèces comme les oiseaux marins (Hudson and Furness, 1988; Depéstele *et al.*, 2016). La disparition de cette ressource, la troisième source de nourriture anthropogénique mondiale (Oro *et al.*, 2013), soulève donc des inquiétudes pour les oiseaux marins (Bicknell *et al.*, 2013) et les écosystèmes auxquels ils sont associés (Fondo *et al.*, 2015; Veiga *et al.*, 2016). Toutefois, l'essentiel des espèces rejetées sont moins riches en lipides que les espèces pélagiques et donc moins énergétiques pour les oiseaux marins. Chez le fou du cap (*Morus capensis*) par exemple, il a été montré que la consommation de rejets diminuait le taux de succès à l'envol des poussins (Grémillet *et al.*, 2008) et affectait leur croissance, ainsi que la valeur sélective des adultes (Cohen *et al.*, 2014). Selon l'hypothèse de la 'malbouffe', la consommation de ces proies anthropiques pourrait conduire à un piège écologique néfaste aux populations d'oiseaux marins sur le long terme (Grémillet *et al.*, 2008). Cette interaction oiseaux marins-pêcheries dispose donc à ce jour d'un statut ambigu. Des études doivent être réalisées et particulièrement sur le long terme pour éclaircir les tenants et aboutissants de cette relation pour les oiseaux marins.

Les oiseaux marins et les captures accidentelles

Les oiseaux marins sont attirés par les navires de pêche pour la nourriture qu'ils peuvent s'y procurer, composée principalement de rejets (Section précédente), mais aussi des appâts utilisés par les palangriers, des proies prises dans des filets ou simplement des individus s'échappant des engins de pêche proches de la surface. Cela les conduit à interagir avec les navires de pêche et à s'approcher très fortement des engins de pêche, les exposant ainsi à des risques d'accidents, mortels dans la plupart des cas.

Trois principaux types de mortalités accidentelles sont décrits dans la littérature. Chaque année, plus de 400 000 oiseaux plongeurs, principalement des alcidés (pingouins et guillemots), s'emmêlent et meurent dans les mailles des filets où ils cherchent à capturer des proies (Žydelis *et al.*, 2013). Les captures accidentelles de procellariiformes (Albatros, puffins et pétrels) sur les palangres sont nombreuses également et fatales pour ces oiseaux. En cherchant à attraper les appâts au moment du filage des lignes (mise à l'eau), des individus se font prendre par les hameçons et sont entraînés au fond où ils se noient. Des cas sont recensés dans de nombreuses mers du globe et pour différentes espèces (e.g. albatros dans les mers Australes : Delord *et al.*, 2005, pétrels dans les eaux brésiliennes : Bugoni *et al.*, 2008, puffins en Méditerranée : Garcia-Barcelona *et al.*, 2010). Dans une étude de 2011, Anderson *et al.* estiment qu'au moins 160 000 individus sont capturés de la sorte chaque année. La troisième plus grande cause d'accident est la collision entre les oiseaux marins et les funes (câbles) tractant les chaluts (Gonzalez-Zevallos *et al.*, 2007; Croxall, 2008; Watkins *et al.*, 2008). Ces collisions, bien souvent mortelles, sont plus difficiles à répertorier. A

l'inverse des deux cas précédents, les victimes des chaluts ne sont en effet pas remontées à bord et ne rentrent donc pas dans les observations de captures accidentnelles (Croxall, 2008).

Les oiseaux marins sont des espèces longévives, avec un cycle de reproduction lent et un taux de renouvellement très faible. Les mortalités d'adultes causées par les pêcheries représentent un danger majeur pour ces populations et peuvent entraîner des déclins très rapides de l'ordre d'une dizaine d'années (Lewison *et al.*, 2004). Ces mortalités accidentnelles forment donc un risque majeur pour les populations d'oiseaux marins (Tasker *et al.*, 2000) soulevant la préoccupation de l'opinion publique. Dans la continuité de la parution d'un code de bonne conduite pour une pêche durable (FAO, 1995) des recommandations spécifiques pour diminuer les prises accidentnelles d'oiseaux marins ont été publiées par la FAO (IPOA oiseaux marins, (FAO, 1999a)). Avec l'appui de nombreuses études testant leur efficacité (Agnew *et al.*, 2000; Abraham *et al.*, 2009; Bull, 2009), des mesures de prévention des captures et collision ont pu être mises en place. Ces méthodes ont permis de réduire substantiellement l'impact des pêcheries sur les populations d'oiseaux marins, mais les mortalités accidentnelles causées par les engins de pêche représentent encore aujourd'hui la première cause de mortalité pour ces espèces (Croxall *et al.*, 2012). La responsabilité en revient particulièrement aux pêcheries illégales et non régulées (Agnew *et al.*, 2009) et les mortalités associées aux pêcheries artisanales, bien que difficiles à estimer, ne peuvent être négligées (Suazo *et al.*, 2013).

Les oiseaux marins et l'approche écosystémique des pêches

Depuis la mise en activité des premiers chalutiers à vapeur en 1880 (Thurstan *et al.*, 2010), la pêche industrielle a eu des conséquences désastreuses sur les écosystèmes marins (Jackson *et al.*, 2001). Outre l'impact sur les espèces exploitées, effondrements des stocks (Myers and Worm, 2003), pêche par épuisement (Pauly *et al.*, 1998), les pêcheries causent la perte et la dégradation des habitats benthiques et perturbent les relations trophiques des prédateurs apicaux comme les oiseaux marins. Pourtant la sécurité alimentaire de l'humanité, et particulièrement celle des populations en voie de développement dépend en partie des ressources marines (FAO, 2018). Il est donc nécessaire de mettre en place une pêche durable capable de concilier la nécessité d'une exploitation mesurée des ressources avec la conservation des écosystèmes marins.

C'est le défi central de l'approche écosystémique des pêches (AEP, Garcia, 2003). Cette approche, propose un nouveau cadre de gestion des pêches où l'effort de minimisation des impacts n'est pas seulement centré sur les espèces cibles, mais aussi sur leur écosystème (Pikitch *et al.*, 2004). Dans ce cadre, connaître et comprendre les relations et les interdépendances existant entre les espèces commercialisables, leur exploitation et les autres espèces de leur écosystème, est crucial. Celles décrites précédemment entre les oiseaux marins et les pêcheries ont été les premières cibles des gestionnaires, laissant entrevoir les prémisses d'une prise en compte des écosystèmes (FAO, 1999a). Circonscrire, avec le double objectif de cerner et limiter ces interactions, directes, consommation de rejet

et mortalité accidentelle, et indirectes, compétition pour la ressource, fait donc partie intégrante de l'approche écosystémique des pêches (Lewison *et al.*, 2004; Pikitch *et al.*, 2004; Sydeman *et al.*, 2017). De plus l'AEP préconise l'implémentation d'aires marines protégées avec des zones d'exclusion des pêcheries (Pikitch *et al.*, 2004; Game *et al.*, 2009). Par conséquent, cette approche conceptuelle, constitue un cadre effectif pour la conservation de la mégafaune marine et des oiseaux marins (Burgess *et al.*, 2018).

Toutefois la mise en place de l'AEP doit se baser sur une bonne connaissance des relations aux seins des écosystèmes (Smith *et al.*, 2007). Pour les oiseaux marins, elle appelle donc à la mise en place d'études spécifiques capables d'évaluer l'impact des interactions avec les pêcheries à court et long terme. A terme, ces connaissances permettront l'établissement de seuil de risques et d'indice de durabilité des interactions (Smith *et al.*, 2007; Tuck *et al.*, 2011), d'ici là, le principe de précaution devra prévaloir dans la gestion de ces interactions. (Pikitch *et al.*, 2004).

Objectif de l'étude

Une étude récente s'est intéressée au statut de conservations et aux menaces pesant sur les 346 espèces d'oiseaux marins recensées dans la base du Birdlife International (Croxall *et al.*, 2012). Elle a montré que les oiseaux marins étaient globalement plus menacés que d'autres groupes d'oiseaux et que leur statut s'était détérioré plus rapidement au cours des dernières décennies. Elle a identifié que les principales menaces actuelles pour les oiseaux marins en mer venaient des pêcheries commerciales (compétition et mortalité accidentelle) et de la pollution, alors qu'à terre les dangers venaient des espèces prédatrices envahissantes et des dégradations et perturbations anthropiques de leurs habitats. Elle a également soulevé les risques posés par les captures intentionnelles aussi bien en mer qu'à terre. Pour parvenir à l'inversion de la tendance observée, cette étude propose trois actions prioritaires. Particulièrement, une de ces trois actions souligne l'importance de réduire à un impact négligeable l'influence des pêcheries sur les oiseaux marins.

Les oiseaux marins sont des espèces emblématiques. Passeuses de frontières, de la mer à la terre, de l'air à l'eau, des pays du nord au pays du sud, elles créent un lien entre les différents sociaux-écosystèmes marins de notre planète. Elles permettent de regrouper autour d'une même table, différents acteurs du milieu maritime aux valeurs et intérêts divergents (Lescroël *et al.*, 2016). Elles bénéficient de l'intérêt voire de la sympathie des populations et le grand public est sensible à leur sort. Mettre en place des stratégies et des outils permettant la conservation des populations d'oiseaux marins répond donc à une demande sociétale urgente.

Dans le cadre de l'approche écosystémique des pêches, nous chercherons dans cette étude à évaluer l'influence des différentes interactions avec les pêcheries sur l'écologie des oiseaux marins. En plus d'améliorer la compréhension des relations oiseaux marins-pêcheries, cela permettra de proposer des pistes pour améliorer la protection de ces espèces en mer. En

nous focalisant sur le cas du fou de Bassan, connu pour ces interactions avec les pêcheries (Votier *et al.*, 2010; Oliveira *et al.*, 2015), et de sa seule colonie de reproduction en France, fortement protégée au sein de la réserve naturelle nationale des Sept-Îles, nous nous intéresserons spécifiquement à : 1) évaluer la dépendance de cette espèce aux rejets de pêches, 2) décrire son comportement d'interaction avec les navires de pêche pour capturer des rejets et 3) mettre en évidence leur exposition à la compétition avec les pêcheries et aux captures accidentnelles.

Synthèse des matériels et méthodes

Le fou de Bassan

Le fou de Bassan (*Morus bassanus*) est le plus grand oiseau marin de l'Atlantique Nord, fort de ses 170-180 cm d'envergure et d'une masse moyenne de 3kg. Sa morphologie adaptée au vol et au plongeon fait de lui un prédateur adapté à la chasse en pleine mer. C'est d'ailleurs, des poissons pélagiques, principalement le maquereau et le hareng, qui composent son régime alimentaire. Toutefois le fou de Bassan sait faire preuve d'opportunisme, se nourrissant de divers types de proies naturelles pélagiques (sardines, orphies, calamars) et profitant des rejets de la pêche lorsque l'occasion se présente. Ce comportement généraliste fait de cet oiseau une espèce résiliente, capable de s'ajuster aux conditions de pénuries de ses proies favorites. Bryan Nelson, qui a étudié les fous de Bassan toute sa vie (1932-2015) termine d'ailleurs la présentation du héros de son livre éponyme, *The Atlantic Gannet* (1978), par : « it takes a lot to starve a gannet – il en faut beaucoup pour affamer un fou ».

Le cycle annuel des fous de Bassan se déroule en deux phases, la période de reproduction et la période internuptiale. Dès la fin de l'hiver (février-mars), les individus reproducteurs se regroupent, privilégiant des îles isolées du continent. Ils forment alors des colonies de reproduction très denses (2.3 ind.m⁻², Nelson, 1966) et souvent de grande taille (jusqu'à 60 000 couples, colonie de St Kilda, Ecosse, Wanless *et al.*, 2005). Le mâle, arrivé un peu en avance, prépare son territoire – un nid et l'espace à distance de bec l'entourant – pour accueillir sa partenaire. Associés à des danses nuptiales remarquables, les accouplements s'enchaînent alors, avec un pic d'activité au début du printemps, jusqu'à la ponte début avril. Le couple va ensuite se relayer à intervalle régulier (33 h) pour couver l'œuf unique pendant environ 43 jours (Nelson, 1966). A l'éclosion du poussin et pendant les huit semaines précédant son envol, les parents vont continuer de se relayer régulièrement (en moyenne toute les 15h) pour aller chercher à tour de rôles de quoi se nourrir et de quoi nourrir le poussin. En fonction de la disponibilité des proies, leurs trajets iront de quelques heures pour quelques dizaines de kilomètres, à plusieurs jours pour plus de deux cents kilomètres. La compétition pour la ressource est importante entre individus d'une même colonie durant cette période. Toutefois, une ségrégation des domaines de recherche alimentaire évite la compétition entre les différentes colonies (Wakefield *et al.*, 2013). Celles-ci se répartissent sur l'ensemble de l'Atlantique Nord, du golfe du Saint-Laurent (Canada) à l'ouest, à la péninsule de Kola (Russie) à l'est et de l'archipel des Sept Iles (France, Bretagne) au sud, à l'Islande au nord, sans oublier quelques nicheurs isolés comme ceux de Carry-le-Rouet sur la côte méditerranéenne française. Au dernier recensement, la population mondiale était estimée à 418 000 couples dont les trois quarts étaient en Atlantique Nord-Est (Wanless *et al.*, 2005).

A la fin de cette période de reproduction, aux alentours de septembre, les fous de Bassan, juvéniles compris, quittent leurs colonies pour passer l'automne et le début de l'hiver en

mer. L'ensemble des fous européens rejoignent alors un couloir de migration le long des côtes européennes, qui s'étend du Cap Nord aux côtes de l'Afrique de l'Ouest. Deux grandes stratégies se distinguent alors : certains individus restant dans les mers nord-européennes, golfe de Gascogne, Manche, Mer Celtique et Mer du Nord, d'autres ciblant les zones d'upwelling des côtes marocaines, mauritanienes et sénégalaises. Quelques individus semblent s'écartier de ces destinations préférées et hivernent aux larges des côtes ibériques ou en Méditerranée (Fort *et al.*, 2012). Les fous nord-américains de leur côté, hivernent le long des côtes Est du continent et descendent jusqu'au golfe du Mexique qui constitue une zone d'hivernage privilégiée. Toutefois, certains individus réalisent une traversée de l'Atlantique (en 5 jours) et rejoignent leurs congénères de l'Atlantique Est en Afrique (Fifield *et al.*, 2014). Sur ces zones d'hivernage, les fous maintiendraient un régime alimentaire proche de celui de la période de reproduction, composé des espèces pélagiques disponibles et complété de rejets de la pêche.

Bien que les fous de Bassan partagent leur temps entre la haute mer et des îles éloignées des continents, ils ont été longtemps exploités. Anciennement, les œufs et les poussins incapables de s'envoler constituaient une manne de nourriture providentielle pour les pêcheurs et goémoniers qui se réfugiaient parfois sur les îles. Au XIXème siècle, les poussins de fou, *Guga* pour les écossais, ont fait l'objet d'une exploitation organisée, pratiquée encore aujourd'hui sur une île du nord des Hébrides. Cette pression est sans doute la cause d'un important déclin des populations européennes, qui a alarmé les naturalistes et premiers gestionnaires d'espaces naturels. A partir du début du XXème siècle la protection de cette espèce et surtout de ses sites de reproduction a permis d'enrayer son déclin (Wanless *et al.*, 2005). Dans les années 1950, l'effet prend de l'ampleur et l'ensemble des populations connaissent une forte dynamique de croissance (Wanless *et al.*, 2005). Cette espèce emblématique à la physionomie élégante et au comportement singulier capte l'attention du grand public et des scientifiques. Ainsi l'écologie des fous de Bassan fait partie de celle des oiseaux marins les mieux étudiée.

L'archipel des Sept-Îles et la population de fous de Bassan de Rouzic

A quatre kilomètres au large de la Côte de granit rose (Côtes d'Armor, Bretagne, Figure 1.a), l'archipel des Sept-Îles est le premier espace protégé français de droit privé. Pour protéger le macareux moine, qui deviendra son emblème, la Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO) met sous protection l'archipel en 1912. Plus tard, en 1976, l'archipel intègre la liste des premières Réserves Naturelles Nationales, ce qui lui confère un statut de protection renforcé. Des actions de gestion comme la dératification (1950 et 1994, Pascal *et al.* 1996), les opérations de réintroduction du macareux moine (1973 et 1979) ou la réglementation de la circulation des vedettes de transport à passager, des débarquements et de la pêche à pied (1996, Figure 1.c) vont permettre à cet archipel de devenir un espace à la biodiversité exceptionnelle (Provost, 2015). Sa colonie de phoques gris, son estran parmi les plus riches

de Bretagne, sa flore terrestre et sous-marine remarquable et ses 25 000 couples d'oiseaux marins nicheurs confèrent à l'archipel sa grande valeur patrimoniale.

Parmi eux, les 20 000 couples de fous de Bassan nichant sur l'île de Rouzic (Figure 1.b), ont reçu une attention particulière depuis la moitié du XXème siècle. Cette colonie, la plus méridionale pour cette espèce, installée en 1939 a profité du statut fort de protection de l'île pour s'accroître rapidement (Siorat and Rocamora, 1995; Grémillet *et al.*, 2006). Afin de favoriser le suivi de la population, une cabane est construite sur Rouzic au début des années 1970 puis en 1988 une première caméra contrôlée depuis la côte est installée au sein de la colonie. Elle permet un suivi en temps réel de celle-ci en minimisant les perturbations, une première mondiale. La colonie attire de plus en plus de touristes et une activité spécifique dédiée à sa visite se développe localement. L'intérêt scientifique prend également de l'ampleur et la Réserve continue d'investir pour le comptage de la population par photo aérienne et le suivi de la reproduction à l'aide de la caméra. A partir de 2005 une collaboration s'est établie entre la Réserve et le CNRS sous l'impulsion de David Grémillet. Cela permet de mettre en place chaque année, durant la période de reproduction, un suivi bio-télémétrique. Ce suivi, inscrit au plan de gestion 2015-2024 de la réserve, combine un protocole de suivi télémétrique des trajets en mer avec des GPS (Grémillet *et al.*, 2006), des comportements de recherche alimentaire avec accéléromètre (Amélineau *et al.*, 2014) et caméra embarquée, ou encore des zones d'hivernage avec des GLS (Fort *et al.*, 2012; Grémillet *et al.*, 2015) ; couplé au suivi de la condition corporelle et du régime alimentaire des fous de Bassan capturés et de différentes observations comportementales des résidents de la colonie.

Les habitats en mer des fous de Bassan de Rouzic

Durant la saison de reproduction, l'aire de nourrissage en mer des fous de Rouzic est essentiellement composée de la Manche ouest, du Cotentin à l'est à la pointe bretonne à l'ouest et la péninsule bretonne au sud à la péninsule cornouaillaise au nord (Grémillet *et al.*, 2006; Wakefield *et al.*, 2013). La Manche ouest est une mer peu profonde (≤ 100 m) sous influence des courants chauds océaniques et notamment du Gulf Stream. Sa dynamique est particulièrement soumise aux forçages du vent, des marées et des masses d'eaux, à l'origine de zones de fronts favorisant une importante productivité (Hardisty, 1990). Cette productivité profite à de nombreuses espèces et fait de cette zone un important point chaud de biodiversité (McClellan *et al.*, 2014). Toutefois l'océanographie physique et biologique de cette région est fortement influencée par les cycles saisonniers et les changements environnementaux qui affectent sa biodiversité (Southward *et al.*, 2005; Molinero *et al.*, 2013). La principale proie naturelle du fou de Bassan en Manche, le maquereau, n'y est présent que durant la saison estivale. Il n'y a pas d'estimation de son abondance propre à la Manche réalisée depuis 2000, mais l'état de son stock à l'échelle de l'atlantique nord est considéré comme stable et au-dessus des seuils assurant la durabilité de leur exploitation (ICES, 2017).

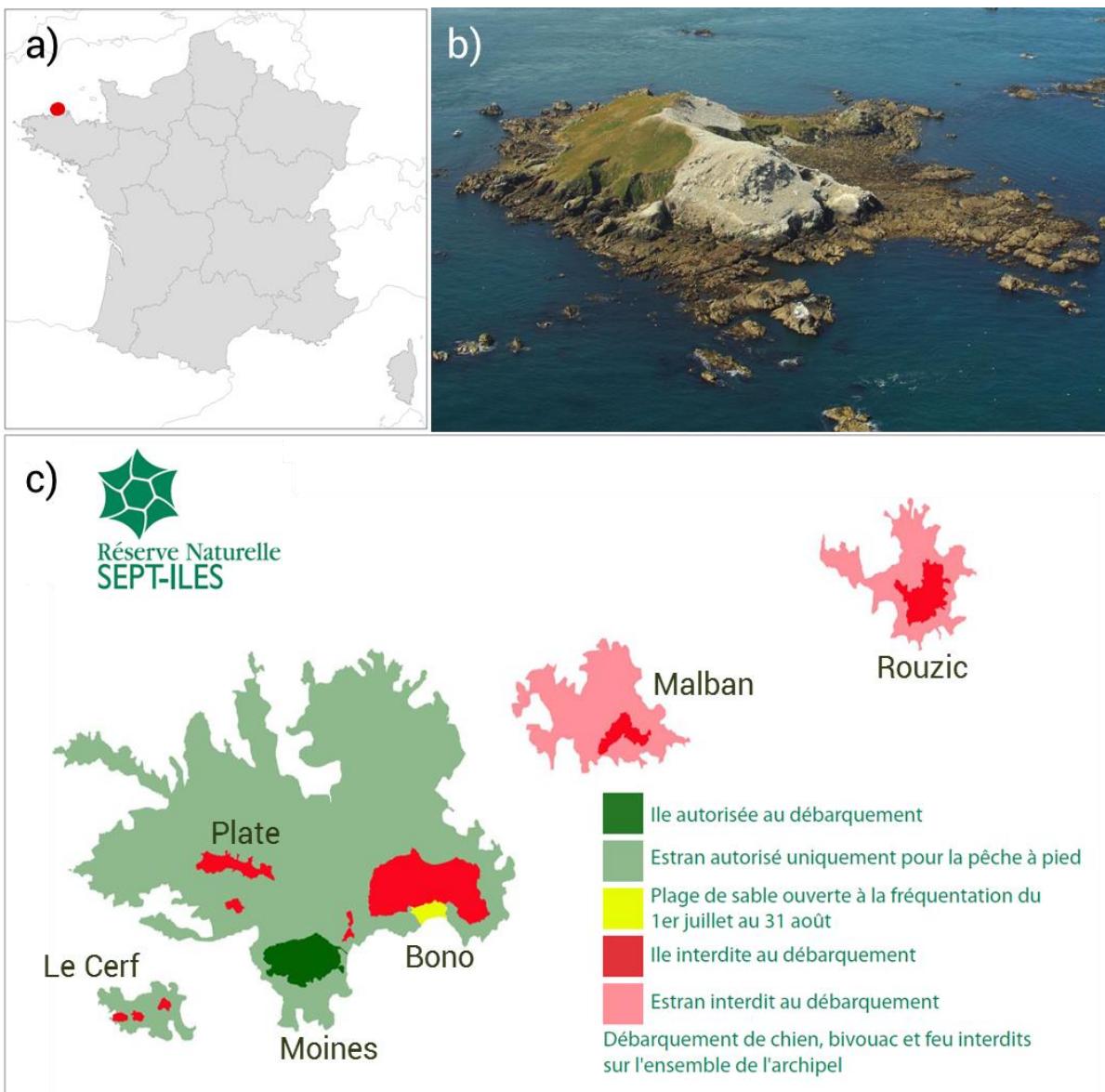


Figure 1. L'archipel des Sept-Îles et la colonie de fous de Bassan de Rouzic. a) Situation de l'archipel. b) La colonie vue du ciel, © Armel Deniau. C) Réglementation de la Réserve Naturelle Nationale.

En outre, cet habitat fait partie des plus impactés par l'homme, avec le passage d'une des voies maritimes les plus denses, le développement d'activité d'extraction ou celui émergent des énergies marines renouvelables, et des pêcheries importantes (Halpern *et al.*, 2008; Kroodsma *et al.*, 2018b). Les pêcheries de Manche en plus d'être exercées par différents états, principalement le Royaume Uni et la France, regroupent une grande diversité de métiers, de flottilles et d'espèces cibles. Cela complique particulièrement leur gestion, et la diversité spécifique affecte particulièrement les chalutiers de fonds qui sont de gros producteurs de rejets dans cette zone. La première espèce de poisson débarquée par les pêcheries anglaises (20 000 t) et françaises (5 000 t) de cette zone est le maquereau (Engelhard *et al.*, 2012).

Par ailleurs, la Manche ouest comme toutes les eaux européennes devraient voir un changement majeur de ses pratiques de pêches arriver dans les années à venir. En effet, dans la nouvelle politique commune des pêches de l'UE, le problème des rejets a été pris en compte (Régulation (EU) N°. 1380/2013). Sous la forme d'une obligation de débarquement, cette législation devrait conduire à terme à une forte diminution des rejets (Borges, 2015). Planifier pour une mise en place progressive depuis les métiers sélectifs (métiers pélagiques) dès 2015 vers les métiers ayant un fort taux de rejets (chalutiers de fonds) en 2019, cette réforme soulève la contestation de différents acteurs (Borges, 2015; Fondo *et al.*, 2015; Veiga *et al.*, 2016). L'arrêt de la pratique des rejets pourrait notamment affecter les oiseaux marins (Bicknell *et al.*, 2013; Votier *et al.*, 2013). Toutefois le Brexit pourrait transformer la politique des pêches du côté Britannique et remettre en cause tout changement.

Durant la saison interruptiale, les fous de Rouzic, à l'image de leurs congénères européens, se répartissent de la Mer du Nord aux côtes Ouest Africaines (Fort *et al.*, 2012; Grémillet *et al.*, 2015). Ils rencontrent donc une grande variété d'habitats, de conditions climatiques et de contextes géopolitiques. En Afrique de l'Ouest, Maroc, Sahara Occidental, Mauritanie, Sénégal, l'exploitation des eaux côtières est partagée entre les pêcheurs artisanaux locaux et des pêcheries industrielles étrangères, autorisées à exploiter ces eaux par des accords controversés (Vallée *et al.*, 2009). En effet, ces eaux sont d'une richesse incroyable, elles bénéficient des apports en nutriments d'un upwelling côtier, et attisent la convoitise des pêcheurs. En Mauritanie par exemple, entre 2007 et 2013, la pêche industrielle a représenté entre 85% et 90% du total des captures déclarées (pour un total de 1 million de tonnes en 2012). Environ 90% des captures industrielles étaient composées de petits pélagiques, essentiellement de la sardinelle (EUMOFA, 2018). De plus, les états de ces zones n'ont pas une capacité suffisante pour contrôler les pressions exercées sur leurs ressources halieutiques, et sont soumis à une importante pêche illégale (Agnew *et al.*, 2009) dont une partie de la responsabilité revient aux pêcheries étrangères (Pauly *et al.*, 2014). Des fous de Bassan congelés ont d'ailleurs été retrouvés, dans des caisses désignées comme contenant du poisson, dans les cales d'un navire chinois contrôlé en Mauritanie en 2013 (Grémillet *et al.*, 2015).

Détails du suivi bio-télémétrique des fous de Bassan de Rouzic

L'ensemble des protocoles impliquant la capture et la contention des fous de Bassan a été construit en étroite collaboration avec le gestionnaire de la Réserve Naturelle Nationale (RNN) afin d'équilibrer les besoins de recherches et les dérangements encourus. Dans le strict respect de l'éthique animale, ces protocoles mettent tout en œuvre afin de minimiser le stress de l'animal. Les manipulations sont rapides (moins de 15 minutes) et réalisées à l'ombre dans la cabane et le plus silencieusement possible. Le matériel utilisé est miniaturisé et ne dépasse en aucun cas 5% du poids total de l'animal équipé. Des comparaisons de temps de recherche alimentaire sont réalisées avec des individus non équipés pour tester d'éventuels impacts. Seuls des individus jugés en bonne santé sont capturés, et les tailles

d'échantillons peuvent être réduites en cas de stress trop important observé sur la colonie. Finalement, l'ensemble du protocole a été examiné et validé par le comité d'éthique régional Languedoc-Roussillon.

Le déploiement des capteurs électroniques :

En un sens, le déploiement de capteurs électroniques pour le suivi de la faune sauvage à quelque chose de l'espionnage. Rien de rocambolesque bien sûr, la sobriété est de mise pour un scientifique au milieu d'une réserve intégrale, mais la démarche et le protocole sont comparables. Tout d'abord l'objectif principal est le même : infiltrer un groupe d'individus pour lui soutirer des informations. Ensuite, il y a différentes étapes communes à suivre : 1) la capture des individus cibles, 2) le choix des enregistreurs, 3) l'infiltration via les individus équipés et 4) la récolte des informations.

- La capture

Afin d'en apprendre plus sur les comportements en mer des oiseaux marins, une des solutions rendues possibles avec les avancées technologiques est d'équiper ceux-ci de capteurs. Pour réaliser cet équipement il est donc nécessaire de capturer des individus. L'objectif final étant d'améliorer la connaissance et la conservation de l'espèce, l'ensemble du protocole vise à minimiser le stress induit sur les individus cibles et sur la population. La comparaison avec l'espionnage s'arrête donc sans doute ici. Avant deux semaines, les poussins sont fortement exposés au risque de prédation et après quatre semaines ils ont suffisamment de force pour se déplacer en cas de stress et quitter leur nid. Nous ne capturons donc que des individus reproducteurs, mâles ou femelles, dont le poussin est âgé de deux à quatre semaines. La capture est réalisée depuis la périphérie de la colonie à l'aide d'une perche en carbone emmanchée d'un crochet en métal. Cette technique nous permet de capturer l'individu directement sur son nid avant de le ramener à la cabane pour le manipuler au calme. Dès que la situation le permet, nous capturons des individus s'apprêtant à quitter leur nid pour partir en mer suite au retour de leur partenaire.

- Les enregistreurs et le déploiement (l'infiltration)

Nous avons utilisé trois types d'enregistreurs dans ce projet. Des GPS, qui donnent une position d'une précision allant du mètre à la centaine de mètre. Avec une fréquence d'enregistrement rapide (de 1 position toutes les 10 secondes à 1 position toutes les dix minutes), ces appareils permettent un enregistrement de précision des trajectoires réalisées par les fous lors de leur trajet de recherche alimentaire en mer. Obtenir les signaux des satellites qui donnent le positionnement, est coûteux en énergie, ces appareils n'ont donc pas une durée d'enregistrement très élevée. Nous fixons ces petits appareils (<3% du poids d'un adulte ; entre 20 g et 75 g pour une taille maximale de 96x39x26.5 mm, détails Annexe II) à la base de la queue des fous avec de l'adhésif marin blanc (Tesa©). Une fois équipé de son GPS, l'individu est relâché au plus vite et l'appareil enregistre sa position sur la durée d'un trajet en mer au minimum et jusqu'à quatre trajets pour étudier la répétabilité de ceux-

ci. Depuis 2005, 182 appareils ont été déployés, correspondants à une dizaine d'individus par an en moyenne.

En 2013, 2014 et 2015 le déploiement des GPS a été couplé avec celui de caméras embarquées (poids cumulé < 3 % du poids de l'individu, Annexe III). Ces caméras miniaturisées sont fixées sur le dos des fous à l'aide du même adhésif. La première année, le fonctionnement de la caméra (Camsports Evo HD. Masse : 48g ; 78mm de long pour 19mm de diamètre) était déclenché juste avant que celle-ci soit attachée, elle enregistrait donc la première heure de trajet à condition que l'individu parte directement en mer. A partir de 2014, de nouvelles caméras (DVL100 video camera, Little Leonardo Co. Masse : 33g ; 80mm de long pour 20mm de diamètre, voir Watanabe et Takahashi, 2013), celle-ci programmables, ont été utilisées. 60 min d'enregistrement étaient programmées 3h en moyenne après le déploiement. Couplé au GPS, le dispositif ne dépassait pas 5% du poids des individus équipés. Sur les 3 années étudiées, nous disposons de l'enregistrement d'images en parallèle des données de position pour 37 individus.

Le troisième type d'enregistreur utilisé est le géolocateur ou GLS. Cet appareil est constitué d'un enregistreur de lumière couplé à une horloge interne. Il permet de calculer deux positions par jour d'une précision de plus ou moins 200 km à partir du niveau de lumière enregistré et peut enregistrer des données pendant plusieurs années (Wilson, 1992). Nous avons donc déployé des GLS (détails en Annexe IV) pour connaître les déplacements à grande échelle des fous de Bassan, et particulièrement leurs zones d'hivernages. Ces capteurs très légers sont accrochés à une bague plastique, passée autour de la patte des individus suivis avant de les relâcher. De 2006 à 2016, 172 individus ont été équipés de ce dispositif.

- La récolte des données

Aucun des appareils que nous avons utilisés ne permet le téléchargement à distance des données. Nous avons donc dû recapturer les individus équipés après au moins un trajet en mer pour les GPS et caméra et à partir de l'année suivante pour les GLS. La procédure de recapture est exactement la même que celle de capture. Une fois recapturé, l'oiseau est déséquipé. Pour les GPS et caméras, on retire l'adhésif et pour le GLS on récupère la bague. Les données enregistrées sur les capteurs sont ensuite téléchargées pour une analyse ultérieure.

A partir des enregistrements GPS, on calcule la durée des trajets, la distance totale parcourue et on détermine l'aire de recherche alimentaire (Votier *et al.*, 2010). Ces indicateurs nous donnent une idée des efforts réalisés par les fous au cours de la recherche de nourriture, pour eux et pour leur poussin. La répétition de ces mesures d'une année sur l'autre permet d'en connaître la dynamique, en réponse au régime alimentaire par exemple (Annexe II). Les trajectoires enregistrées servent également à étudier le comportement individuel de recherche alimentaire, et dans notre cas particulier, celui au cours

d'interactions avec les navires de pêche. Les interactions observées *in vivo* avec les caméras viennent enrichir l'analyse des trajectoires. Le couplage des deux permet l'identification des phases d'interaction et une description à fine échelle du comportement (Annexe III). Comme évoqué précédemment, l'analyse des données de GLS permet de connaître les zones d'hivernage des fous de Bassan suivis. L'aire d'hivernage désigne la zone où 50% des positions d'individus se trouvent durant les mois d'hiver, de mi-octobre à mi-janvier. On peut en calculer le centroïde (point d'intersection des diagonales du polygone dessinant le contour de cette zone) et comparer sa latitude et sa longitude avec celles d'autres centroïdes, calculés sur le même individu les années suivantes. Cela nous donne en plus de la région visitée l'information sur la fidélité aux sites d'hivernage pour les fous suivis plusieurs années consécutives (Annexe IV).

Le suivi du régime alimentaire et de la condition corporelle :

En plus de l'appareillage, des prélèvements et des mesures sont réalisés sur les individus capturés. Ceux-ci permettent d'étudier le régime alimentaire des fous de Bassan et leur condition corporelle.

- Suivi du régime alimentaire

Parmi les avancées techniques ayant contribué à la révolution de l'étude de l'écologie des oiseaux marins, l'analyse des isotopes stables fait figure de référence. Le différentiel entre les isotopes du carbone et ceux de l'azote forme une signature propre à chaque individu. Les isotopes de l'azote sont dépendants du niveau trophique et ceux du carbone de la provenance des proies (benthique/pélagique, côtière/océanique) (McKechnie, 2004). La signature isotopique est donc directement liée aux proies consommées par l'individu en question et nous donne un aperçu général de son écologie alimentaire. Celle-ci peut être mesurée dans les tissus organiques inertes tels que les plumes, où elle est dépendante du régime durant leur croissance. Les plumes forment donc une archive de la consommation de proies (Jaeger *et al.*, 2013). A l'inverse, le taux de renouvellement d'un tissu comme le plasma est beaucoup plus élevé. Ce dernier donnera donc une information sur les proies consommées dans les jours précédent son prélèvement (Mariano-Jelicich *et al.*, 2014). Pour chaque individu capturé au cours de notre étude est donc prélevé 2cm du bout de la rémige primaire numéro 4 (en 2010) ou 6 (après 2010) – ces plumes de vol ont la particularité de muer chez les fous de Bassan durant la période hivernale (Nelson, 1978a). Nous avons également prélevé 2 ml de sang, centrifugé afin d'en extraire le plasma. Ces deux échantillons nous donnent donc des informations sur l'écologie alimentaire des fous de Bassan pendant la reproduction (Annexe II) et la phase interruptriale (Annexe IV).

De plus, les fous de Bassan, à l'instar de nombreux oiseaux marins, ont tendance à régurgiter lorsqu'on les manipule. Cela permet d'obtenir un accès direct au bol alimentaire destiné au poussin. L'étude de ces régurgitas donne un aperçu des proies consommées pendant la période de reproduction, mais ils sont trop ponctuels pour permettre une analyse poussée.

En revanche, une signature isotopique peut-être mesurée pour chaque type de proies identifiées dans les régurgitas. Ces signatures, propres aux proies principales des fous, sont ensuite utilisées comme références dans un modèle de reconstruction du régime alimentaire. Cet outil permet d'estimer la proportion des différentes proies dans l'alimentation de la population (Parnell *et al.*, 2013). De cette manière, nous avons pu comparer la part de maquereaux (la proie naturelle principale) à celle de rougets et de gadidés (les proies issues des rejets de pêche). Nous avons suivi la variation de cette consommation d'une année sur l'autre pendant la période de reproduction à partir de 2011 (Annexe II).

- Suivi de la condition corporelle

Bien que le fou de Bassan soit une espèce résiliente, sa condition corporelle peut être affectée dans des conditions de stress alimentaire important. Pour suivre ce paramètre, la méthode commune s'intéresse à la masse corporelle des individus. Du fait de la variabilité de la corpulence inter-individus, il y a des grands et des petits fous, cette masse est rapportée à la taille de l'individu (donnée par celle de son aile ou de son tarse) pour calculer un indice de condition corporelle (e.g. Votier *et al.*, 2010). Les premières années de l'étude, seule la masse était mesurée. Nous n'avons donc pas les données pour calculer l'indice « conventionnel ». Mais les individus étant capturés aléatoirement, il y-a peu de risques que seuls des grands ou seuls des petits aient été pesés la même année. En comparant la masse moyenne d'échantillons contenant tout type de corpulence d'une année avec celle d'une autre année, on évalue donc bien de potentielles différences de conditions corporelles. Toutefois, la masse chez les fous de Bassan varie fortement en fonction du contenu stomacal des individus. Cette variation est minimisée en capturant au maximum des individus qui partent en mer et par conséquent qui ont le ventre vide. Mais ce n'est pas toujours possible, et nous avons donc complété cette évaluation avec une autre mesure :

Le muscle pectoral est la masse musculaire la plus importante chez les oiseaux volants (d'Azry, 1772). En cas de restriction alimentaire prononcée, comme durant une migration, certains oiseaux peuvent puiser dans cette masse musculaire pour la transformer en énergie. L'épaisseur du muscle, que l'on peut mesurer avec un échographe, est donc affectée (Lindstrom *et al.*, 2000). Encore une fois, les avancées technologiques font des merveilles : à l'aide d'un échographe à ultrason (TITAN©, Sonosite, Inc. USA), nous avons pu mesurer l'épaisseur du muscle pectoral des fous de Bassan capturés de 2011 à 2016. Cela nous a donc donné un indice de condition corporelle indépendant de la masse, affectée en cas de pénurie importante.

Objectifs et hypothèses

Les fous de Bassan de Rouzic bénéficient du statut fort de protection de leur colonie de reproduction et ne subissent aucune des menaces pesant sur les oiseaux marins à terre. Par contre, ils semblent être exposés régulièrement aux interactions avec les pêcheries. Cette

population dont l'effectif et la reproduction est suivi depuis plusieurs dizaines d'années, représente donc un cas d'étude particulièrement intéressant pour répondre à nos objectifs énoncés plus tôt. En nous appuyant sur les connaissances déjà acquises sur cette espèce, et la diversité de données dont nous disposons, nous avons établi une succession d'hypothèses de travail propres à chaque objectif.

Objectif 1, évaluer la dépendance des fous de Bassan aux rejets de pêche :

- En Manche, durant la période de reproduction, la plasticité comportementale des fous de Bassan leur permet d'alterner entre la consommation de proies naturelles et celle de rejets de pêche.
- La difficulté à trouver des proies de bonne qualité affecte le comportement de recherche alimentaire et la condition corporelle des individus.
- La dynamique de ce comportement varie simultanément avec celle de la population.

Objectif 2, décrire le comportement d'interaction avec les navires de pêche pour capturer des rejets :

- Pour se nourrir de rejets en interaction avec les navires de pêche, les fous de Bassan modifient leur comportement de recherche alimentaire.
- Ces modifications entraînent une variation interindividuelle des efforts de recherche alimentaire et des coûts associés.

Objectif 3, mettre en évidence l'exposition des fous de Bassan à la compétition avec les pêcheries et aux captures accidentnelles :

- Les fous de Bassan montrent une forte fidélité d'une année sur l'autre au site d'hivernage.
- Certains de ces sites se trouvent dans des zones connues pour leur taux de captures accidentnelles important et/ou la présence d'importantes activités de pêche minotière.
- L'exposition à ces interactions avec les pêcheries diminue la survie des individus et contribue à expliquer la dynamique de population observée.

Synthèse des résultats

Afin de valoriser d'un seul tenant l'ensemble de données collectées au cours de 18 années de collaboration, nous avons choisi de présenter ici une synthèse des avancées majeures dont les détails sont présentés en annexe. Les résultats du suivi de la population sont présentés en premier, puis ceux correspondant aux différents objectifs de l'étude composent les trois parties suivantes.

Suivi de la population de fous de Bassan de Rouzic

Résultats

Le suivi régulier du nombre de couples sur la colonie d'abord réalisé de visu puis à l'aide de photographies aériennes met en évidence un patron de croissance en trois étapes, dont deux nous concernent directement (Figure 2.a). Depuis son installation jusqu'au début des années 1980, la colonie a connu une croissance constante mais modérée. On a ensuite observé une croissance très forte de 1981 à 2011. Après une stabilisation autour de 20 000 couples en 2011, les comptages donnent une tendance légère à la baisse, avec des effectifs en net déclin en 2013 et 2017. De 2005 à 2011, la croissance annuelle moyenne était +4,25% et de 2011 à 2017 elle s'est inversée à -2.56%.

Le suivi du succès reproducteur de la colonie a été réalisé depuis 1991 avec une interruption sur la période 1998-2001 et sur la période 2003-2012 (Figure 2.a). De 1991 à 2017 les couples suivis ont pondu un œuf dans au moins 80% des cas. Jusqu'en 1997, puis en 2002, le taux de succès observé, soit le nombre de poussins à s'envoler pour cent œufs pondus, était de ~90%. A partir de 2013, il a chuté en dessous de 50% avec un taux particulièrement bas de 38% en 2017. A compter de 2013, le protocole de suivi permet de différencier entre des échecs précoces (pendant l'incubation de l'œuf) et des échecs tardifs (pendant l'élevage du poussin). Les échecs au stade poussin restent relativement stables entre 18% (2013) et 31% (2016). A l'inverse, les échecs précoces qui présentent d'importantes variations interannuelles avec des pics en 2013 (40%) et 2017 (53%).

Implications

La stabilisation de la croissance de la population de fous de Bassan de Rouzic ne présente pas un patron particulier et n'est donc pas – pour l'instant – préoccupant. Cette dynamique a déjà été observée dans d'autres colonies de l'Atlantic Nord-est (Wanless *et al.*, 2005; Davies *et al.*, 2013). Elle s'explique par une compétition pour la ressource qui augmente proportionnellement à la taille de la population (Davies *et al.*, 2013) induisant une stabilisation de la croissance (Lewis *et al.*, 2001). Cependant, cette relation de densité dépendance est soumise aux aléas de l'environnement et des facteurs extrinsèques, comme la disponibilité des ressources ou des mortalités accidentelles, peuvent parfois prendre le dessus (Lewis *et al.*, 2006). Bien que l'absence de données de 2003 à 2013 ne permette pas

de conclure sur la simultanéité des phénomènes, l’observation d’une décroissance de l’effectif combinée à une chute drastique du succès reproducteur pousse à conforter l’existence de forçage extrinsèque. Les fous de Bassan, comme l’essentiel des espèces longévives, ont un succès reproducteur élevé, comme celui observé jusqu’en 2002 (Nelson, 1978a). Un succès reproducteur inférieur à 50% implique donc la présence d’importantes perturbations. Parmi les causes envisagées, des cas similaires ont été observés sur d’autres colonies faisant face à une importante pénurie alimentaire (Franci *et al.*, 2015). De plus, il a été montré chez une espèce proche, le fou du Cap, qu’alimenter des poussins avec des rejets de pêche affectait leur croissance et leur taux d’envol (Grémillet *et al.*, 2008; Cohen *et al.*, 2014). Toutefois la variabilité des taux d’échec observée laisse deviner la complexité de la ou des relations. Particulièrement, les pics d’échecs précoces ouvrent le questionnement à un impact des conditions d’hivernage sur l’état des adultes et in fine, de la reproduction.

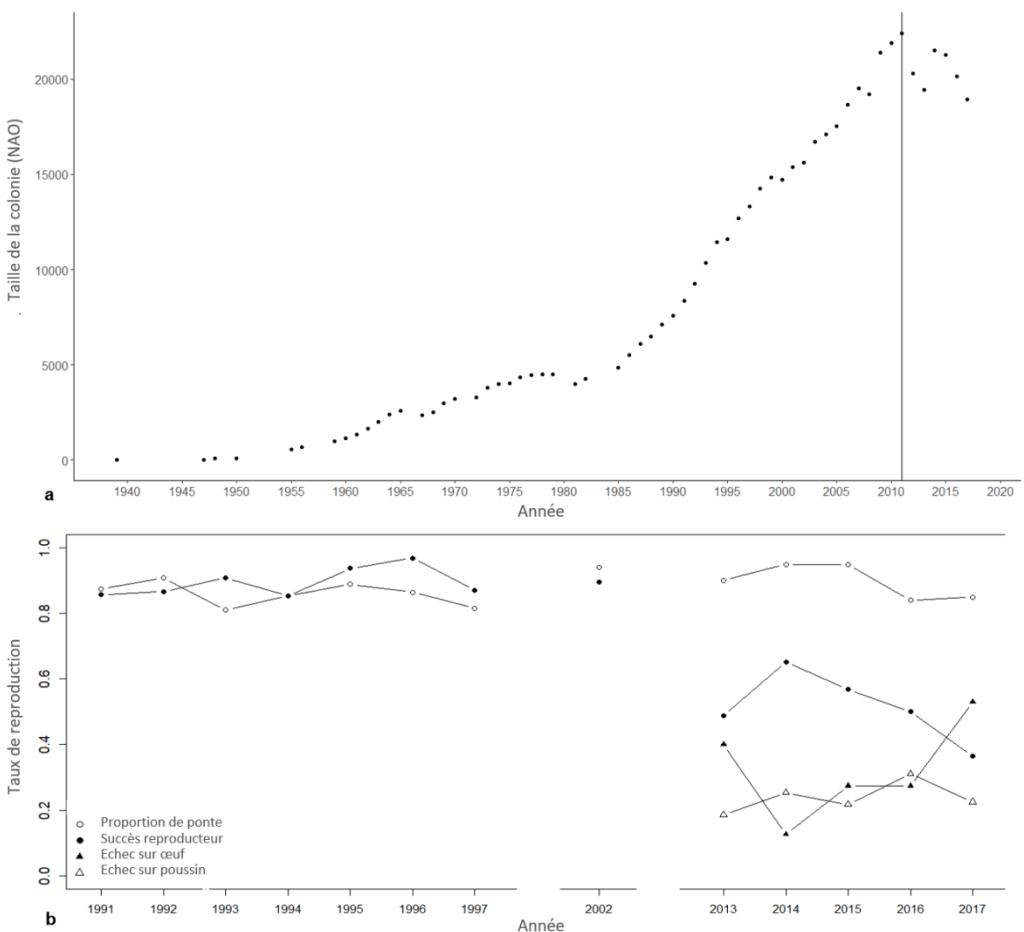


Figure 2. Variations interannuelles du succès de reproduction (a) et de l'effectif (b) de la population de fous de Bassan de Rouzic.

Evaluation de la dépendance aux rejets de pêche

S'ajuster à la disponibilité de proies pour les fous de Bassan implique de pouvoir modifier son comportement alimentaire. Ces modifications, de proies et d'efforts de recherche alimentaire peuvent affecter la condition corporelle des individus. Nous avons dans un premier temps étudié la variation du régime alimentaire des fous de Rouzic d'une saison de reproduction à l'autre à l'aide de l'analyse des isotopes stables. En nous appuyant sur les données GPS puis sur le suivi de la condition corporelle, nous avons ensuite évalué les modifications associées de l'effort de recherche alimentaire et de la condition corporelle. Nous avons finalement matérialisé l'influence du régime alimentaire sur ces deux derniers paramètres à l'aide d'un test de corrélation.

Résultats

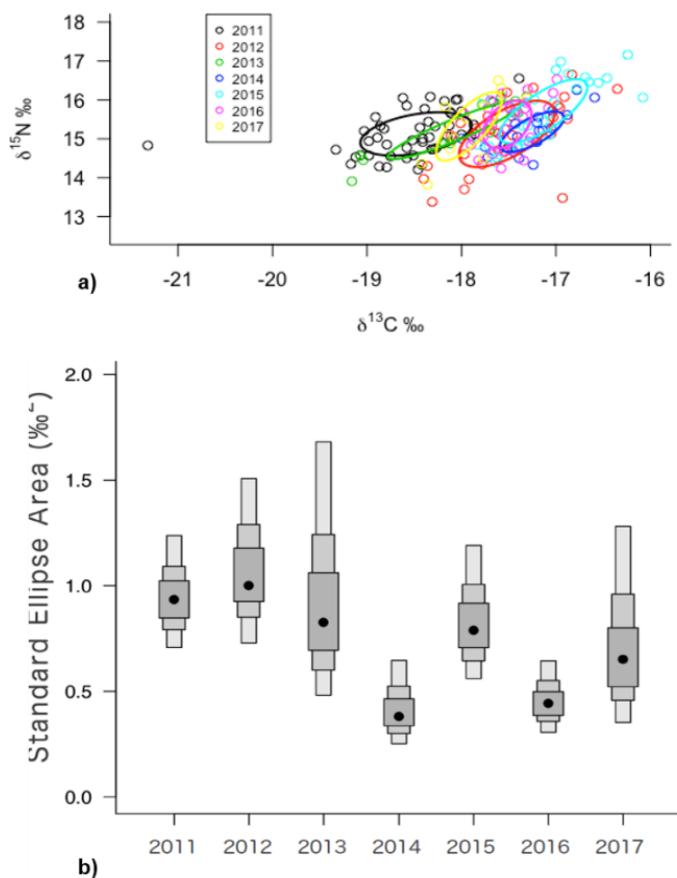


Figure 3. Analyses isotopiques : a) variations interannuelles des signatures individuelles. b) variation interannuelle de taille de la niche trophique.

La signature isotopique des fous de Bassan (Figure 3) varie significativement entre les années ($p < 0.001$) aussi bien pour le $\delta^{15}\text{N}$ ($p < 0.05$) que pour le $\delta^{13}\text{C}$ ($p < 0.001$). De plus nous avons montré que l'ampleur de leur niche trophique diminue au cours du temps ($p < 0.001$), c'est-à-dire qu'ils se nourrissent sur un panel de proies de plus en plus réduit. Le modèle de

reconstruction du régime alimentaire nous a permis d'estimer la proportion des trois plus grands types de proies (85% de la masse totale des régurgitas) ; les maquereaux, les orphies et les rejets (rougets grondins et gadidés). Les estimations du modèle confirment l'importance des variations interannuelles (Figure 4). Notamment, on observe une importante chute de la proportion de maquereaux dans les années récentes (de $0.55\% \pm 0.08$ en 2011 à $0.10\% \pm 0.06$ en 2015) coïncidant avec des augmentations de la proportion de rejets (de $0.14\% \pm 0.05$ en 2011 à $0.67\% \pm 0.07$ en 2015). Cette reconstruction du régime alimentaire des fous de Bassan de Rouzic met en évidence un patron inversé entre les maquereaux et les rejets, et une consommation stable de l'orphie (Figure 4).

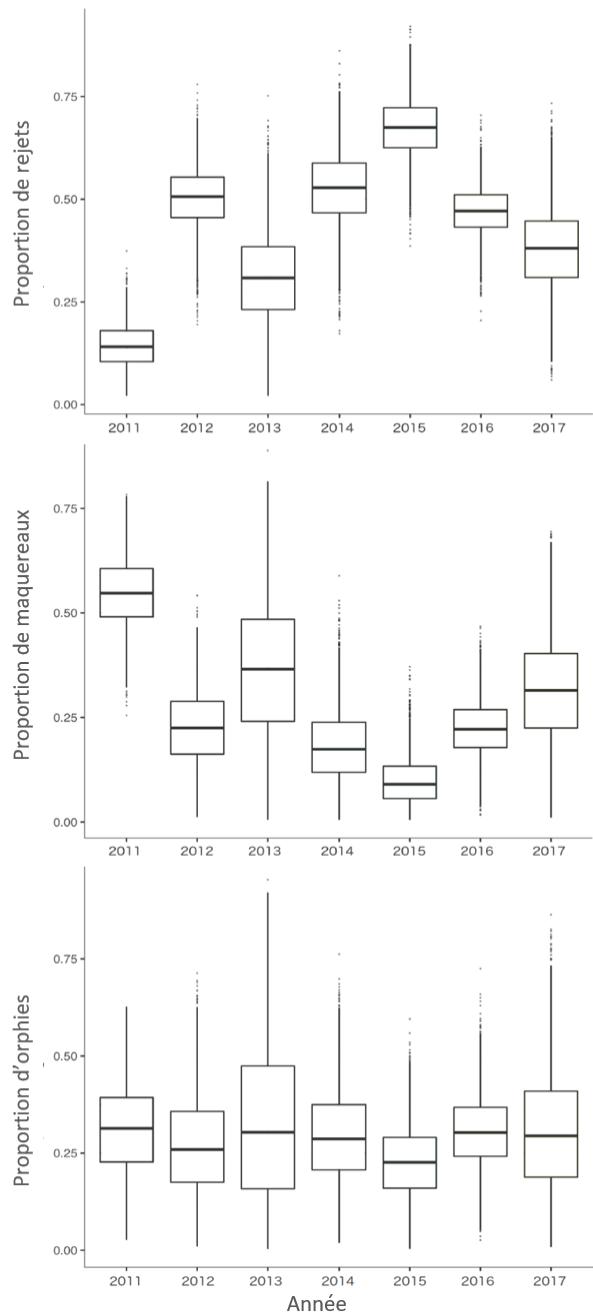


Figure 4. Estimation de la part des trois types de proies principaux, dans le régime alimentaire des fous de Bassan de Rouzic de 2011 à 2017

A l'instar du régime alimentaire, on observe de significantes variations interannuelles de la longueur des trajets de recherche alimentaire (Figure 5.a, $p < 0.01$) et de la surface de l'aire de recherche alimentaire (Figure 5.b, $p < 0.01$). En moyenne les années 2014 et 2015 sont des années où les individus ont parcouru de plus longues distances. La surface visitée est également plus étendue ces deux années de même qu'en 2012. On peut déjà noter ici, que ces années correspondent aux années de forte consommation de rejet. Les deux indices de condition corporelle que nous avons suivis présentent également des variations significatives ($p < 0.001$). La masse corporelle des adultes chute en dessous des 3 000 g moyens à partir de 2011, avec un léger regain en 2017 (Figure 5.c). L'épaisseur du muscle pectoral montre une décroissance constante après 2011, particulièrement marquée en 2014 (Figure 5.d).

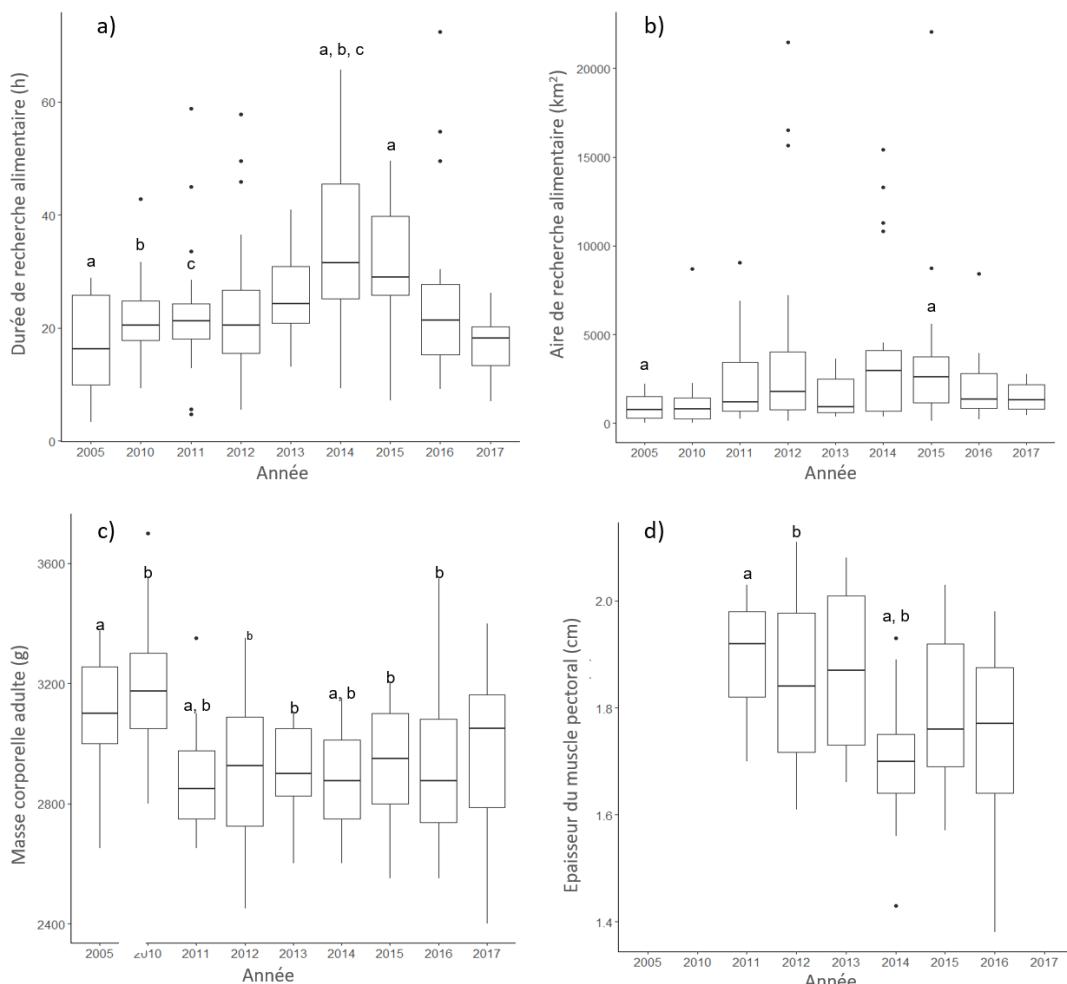


Figure 5. Variations interannuelles, a) de la durée du trajet de recherche alimentaire, b) de la surface de l'aire de recherche alimentaire, c) de la masse corporelle et d) de l'épaisseur du muscle pectoral.

Pour tester l'influence du régime alimentaire sur le comportement de recherche alimentaire et la condition corporelle, nous avons utilisé une technique dite de *bootstrap*. Le modèle de reconstruction du régime alimentaire estime la proportion de rejetté présente pour un

groupe d'individus (un groupe correspondant à une année). Nous ne disposons donc pas d'une valeur par individu à mettre en correspondance des valeurs de longueur de trajet ou de masse par exemple. La méthode de *bootstrap* consiste donc à s'appuyer sur des tirages aléatoires pour estimer la distribution de la corrélation (le r de Pearson) entre la part de rejet et chacune des quatre variables (longueur des trajets, surface de l'aire de recherche alimentaire, masse corporelle et épaisseur du muscle pectoral). L'effet est considéré significatif lorsque l'intervalle de confiance à 95% n'inclue pas 0 (Figure 6). Ainsi, on observe un effet positif sur les distances des trajets de recherche alimentaire parcourues et les surfaces des aires de recherche alimentaire. En définitive, quand les fous de Bassan de Rouzic consomment beaucoup de rejets, ils fournissent des efforts de recherche alimentaire plus importants. De la même manière, les individus se nourrissant plus de rejets, ont le muscle pectoral plus fin, par contre la masse corporelle ne présente pas de réponse significative.

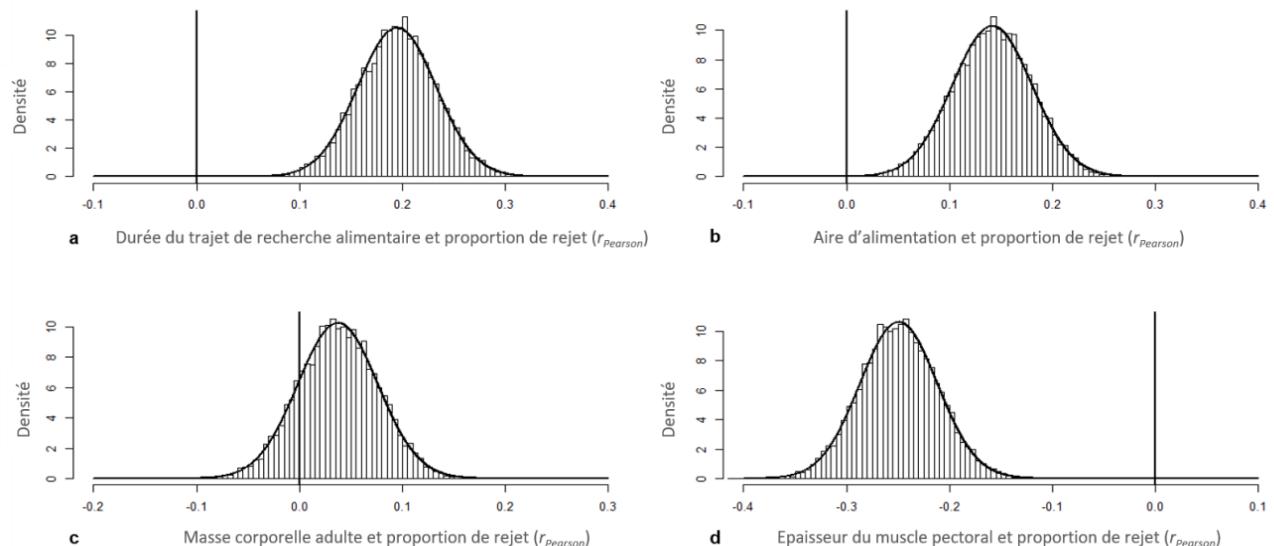


Figure 6. Corrélation entre la proportion de rejet dans le régime alimentaire et a) la durée du trajet de recherche alimentaire, b) la surface de l'aire de recherche alimentaire, c) la masse corporelle et d) l'épaisseur du muscle pectoral

Implications

Premièrement, notre étude met en évidence, pour les fous de Bassan en Manche, un équilibre entre la consommation de maquereaux et celle de rejets. Les espèces benthiques comme les grondins (*Triglidae*) ou les gadiformes, ne sont rendues accessibles à la consommation des fous que lorsqu'ils sont pêchés puis rejetés par-dessus bord. A l'inverse, les maquereaux peuvent être capturés naturellement par les fous (Garthe *et al.*, 2014), mais sont aussi présents dans les rejets de certaines pêches. Un doute subsiste donc sur la provenance de cette espèce dans le régime alimentaire des fous de Rouzic. Cependant, des rapports et des études sur les pratiques de rejets dans les eaux de l'UE montrent que les maquereaux représentent une fraction infime de la biomasse totale rejetée, alors que les

gadiformes et les grondins sont parmi les espèces les plus présentes, et constituent un apport anthropique majeur pour les fous de Bassan et d'autres oiseaux marins (Depestele et al., 2016; Enever et al., 2007; Uhlmann et al., 2013). En outre, la modification du comportement de recherche alimentaire liée à la consommation de rejets conforte l'idée que les maquereaux sont bien les proies naturelles privilégiées des fous de Bassan étudiés.

Étonnamment, les fous de Bassan augmentent leur effort de recherche alimentaire (durée et surface de recherche alimentaire) lorsqu'ils basculent vers la consommation de rejets (Figure 6). Ceci est en désaccord avec l'hypothèse de la malbouffe (Grémillet et al., 2008), qui postule que les rejets sont plus faciles d'accès que les proies naturelles pour les oiseaux marins. Ce résultat contredit également les études précédentes réalisées dans la même écorégion ; celles-ci montrent que les rejets sont des proies plus faciles à cibler pour les fous de Bassan, les navires de pêche en activité leur facilitant le repérage (Votier et al., 2010; Patrick et al., 2015). Toutefois, cela peut s'expliquer par deux hypothèses non exclusives : 1) Le fou de Bassan recherche dans un premier temps ses proies naturelles avant de se rabattre sur les rejets, augmentant ainsi la surface de son aire de recherche alimentaire et son temps en mer. 2) Une compétition intraspécifique accrue pour les rejets, dans le contexte d'une raréfaction des proies naturelles, diminue l'accès à cette proie anthropique et allonge le temps de recherche de nourriture. En conséquence, on a observé sur la durée de l'étude, que les oiseaux ont passé plus de temps à rechercher des aliments de moins bonne qualité énergétique, avec un impact négatif plutôt logique sur leur condition physique.

Ici, nos résultats sont cohérents avec les études précédentes, qui ont montré qu'un régime basé sur les rejets affectait les indicateurs de la condition physique des oiseaux marins, même compensés par un effort de recherche alimentaire inférieur (Grémillet et al., 2008; Cohen et al., 2014). Essentiellement, nous avons démontré que même si la masse corporelle des adultes ne montrait aucune relation statistiquement significative avec la consommation de rejets, l'épaisseur du muscle pectoral des oiseaux était significativement affectée (Figure 6). C'est, à notre connaissance, la première démonstration de l'impact de la « malbouffe » sur un indicateur de la condition corporelle indépendant de la masse chez les oiseaux marins. Cette tendance est extrêmement préoccupante, car les fous de Bassan adultes sont considérés comme particulièrement résistants, en raison de leur forte plasticité alimentaire et de leur capacité à stocker des réserves corporelles en dehors de la saison de reproduction (Nelson, 1978a). La réduction de la masse musculaire indique que les oiseaux ont déjà épousé toutes leurs réserves de graisse et commencent à cataboliser les protéines, ce qui peut entraîner un risque d'inanition irréversible (Le Maho et al., 1981). Ces résultats sont cohérents avec Lindstrom et al. (Lindstrom et al., 2000), qui ont également utilisé l'échographie pour démontrer la variation de la masse musculaire pectorale chez les limicoles, en fonction de leur état nutritionnel pendant la migration.

L'ensemble de ces résultats invalide l'hypothèse selon laquelle les rejets de pêche seraient une ressource directement bénéfique pour les fous de Bassan. Il montre un basculement

vers une proie de substitution délétère pour la santé des individus, et traduit une réduction de la disponibilité des proies naturelles des fous, les poissons pélagiques. Des études récentes ont montré un changement des communautés zooplanctoniques de la Manche Ouest, conséquence du réchauffement climatique (Molinero *et al.*, 2013). Ces modifications prennent la forme d'une « subtropicalisation » de la communauté de poissons de l'Atlantique Nord (Montero-Serra *et al.*, 2015). Plus précisément, l'aire de répartition du maquereau Atlantique s'est déplacée vers le nord, notamment dans l'Atlantique Nord-Est (Pacariz *et al.*, 2016), favorisant même la pêcherie islandaise de cette espèce. Ainsi, des modifications environnementales expliqueraient qu'à la limite sud de leur aire de répartition, les maquereaux soient moins abondants dans la zone d'alimentation des fous de Bassan.

Le comportement d'interaction avec les navires de pêche pour la consommation de rejets

Les fous de Bassan n'utiliseraient pas les mêmes techniques de chasse pour capturer des proies naturelles et pour se nourrir de rejets. En combinant le déploiement de GPS avec celui de caméra sur des fous de Bassan durant 5 saisons de reproduction (2011-2015), nous avons dans un premier temps décrit en détail le comportement d'interaction. Dans un second temps, cela nous a permis de comparer ce comportement avec celui de nourrissage sur des proies naturelles.

Résultats

Sur les 37 déploiements simultanés (GPS + caméra), 33 ont enregistré des trajets en mer (Figure 7) – les autres ont rencontré des problèmes techniques. Cela représente au total 49h d'enregistrement pour une moyenne par individu de 79 min. Sur les 33 caméras ayant enregistré en mer, 10 ont filmé l'interaction de l'individu avec un navire de pêche (Ce chiffre sous-estime le taux de rencontre car une partie seulement des trajets a été filmée). L'ensemble des interactions filmées a eu lieu avec des chalutiers (Figure 8). L'analyse des images a mis en évidence que les fous, lorsqu'ils sont en interaction avec un chalutier, passent un temps important posés sur l'eau entourés de nombreux congénères. Ils réalisent régulièrement de « petits vols » leur permettant d'observer le bateau et de se recaler sur sa trajectoire.

Sur les 33 trajectoires, 21 comportaient la signature du comportement d'interaction. Les séquences d'interaction observées durent en moyenne 3 h, l'interaction la plus courte étant de 27 min et la plus longue de 17h. En moyenne lorsqu'il y a interaction, les individus réalisent 3 séquences par trajet, parfois séparées par une ou plusieurs nuits en mer. Cela occupe 32% de leur temps actif – la nuit les fous ne volent pas et restent posés sur l'eau - sur un trajet de recherche alimentaire. En comparaison, les séquences de chasse naturelle durent en moyenne 50min pour une durée maximum de 5h, sont répétées jusqu'à 15 fois (moyenne : 5) au cours d'un même trajet et représente 21% du temps actif des fous. Ces

deux comportements peuvent être associés au cours d'un même trajet. Le comportement de recherche alimentaire naturel traduit une activité plus importante, avec de petites séquences de chasse « test » jusqu'à trouver un banc où une chasse active commence, ou un navire de pêche où une attente passive commence. Ainsi les individus n'ayant pas interagi avec des navires de pêche réalisent des trajets d'une durée moyenne de 19h quand les autres réalisent des trajets significativement plus longs ($p < 0.01$), de 32h en moyenne.

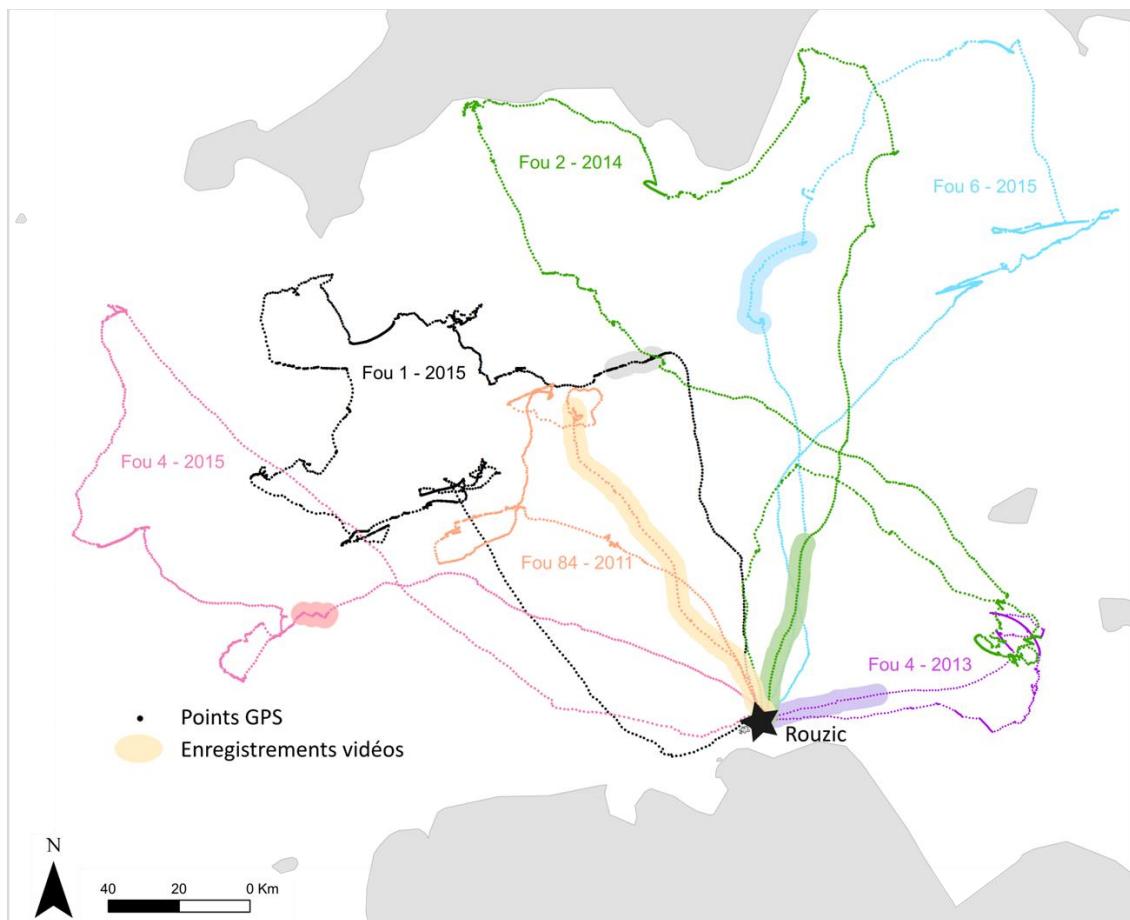


Figure 7. Suivi des fous de Bassan de Rouzic en manche par déploiement simultané de caméra et GPS

Implications

Bien que nous n'ayons pas encore réussi à mettre au point une méthode permettant d'extraire automatiquement les phases d'interactions entre les fous de Bassan et les navires de pêche, cette analyse nous a permis de mettre en évidence différents points importants de ce comportement. Les résultats mis en avant sont cependant à prendre avec précaution. Leur cohérence avec les observations réalisées sur les caméras leur donne tout de même une crédibilité suffisante pour être discutée. Tout d'abord la différence de durée entre chasse naturelle et nourrissage en interaction met en évidence que cette technique est moins efficace que la chasse de proies naturelles. Toutefois, les individus semblent faire

preuve d'un comportement opportuniste, « testant » sur leur route des zones de chasse naturelle et s'arrêtant derrière un chalut s'ils n'ont pas « fait le plein » avant. Cela s'oppose aux études précédentes réalisées sur des fous de Bassan en mer celtique décrivant des stratégies distinctives entre individus, dont la spécialisation sur la consommation de rejets (Patrick et al. 2015, Votier et al. 2010). Des différences interindividuelles systématiques, pourraient venir du cap choisi au départ de la colonie qui guiderait vers des zones de densité de pêche plus ou moins importante. De la même manière, ces études ne relèvent pas la différence de durée totale du trajet que nous montrons. Celle-ci s'explique par la moindre efficacité à obtenir une quantité suffisante de proies à proximité des bateaux du fait de la forte compétition interindividuelle.

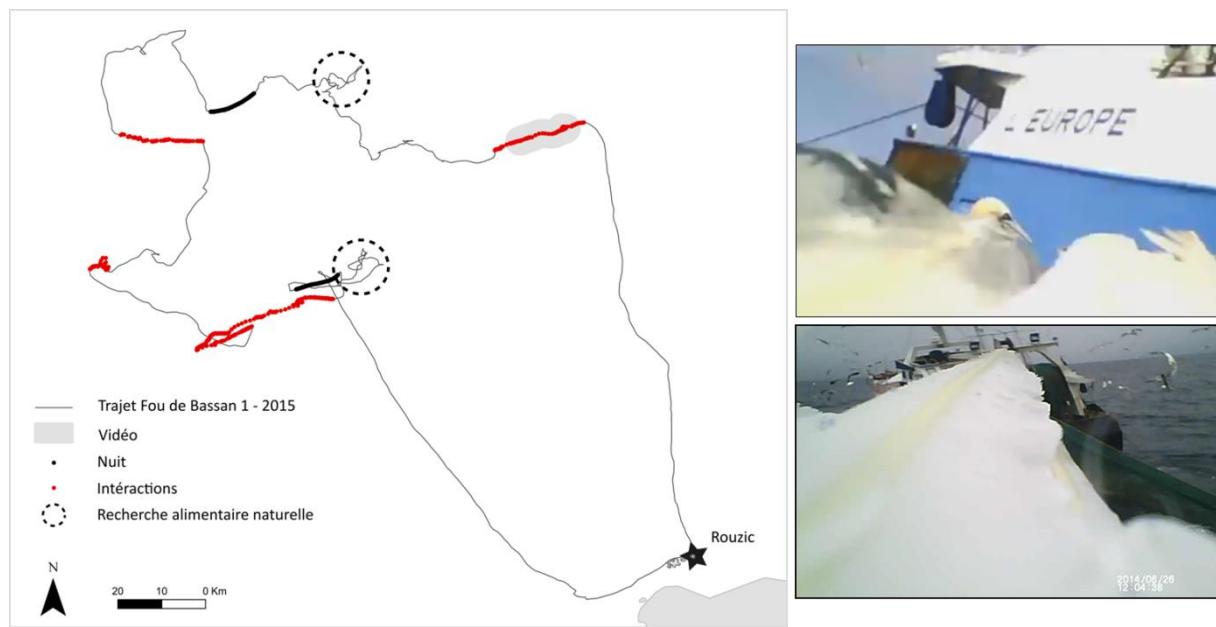


Figure 8. Trajectoire d'un fou de Bassan de Rouzic suivi par caméra et GPS, annotée a posteriori

Lorsqu'ils nourrissent leurs poussins, les fous de Bassan sont contraints de revenir à terre le plus vite possible, dès qu'ils ont capturé suffisamment de proies pour se nourrir et nourrir leur poussin. L'augmentation de la durée du trajet de recherche alimentaire peut être défavorable au bon déroulement de la reproduction. Particulièrement, en cas d'attente prolongée, un individu resté à terre peut choisir de partir en mer se nourrir avant le retour de son partenaire, laissant le poussin exposé aux prédateurs (Lewis *et al.*, 2004). Cette stratégie de recherche alimentaire, favorisant les rejets de pêche, nuit donc directement à la valeur sélective des individus. Elle conforte l'idée selon laquelle la consommation de rejets pourrait former un piège écologique pour les fous (Tew-Kai *et al.*, 2013).

Exposition des fous à la compétition et aux captures accidentelles pendant la période inter-nuptiale

Durant la période inter-nuptiale, et particulièrement sur leurs zones d'hivernages, les fous de Bassan peuvent être exposés à différents risques comme ceux de captures accidentelles par les pêcheries. De la fidélité interannuelle à ces zones, pourrait dépendre l'exposition à ces risques, par exemple si les interactions sont forcées par la raréfaction des ressources naturelles. De 2006 à 2016, nous avons équipé 178 fous de Bassan de l'archipel des Sept-Îles de GLS afin de connaître leurs zones d'hivernage. En analysant les données des appareils ayant enregistré sur plusieurs années consécutives, nous avons également pu tester la fidélité des individus à leurs sites d'hivernage (de mi-octobre à mi-janvier). En parallèle, nous avons réalisé l'échantillonnage de 2cm de la pointe de leurs rémiges primaires (plumes de vol) afin d'obtenir la signature isotopique propre à leur régime alimentaire durant la période inter-nuptiale. Ainsi nous avons pu évaluer l'exposition des fous de Rouzic aux risques particuliers que représentent la compétition avec les pêcheries et les captures accidentnelles.

Résultats

Tableau 1. Déploiement et recapture des GLS. Recaptures consécutives donne le nombre d'oiseaux recapture l'année suivant son déploiement (pas de recaptures en 2009). Recaptures totales donne le nombre d'oiseaux recaptures sur l'ensemble de la durée de l'étude.

Année de déploiement	Déployé (n)	Recaptures consécutives (n, %)	Recaptures totales (n, %)	Téléchargé (n)
2006	10	9 (90%)	9 (90%)	7
2008	39	23 (59%)	31 (79%)	20
2010	37	26 (70%)	26 (70%)	21
2011	20	7 (35%)	10 (50%)	6
2014	21	8 (38%)	8 (38%)	4
2015	23	2 (9%)	3 (13%)	0
2016	22	1 (4%)	3 (14%)	0

La proportion de fous de Bassan équipés de GLS et recapturés les années suivantes a diminué de manière spectaculaire au cours de la période d'étude (Tableau 1). Ces proportions sont passées de 90% en 2006-2007 à moins de 10% après 2015. Au total, 82 GLS ont été récupérés et les données contenues dans 52 appareils ont pu être analysées. Parmi eux, les 20 appareils déployés en 2008 ont enregistré des données pendant deux périodes

d'hivernage consécutives. Celles-ci ont révélé une fidélité extrêmement élevée aux sites d'hivernage entre les hivers 2008-2009 et 2009-2010 (Figure 9), mesurée à l'aide de la répétabilité de la longitude ($R^2 = 0,90$, $p < 0,001$) et de la latitude ($R^2 = 0,88$, $p < 0,001$) du centroïde des zones d'hivernage individuelles. La distance moyenne entre les centroides des aires d'hivernage consécutives des mêmes individus était de $443,1 \pm 555,9$ km (intervalle : 18,1-1837,0 km).

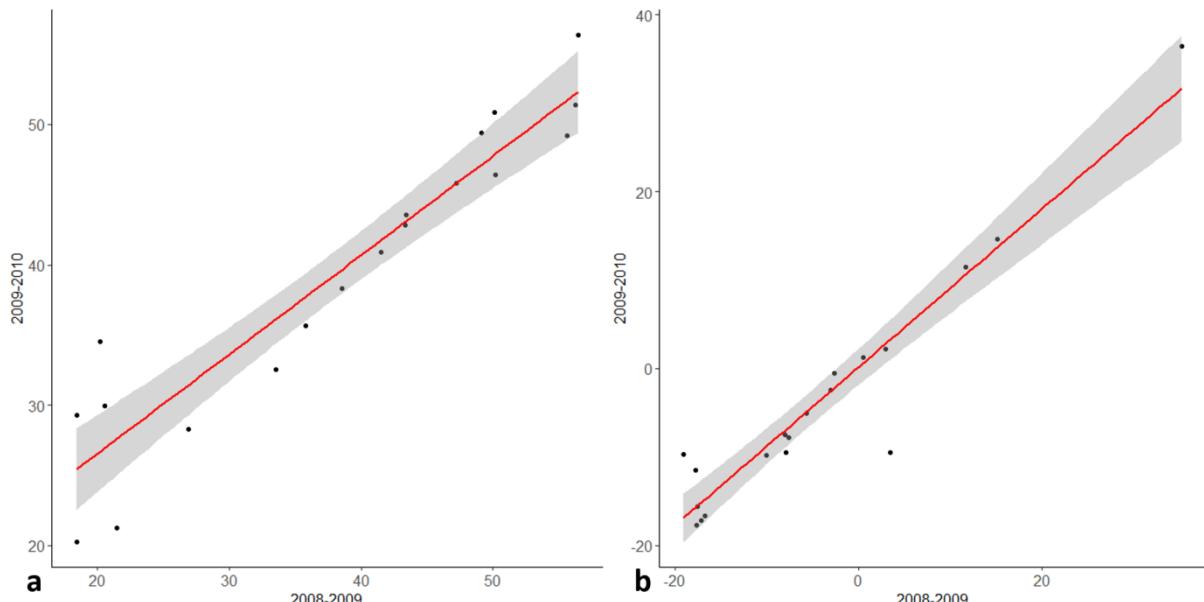


Figure 9. Fidélité aux sites d'hivernages. Degré de répétabilité de la longitude (a) et de la latitude (b) du centroïde de l'aire d'hivernage pour des individus ayant été suivis plusieurs années consécutives.

Dans l'ensemble, les fous de Bassan de l'île Rouzic utilisent une vaste gamme d'habitats en hiver (Figure 10). Leur distribution inter-nuptiale s'étend de la mer du Nord à la côte mauritanienne et des îles Canaries à la Méditerranée orientale, avec la présence remarquable d'un individu deux années consécutives en mer Noire. Nous avons identifié et séparé trois grandes zones d'appartenance des sites d'hivernages des individus suivis (Tableau 2) ; les eaux européennes (golfe de Gascogne, mer celtique et mer du Nord) opposé aux eaux Ouest Africaines (eaux Mauritanianes, Canaries, Atlantique Marocain) séparées l'une de l'autre à la latitude du détroit de Gibraltar (36°N). Les individus qui ont passé ce détroit ont été classés dans la troisième zone, la Méditerranée. Aucun oiseau n'a été enregistré en Méditerranée durant les hivers 2006/2007, 2011/2012 et 2014/2015. L'utilisation des eaux européennes et africaines montre des variations équilibrées, parfois à l'avantage des régions du nord (2010/2011), et au profit de zones plus méridionales dans d'autres (2006/2007, 2009/2010). Dans l'ensemble, nous n'observons pas de tendance claire à privilégier un domaine au détriment d'un autre.

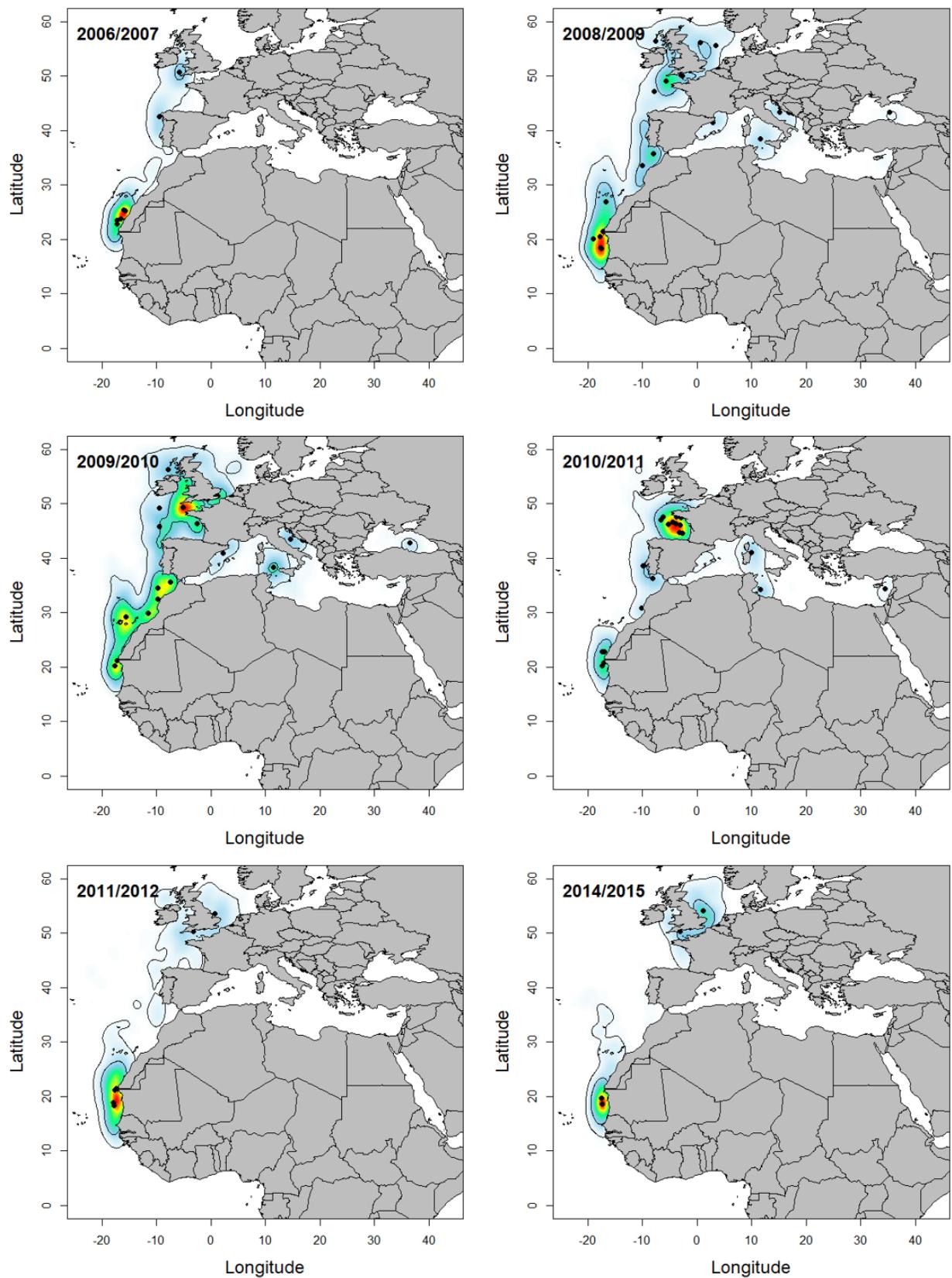


Figure 10. Aires d'hivernages des fous de Bassan de Rouzic. Estimation des densités d'utilisation (kernel), avec les couleurs plus chaudes pour les zones les plus fréquentées, et centroides de ces aires d'hivernages.

Tableau 2. Proportions de fous de Bassan ayant hiverné dans les différentes régions maritimes. Eu: eaux Européennes; OA: eaux Ouest Africaines; Med: eaux Méditerranéennes.

Régions d'hivernage	2006/2007	2008/2009	2009/2010	2010/2011	2011/2012	2014/2015
Eu	2 (29%)	7 (35%)	7 (35%)	13 (62%)	2 (33%)	2 (50%)
OA	5 (71%)	9 (45%)	9 (45%)	5 (24%)	4 (67%)	2 (50%)
Med	0 (0%)	4 (20%)	4 (20%)	3 (14%)	0 (0%)	0 (0%)
Tot	7	20	20	21	6	4

La signature isotopique des fous de Bassan montre des variations interannuelles significatives ($p < 0,001$) expliquées par les variations du $\delta^{13}\text{C}$ ($p < 0,01$; Figure 11.a), avec des taux particulièrement bas pour la période inter-nuptiale 2013/2014 ($p < 0,001$). Ces variations ne sont pas associées à une tendance dirigée vers de plus faible ou de plus fortes valeurs au cours de la période d'étude. Aucune variation significative de $\delta^{15}\text{N}$ n'est observée (figure 11.b). Mais, on peut signaler une disparition des valeurs basses et une contraction vers les valeurs hautes de la distribution annuelle des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ au cours de la période de suivi.

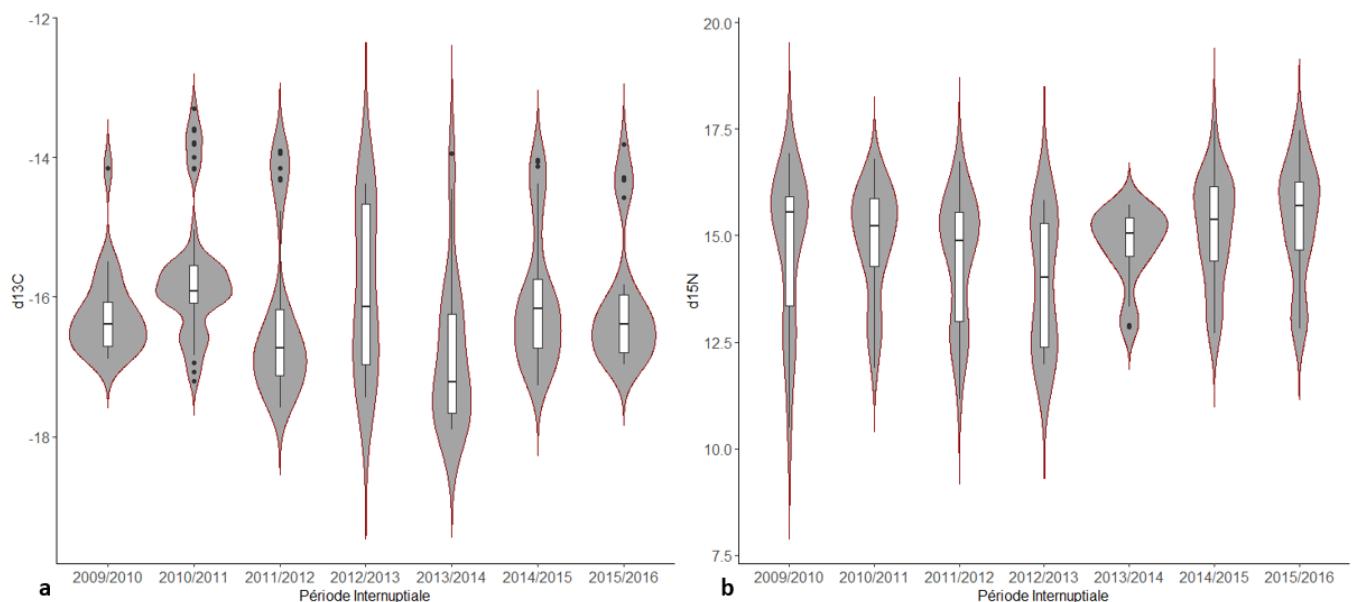


Figure 11. Variations interannuelles de la distribution des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (a) et $\delta^{15}\text{N}$ (b) pour les hivers 2009-2010 à 2015-2016

Implications

Le déploiement de GLS, sur une période de 10 ans, afin de suivre l'aire de répartition inter-nuptiale des fous de Bassan, a mis en évidence une réduction très marquée de la proportion de recaptures et questionne les taux de survie interannuels des fous adultes. Notamment, nous avons montré une forte fidélité aux sites d'hivernage, certains d'entre eux étant exposés à de fortes menaces telles que celle des pêches illégales. Cependant, aucun patron clair ne montre une affection différenciée entre les eaux européennes, les eaux africaines et les eaux méditerranéennes. On observe toutefois la tendance d'une augmentation du niveau trophique moyen de la population au cours de l'étude.

Durant les dix années de suivi, sept années de déploiements de GLS ont eu lieu. Malgré l'utilisation d'un protocole et le matériel de déploiement strictement identiques, un taux de recaptures nettement plus bas a été relevé pour les quatre dernières années. En 2015, nous avons relevé que certains individus (30 %) équipés en 2014 avaient perdu leur bague portant le GLS. En effet ces bagues étaient un peu plus courtes que les précédentes années, ce qui les avait sans doute fragilisées. Toutefois, ces cas ne sont pas assez fréquents pour expliquer le très faible taux de recapture. De plus, la persistance d'un taux de recapture très bas les deux années suivantes confirme l'hypothèse d'un problème lié au taux de retour des individus suivis. Le déploiement de GLS est un moyen couramment utilisé pour suivre les mouvements des oiseaux marins sur le long terme (e.g. Nel *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2006; Grémillet *et al.*, 2015) et aucun effet sur la condition des individus et encore moins sur leur survie n'a été observé. Par conséquent, cette observation semble refléter l'inversion de la croissance de la colonie et implique ; soit qu'au moment des recaptures, les individus, s'ils ont tenté de se reproduire, ont rencontré un échec précoce et ne viennent plus sur la colonie, favorisant leur survie en mer, soit qu'ils n'ont pas survécu. Ces deux problèmes peuvent découler directement ou indirectement de conditions potentiellement rencontrées pendant la période inter-nuptiale.

Justement, notre étude confirme la forte fidélité des oiseaux marins à leurs site d'hivernage d'une année sur l'autre (Phillips *et al.*, 2005, 2006). Ce trait est courant chez les prédateurs marins supérieurs (ex. Cétacés, Calambokidis *et al.*, 2001; pinnipèdes, Bradshaw *et al.*, 2004; requins, Jorgensen *et al.*, 2009), car cette stratégie favorise l'accès à des ressources prévisibles comme celle des upwellings (Bradshaw *et al.*, 2004; Weimerskirch, 2007). Cependant, la fidélité à de bonnes conditions environnementales peut avoir des conséquences négatives dans un environnement perturbé, comme dans le cas des captures par les pêcheurs. Les eaux ouest africaines sont soumises à la pression d'une importante pêcherie artisanale, couplée à la présence d'unités industrielles étrangères, européennes, russes et chinoises. Faces à cette pression multiple, les états côtiers de ces régions peinent à protéger leurs ressources et cette région et une importante zone de pêche illégale et non contrôlée (Agnew *et al.*, 2009). Pour les oiseaux marins, l'absence de moyen de prévention des captures accidentnelles voire des captures intentionnelles au sein de ces pêcheries,

exacerbe les risques de mortalité. En 2013, au cours d'un contrôle dans le port de Nouadhibou en Mauritanie, des garde-côtes ont découvert dans la cale d'un chalutier chinois des caisses censées contenir des Maigres (*Argyrosomus regius*) mais qui en fait étaient pleines de fous congelés (<http://www.ornithomedia.com/breves/massacre-fous-mauritanie-01405.html>, consulté en juin 2018). Cette mortalité propre à une zone d'hivernage devrait influencer la proportion d'individus la visitant en réduisant la part de ceux qui la visitent (Chapman *et al.*, 2011; Hebblewhite et Merrill, 2011). Cependant, nos résultats n'ont pas montré un tel schéma et si le taux de mortalité en mer a changé au cours de la période d'étude, il ne l'a pas fait de manière différentielle dans une zone. Entre autre, des captures accidentnelles sont également rapportées en Méditerranée (Belda et Sanchez, 2001; Barcelona *et al.*, 2010) et en Europe (Oliveira *et al.*, 2015), et bien que ces captures soient la principale source de mortalité pour les oiseaux marins en mer (Croxall *et al.*, 2012), d'autres comme la pollution (Pierce *et al.*, 2004) ou les collisions avec les éoliennes en mer (Furness *et al.*, 2013) pourraient émerger.

De plus, la légère tendance observée dans la signature en $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 11.b) reflète un problème d'envergure pour les oiseaux marins, la diminution de leurs proies de bas niveau trophique (Cury *et al.*, 2011). Le $\delta^{15}\text{N}$ d'un individu est dépendant du niveau trophique de ses proies (McKechnie, 2004) et les individus consommant ce type de proies ont donc un $\delta^{15}\text{N}$ plus faible que ceux consommant des rejets par exemple (Kakela *et al.*, 2010). Ainsi, si on observe que la distribution de ses valeurs au sein de la population se concentre à des niveaux plus élevés, cela nous indique une diminution des proies de bas niveau trophique dans leur régime alimentaire inter-nuptiale. Ces espèces, les poissons fourrages, sont aujourd'hui la cible d'une pêche minotière qui exerce une pression importante sur leur stock (Essington *et al.*, 2015) pour répondre à une demande croissante en farine animale pour l'aquaculture (Froehlich *et al.*, 2018). Face à cette compétition, les individus rencontrent des difficultés à se nourrir (Cury *et al.*, 2011), ce qui peut affecter ensuite leur reproduction (Bearhop *et al.*, 2004; Inger *et al.*, 2008; Sorensen *et al.*, 2009). Cela expliquerait une augmentation des cas d'échecs précoce chez les fous de Bassan de Rouzic, et ainsi compléter l'explication de la baisse du taux de recapture.

Discussion générale

Implications des résultats pour la conservation des fous de Bassan des Sept-Îles.

Le fou de Bassan est une espèce emblématique de la conservation des oiseaux marins en France et le sort de la population de Rouzic ne laisse pas le grand public indifférent. A l'instar d'un grand nombre d'oiseaux marins, il se révèle ainsi comme un objet frontière (Lescroël *et al.*, 2016) permettant de motiver et de réunir un grand nombres d'acteurs autour d'un enjeu de conservation régional, et international. Au sein de la réserve naturelle nationale de l'archipel des sept-îles, la seule colonie de reproduction française de cette espèce bénéficie d'un statut de protection fort. Malgré cela, au cours de la dernière décennie, notre étude a mis en évidence une inversion de la dynamique de la population et une baisse du succès reproducteur. La mise en place d'un suivi bio-télémétrique nous a alors permis de dépasser les limites terrestres de la réserve, celles de la France et même celles de l'Europe pour chercher à comprendre et expliquer ces changements.

Nous avons mis en évidence qu'une diminution de la proportion de maquereaux présents dans le régime alimentaire des fous étaient compensée par une augmentation de la consommation de rejets par les fous de Rouzic. Cette stratégie de recherche alimentaire est moins efficace que la chasse de proies naturelles car elle entraîne une augmentation de la durée des trajets en mer et fournit des proies de moins bonne qualité nutritionnelle. Son utilisation ne semble d'ailleurs pas être une stratégie privilégiée, mais une conséquence de la difficulté à trouver suffisamment de proies naturelles. Pendant la saison de reproduction, l'augmentation des efforts de recherche alimentaire conduit à diminuer les chances de réussir la reproduction et expliquerait donc la baisse du succès reproducteur observée sur le site de Rouzic (Lewis *et al.*, 2004).

La difficulté à trouver des proies pélagiques, riche énergétiquement, n'a pas lieu seulement en Manche durant la saison de reproduction. Comme suggéré par notre analyse, durant la saison inter-nuptiale, la consommation de petits poissons pélagiques a diminué au cours du temps. Cette observation n'est pas associée à une des régions d'hivernage particulière des fous de Rouzic, et semble homogène sur leur répartition inter-nuptiale. Ces restrictions de proies couplées à celles rencontrées en manche contribuent à l'augmentation des taux d'échec de reproduction observés (Frederiksen *et al.*, 2004). L'arrivée des individus affectés par le manque de nourriture au moment de débuter la reproduction pourrait notamment favoriser les échecs précoces.

Il est ici essentiel de noter que ces analyses et le suivi de la reproduction ont été réalisés sur des échantillons complètement distincts. Le suivi bio-télémétrique n'a été réalisé que sur des individus élevant un poussin, nous avons donc automatiquement exclu les individus concernés par des échecs précoces. Dans les conditions d'échec observé sur l'autre échantillon, les individus suivis peuvent donc être considérés comme particulièrement

résilients (Grandgeorge *et al.*, 2008). Par conséquent, les réponses observées peuvent être tamponnées et les effets mesurés plus forts à l'échelle de la colonie.

Par ailleurs, nous avons constaté une forte baisse du taux de recapture des GLS qui sous-tend une diminution de la survie des fous de Bassan des Sept-Îles. Bien qu'il soit difficile d'établir clairement les causes de mortalité, notre étude a permis de mettre en avant un risque majeur pour les fous et pour les oiseaux marins en général : les captures accidentelles et potentiellement intentionnelles par les pêcheries. Les fous présentent une grande fidélité à leurs sites d'hivernages et parmi ces sites certains sont connus comme étant des points chauds de captures accidentelles (Grémillet *et al.*, 2015). Nous avons donc montré que les fous de Rouzic étaient très probablement exposés à ces risques pendant la période inter-nuptiale. Toutefois, nous avons également observé que les faibles taux de retour n'étaient pas propres à certaines zones et que donc la diminution de la survie était « globale ». Bien que la mortalité due aux captures accidentelles ne puisse pas être exclue dans les autres zones, ces résultats conduisent à envisager d'autres sources de risques pour les fous de Rouzic, comme les collision avec les éoliennes en mer par exemple (Furness *et al.*, 2013).

Finalement, l'ensemble de ces observations nous poussent à voir plus loin qu'une simple réponse à la densité dans la trajectoire observée pour la population de Rouzic (Lewis *et al.*, 2006). Les échecs de reproduction répétés, la baisse du taux de survie peuvent être facilement associés à l'enrayement de la dynamique positive de la colonie. Si les conditions restent trop peu favorables au bon déroulement de la reproduction en manche et que de plus elle doit faire face à des taux de mortalité importants durant la période inter-nuptiale, l'avenir de la colonie de fous de Bassan de l'archipel des Sept-Îles pourrait être compromis.

Signaux de l'environnement des fous de Rouzic et limites de notre étude

Les changements que nous observons dans la dynamique de la population de Rouzic, dans le comportement ou encore le régime alimentaire des adultes nicheurs, sont le reflet de changements de leur environnement à différentes échelles. Ainsi, on peut extraire des signaux donnés par les fous sur leur environnement (Piatt *et al.*, 2007). Toutefois, notre compréhension de leurs réponses dans un système complexe est parfois limitée et compliquée alors l'interprétation de ces signaux.

Mortalité et impact des pêcheries

Dans notre étude, nous traduisons la baisse du taux de recaptures d'individus équipés de GLS, ceux que nous suivons d'une année sur l'autre donc, par une potentielle baisse de la survie adulte due aux captures accidentelles. Les accidents causés par les pêcheries sont la cause la plus importante de mortalité pour les oiseaux marins en mer (Croxall *et al.*, 2012) et les fous n'échappent pas à ce sort (Oliveira *et al.*, 2015) ; Les fous de Bassan de Rouzic interagissent régulièrement avec des navires de pêche (Section 2 et 3 des résultats) et fréquentent des zones connues pour leur forte probabilité de captures (Section 4 des

résultats), il est donc valable d'émettre l'hypothèse selon laquelle leur survie serait affectée par ces interactions.

Toutefois, il serait intéressant d'aller plus loin et d'estimer le taux de mortalité lié aux activités de pêches dans notre système (Tuck, 2011). Cette question est centrale à l'étude de l'interaction entre oiseaux marins et pêches car elle permet notamment d'estimer des seuils de mortalité, et donc de captures autorisées, tolérables pour la survie d'une population (Synthèse en Annexe I). Pour la population de Rouzic, cela nécessite d'abord d'estimer le taux de survie de la population et dans un second temps de tester l'effet de la pêche sur cette survie.

Pour répondre au besoin d'estimer la survie, depuis 2014, les individus capturés sont bagués avec une bague darvic gravée d'un code à trois lettres, identifiable à distance, et permettant donc un suivi sur le long terme de l'histoire de vie de ces fous. Le suivi de ces individus et de ceux marqués depuis, devrait bientôt permettre la constitution d'une base de données suffisante pour estimer la survie à l'aide d'analyses de capture-marquage-recapture (CMR, e.g. Delamare and Kerry, 1994; Arnold *et al.*, 2006; Francis and Sagar, 2012). Nous projetons d'ores et déjà d'utiliser ces méthodes avec les données de retour des individus équipés de GLS, afin d'obtenir une estimation du taux de survie. Une fois le taux de survie estimé, il pourra être confronté à l'influence de différents facteurs, comme les captures accidentnelles par exemple, pour estimer leur impact.

Il est alors nécessaire de connaître le taux de captures accidentnelles auxquelles est soumise la population. Pour les fous de Rouzic, cela représente un véritable challenge. En effet la principale source de données pour estimer ces interactions vient des observateurs embarqués (Gilman *et al.*, 2017), lesquels sont absents des navires illégaux et rares sur les petites unités artisanales (Pauly *et al.*, 2014). De plus, ces observations ne peuvent prendre en compte que les oiseaux remontés à bord, inexistant dans le cas des collision avec les câbles des chaluts (Croxall, 2008). Toutefois, l'effort de pêche rencontré dans les zones visitées par les oiseaux suivis peut être un bon indicateur du potentiel de captures accidentnelles (Annexe I). Ces données ne sont pas toujours accessibles, mais une estimation des efforts et des captures, prenant en compte les pêches illégales a été réalisée et mise à disposition par Pauly et Zeller en 2016.

En conclusion, nous pouvons rappeler que ces méthodes, depuis la récolte des données jusqu'à leur analyses sont coûteuses en temps. Il serait donc judicieux de s'appuyer sur le signal suffisamment inquiétant que nous envoyent les fous de Bassan pour appliquer le principe de précaution et chercher à minimiser dès maintenant les risques de captures accidentnelles partout sur son aire de répartition. La présence aujourd'hui exceptionnelle d'un fou deux années consécutives en mer Noire, doit nous rappeler qu'avant de subir la pression de captures intentionnelles et accidentnelles trop importante dans cette région, le fou de Bassan y était commun en hiver (Tsvelikh, 2016).

Diminution de la disponibilité des proies naturelles

Parmi les signaux que nous avons observés au cours de notre étude, celui d'une vraisemblable raréfaction de la ressource et particulièrement des proies naturelles est le plus fort. En effet, le régime alimentaire des oiseaux marins est un bon indicateur de la disponibilité de leurs proies (Piatt *et al.*, 2007; Einoder, 2009) et ce lien a déjà été mis en évidence spécifiquement chez le fou de Bassan (Montevecchi and Myers, 1996; Montevecchi *et al.*, 2009). Une étude récente a même mis en avant, chez la sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) dans le golf du Maine (USA), que le régime alimentaire des poussins pouvait prédire le recrutement à venir des populations de leurs proies (Scopel *et al.*, 2017). Nous pouvons donc accorder une certaine confiance aux tendances que nous avons observées.

Toutefois il serait intéressant de vérifier ces signaux en les comparant à des indices de l'abondance de ces proies. Ici encore, la tâche n'est pas des plus simples. En Europe, la biomasse annuelle moyenne des principaux stocks exploités par la pêche est disponible dans les rapports du CIEM (ICES, 2017) en ligne. Ces stocks, correspondant à l'unité fonctionnelle de gestion et de modélisation de la dynamique populationnelle en halieutique, recouvre une aire de répartition allant bien au-delà de celle de nourrissage des fous pendant la période de reproduction. Par exemple, l'abondance du maquereau n'est estimée qu'à l'échelle de l'Atlantique Nord Est, et ne peut pas refléter les dynamiques régionales comme celles que nous observons. A l'inverse, à l'échelle de l'aire de répartition inter-nuptiale, la grande diversité de zones visitées et le manque de précision dont nous disposons sur les proies consommées augmentent considérablement la quantité de stocks à explorer.

Une approche intéressante pour évaluer l'interdépendance entre les fous de Bassan et leurs proies serait de construire un modèle écosystémique de la zone d'étude qui nous intéresse. Ce type de modèle s'attache à modéliser l'abondance des différents compartiments trophiques et leurs interdépendances (Moullec *et al.*, 2017). L'abondance des espèces commerciales, comme le maquereau, est modélisée à partir d'indices issus des campagnes scientifiques et de données de captures issues des pêches (Christensen and Walters, 2004). Elles sont soumises à la pression de leurs prédateurs et à la dépendance de leurs proies. Parmi les prédateurs, des compartiments représentant les pêches peuvent être modélisés. Ces modèles sont donc un outil très intéressant pour évaluer la pression que peut exercer une pêcherie sur une espèce, sans nuire à la dynamique de l'espèce, mais également en prenant en compte les besoins d'autres tops prédateurs comme les oiseaux marins (Pauly *et al.*, 2000). Notre compréhension fine des relations des fous de Bassan à leurs proies naturelles et anthropiques permettrait dans cette approche de bien cibler les liens et les interdépendances à modéliser.

Changement climatiques, impacts locaux et globaux

La limite principale de notre étude est que nous nous sommes focalisés sur la relation des fous de Bassan avec les pêches et que nous n'avons pas exploré l'impact d'autres

modifications de leur environnement sur les changements observés. La fluctuation des proies nous en donne un aperçu, mais nous savons que les fous répondent également à des processus locaux tels que la direction et la force des vents (Amélineau *et al.*, 2014) ou des processus plus globaux tels que l'oscillation Nord Atlantique (Warwick-Evans *et al.*, 2016).

Une des perspectives majeures de ce projet est d'utiliser la connaissance acquise sur les différentes stratégies de recherche alimentaire et leur répartition spatiale pour modéliser l'utilisation de l'habitat par les fous de Bassan (Patterson *et al.*, 2008; Žydelis *et al.*, 2011). Cela permettrait de tester en parallèle de la disponibilité de rejets de pêche et de proies naturelles (sous réserve d'obtenir les données) l'influence de facteurs environnementaux (e.g. température des eaux de surface, productivité primaire) sur la répartition spatiale des fous et in fine, d'estimer leurs coûts de recherche alimentaire. La construction de ce modèle donnerait ensuite l'opportunité de projeter les modifications de l'environnement des fous et d'évaluer leurs réponses à ses modifications. A terme, on ajouterait ainsi à la dimension descriptive de notre travail, une dimension prédictive.

Approche écosystémique des pêches et conservation des oiseaux marins

Les changements de grandes ampleurs qui menacent l'environnement marin (augmentation de la température de surface, acidification), modifient la distribution et les interdépendances des espèces et des pêcheries (Brown *et al.*, 2010; Blanchard *et al.*, 2012; Albouy *et al.*, 2014), affectant l'ensemble du socio-écosystème marin. Les fous de Bassan de Rouzic en limite sud de l'aire de répartition de l'espèce font déjà face à ces changements en Manche, comme le montre notre étude (Section II). Dans ce contexte, chercher à mettre en place des stratégies de conservation favorisant la disponibilité de proies ou minimisant les risques de mortalité pourrait paraître dérisoire face aux forçages climatiques. Ils présentent de plus un effet cumulatif (Maxwell *et al.*, 2013) qui accentue les menaces causées par d'autres facteurs comme les éoliennes offshore (Garthe and Hüppop, 2004) ou les pêcheries (Barbraud *et al.*, 2012). Cependant diminuer les impacts externes liés à l'exploitation des ressources permet d'augmenter la capacité des écosystèmes marins à s'ajuster aux impacts globaux (Planque *et al.*, 2010; Cheung *et al.*, 2018). Ainsi la conservation des fous de Bassan de rouzic, mais plus généralement celle de l'ensemble des prédateurs supérieurs, doit s'appuyer sur une gestion durable des pêches pour envisager un meilleur futur.

La gestion écosystémique des stocks

Dans ce contexte, un des défis majeurs de l'approche écosystémique des pêches est de réconcilier exploitation et conservation. La compétition entre pêcheries et prédateurs apicaux est une des sources d'impact qui doit être modifiée dans le cadre de cette approche. Il est donc nécessaire de développer de nouveaux points de références non pas basés sur le maintien d'une seule espèce, mais sur celui de l'ensemble de la communauté biologique (Pikitch *et al.*, 2004). Ces nouvelles règles de décision s'attacheront donc à ce que la biomasse totale prélevée par toutes les pêcheries dans un écosystème, ne dépasse pas la

capacité de renouvellement du système, après avoir pris en compte les besoins des autres composantes de l'écosystème, comme les oiseaux marins par exemple (Pikitch *et al.*, 2004).

Cury *et al.* (2011) préconisent, après avoir analysé la relation 14 espèces à leurs proies et leur exploitation, dans 7 écosystèmes, que cette part laissée aux oiseaux marins ne doit pas passer en-dessous d'un tiers de biomasse de la ressource. En Europe, nous avons une connaissance suffisante des populations d'oiseaux pour estimer finement les besoins, particulièrement durant la saison de reproduction où ils se font plus pesants. Ces connaissances permettraient même de spatialiser les ressources sur lesquelles reposent les colonies et de gérer en fonction, leur exploitation par les pêcheries (Babcock *et al.*, 2005).

La réforme des rejets

Les rejets de pêche représentent un gaspillage écologique et économique incompatible avec l'approche écosystémique des pêches (Bellido *et al.*, 2011). La nécessité de fortement les réduire est depuis la parution du code de bonne conduite pour une pêche responsable (FAO, 1995) ancrée dans les textes. Vingt ans après, cette pratique reste toutefois importante (Pauly and Zeller, 2016) et peine à être arrêtée. En Europe par exemple, la nouvelle politique commune des pêches cible directement ce problème, avec une obligation de débarquement des espèces sous quota, visant à terme une interdiction des rejets (Borges, 2015). Planifiée pour une mise en application graduellement depuis 2015, cette réforme est controversée et sa mise en place a été remise en question avant même de devenir effective (Veiga *et al.*, 2016).

L'inquiétude quant à l'effet d'une disparition des rejets pour les communautés d'oiseaux marins (Bicknell *et al.*, 2013), sert le discours des détracteurs de cette réforme. Nos résultats mettent en évidence que les rejets ne sont pas une proie privilégiée des fous de Bassan et qu'ils la consomment comme substitut de leurs proies naturelles (Section II). Cela nous conduit à mettre en avant que l'inquiétude pour les oiseaux marins serait davantage de ne pas parvenir à maintenir les populations de proies naturelles dont elles dépendent à un niveau suffisamment élevé (voir section précédente). Même si les poissons pélagiques ne sont pas les principales victimes des rejets (Kelleher, 2005; Enever *et al.*, 2007), elles peuvent en être des victimes occasionnelles (Batsleer *et al.*, 2015) et les premiers stades de vie de nombreux poissons démersaux – et directement affectés par les rejets – sont leurs proies régulières (Swain and Sinclair, 2000). La population de ces espèces, les poissons pélagiques, bénéficiera donc aussi d'un arrêt des rejets.

Notre étude nous amène donc à dire que les oiseaux marins ne peuvent être utilisés comme excuse pour ralentir la mise en place de la réforme des rejets en Europe, mais également autour du monde. Ils tireront probablement de plus grands bénéfices, à long terme, de l'application stricte de cette réforme (Condie *et al.*, 2014).

Gouvernance internationale et conservation multipartite

Notre étude met en évidence que les efforts de conservation importants réalisés pour les fous de Bassan en Europe, pourraient être anéantis s'ils ne traitaient pas leur exposition aux pêcheries multinationales de l'Afrique de l'Ouest. Les états de cette région peinent à garantir l'efficacité de la gestion de leurs ressources et font face à une importante pêche illégale et non réglementée (Agnew *et al.*, 2009). Les fous européens (notre étude, Fort *et al.*, 2012) y sont donc exposés aux captures accidentelles et intentionnelles et à la compétition avec les pêcheries.

Pour permettre à certaines de ses flottilles d'accéder aux ressources de ces régions, des accords bilatéraux sont mis en place depuis les années 1970, sur fond de compensations financières (Vallée *et al.*, 2009; Failler and Binet, 2010). Ces accords renouvelés régulièrement, mettent donc en évidence la capacité de l'UE à intervenir dans les processus de gestion des ressources halieutiques de ces régions. Il est donc nécessaire que l'UE s'intéresse à la question des risques rencontrés par les populations d'oiseaux européennes dans les eaux Africaines. Cela pourrait être l'initiative nécessaire à la mise en place, si ce n'est de mesures permettant de réduire l'impact sur les oiseaux, du moins d'une discussion entre les différents acteurs présents. Une solution simple pourrait être de laisser les oiseaux partager la ressource seulement avec les pêcheries locales en favorisant la mise en place de moyen de prévention des captures accidentelles. Ce type de mesures demeurera néanmoins hypothétique tant que la réglementation sur les pêcheries sera systématiquement bafouée en Afrique de l'Ouest, y compris par des unités de pêche provenant de l'UE (Agnew *et al.*, 2009).

Les aires marines protégées pélagiques

La mise en place d'aires marines protégées est un outil qui a fait ses preuves pour améliorer l'état et favoriser la résilience des écosystèmes marins sous deux conditions (Edgar *et al.* 2014). La première est que ces aires soient des zones de protection forte, voire intégrale. Particulièrement, leur interdiction d'accès aux pêcheries est primordiale (Costelo et Ballantine 2015). La deuxième est que la définition de ces aires soit réalisée sur la base de bonnes connaissances scientifiques. Ce point peut-être particulièrement compliqué dans le cas des aires marines pélagiques (Game *et al.*, 2009).

Ici, notre étude confirme l'intérêt que représente la Manche ouest comme point chaud de la biodiversité de mégafaune (McClellan *et al.*, 2014). Cette région et particulièrement la zone de front de marée située au nord-ouest du Cotentin représente un endroit à forts enjeux pour la conservation marine. Le suivi des fous de Bassan de Rouzic a déjà permis d'y dessiner une zone Natura 2000 (Figure 12), principalement pour prévenir les collisions avec les éoliennes en mer dans le cadre du développement des énergies marines renouvelables. La correspondance de cette zone avec une richesse importante, favorable en été à d'autres espèces emblématiques comme le requin pèlerin (*Cetorhinus maximus*, McClellan *et al.*

2014), nous pousser à la proposer comme aire marine protégée. Un moratoire estival, interdisant toute les activités d'exploitation dans cette zone, permettrait d'augmenter la résilience de l'écosystème pélagique aux changements environnementaux (Planque *et al.*, 2010; Cheung *et al.*, 2018), et au-delà, de permettre à la population de fous de Bassan de Rouzic, de bénéficier de l'ensemble du socio-écosystème.

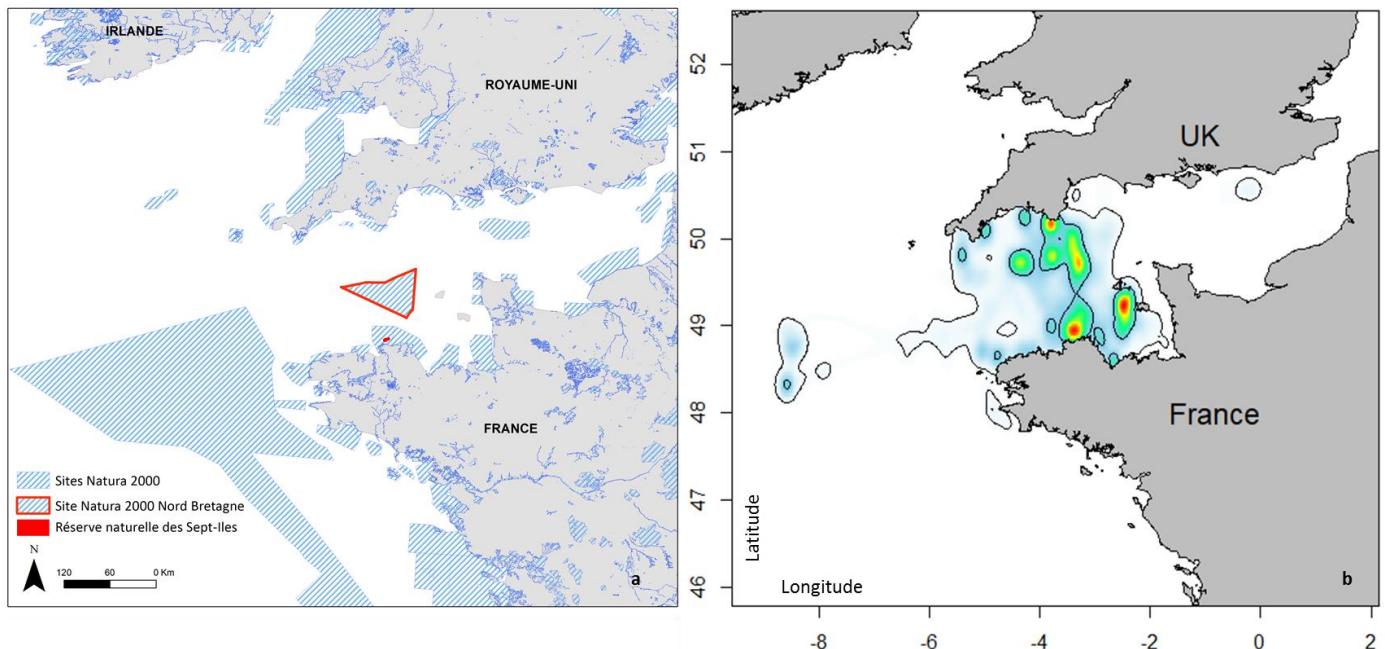


Figure 12. Proposition d'aire marine protégée pélagique. a) Sites Natura 2000 (<http://natura2000.eea.europa.eu/>), b) aire de recherche alimentaire des fous de Bassan de Rouzic

L'utilisation des oiseaux marins suivis par télémétrie (Péron *et al.*, 2013) comme indicateur de point chaud de biodiversité (Lascelles *et al.*, 2012; Grecian *et al.* 2017) permet d'envisager la planification d'un réseau cohérent d'aires marines protégées pélagiques (Game *et al.*, 2009; Pichereau *et al.*, 2016). Celui-ci semble nécessaire pour optimiser la protection d'espèces pélagiques capables de parcourir d'importantes distances, entre les saisons de reproduction pour le fou de Bassan, où tout au long de leur cycle pour les mammifères marins ou les grands poissons pélagiques, requins compris.

La leçon des fous de Bassan : conclusion personnelle

Cela fait maintenant trois ans que je travaille sur cette étude, trois ans comme apprenti scientifique attaché à la conservation de la faune de ma région natale, trois ans comme jeune citoyen prenant conscience de l'urgence à enrayer une crise globale de la biodiversité. Aujourd'hui, je ne peux sans doute pas expliquer facilement pourquoi la colonie de Rouzic ne se porte pas bien. Mais nous avons mis en avant suffisamment d'indices pour

alerter sur la situation et proposer des solutions afin de chercher à maintenir la population à un niveau stable et enrayer la baisse du succès reproducteur.

J'ai ainsi appris durant ces trois années le métier de scientifique, et particulièrement de scientifique de la conservation, dans la lignée des veilleurs que Théodore Monod appelait de ses voeux. Nous, scientifiques, nous attachons à rassembler les données suffisantes pour faire état de nos observations de manière rigoureuses et objectives. Notre travail a permis à de nombreuses reprises de lancer l'alerte. Toutefois ces efforts ne portent pas encore leurs fruits et se heurtent aux négociations politiques (Godet and Devictor, 2018) qui, comme notre société, voient le monde sous le prisme du bénéfice et de la croissance. La perte de biodiversité, les évènements climatiques extrêmes, les crises migratoires, tout cela met en évidence l'éminence d'une catastrophe.

Pourtant, j'ai l'intime conviction qu'il n'est pas trop tard. En nous appuyant sur ce que nous avons appris des fous de Bassan de Rouzic, il faut recréer le lien de l'homme à la nature (Mathevet *et al.*, 2010). Mettre en évidence les interdépendances qui régissent notre planète pour changer de paradigme et redonner une place centrale à l'environnement (Mathevet, 2012) est nécessaire. Pour protéger les fous de Rouzic, il faut protéger les ressources halieutiques de l'Afrique de l'Ouest et ainsi protéger les ressources alimentaires essentielles des populations côtières. En Manche, les fous ont déjà rassemblé autour d'une même table, pêcheurs, scientifiques, défenseurs de l'environnement (Lescroël *et al.*, 2016). Pourquoi ne permettrait-il pas d'aller plus loin ? Mettre en évidence ce lien qui construit les écosystèmes et l'intégrer à notre approche sociétale, représente le prochain défi.

Face à l'urgence de la situation, nous devons passer de veilleur à éveilleur, et préparer le monde à la révolution de l'approche écosystémique de la gestion de la planète.

Bibliographie

- Abraham, E. R., Pierre, J. P., Middleton, D. A. J., Cleal, J., Walker, N. A., and Waugh, S. M. 2009. Effectiveness of fish waste management strategies in reducing seabird attendance at a trawl vessel. *Fisheries Research*, 95: 210–219.
- Agnew, D. J., Black, A. D., Croxall, J. P., and Parkes, G. B. 2000. Experimental evaluation of the effectiveness of weighting regimes in reducing seabird by-catch in the longline toothfish fishery around South Georgia. *Ccamlr Science*, 7: 119–131.
- Agnew, D. J., Pearce, J., Pramod, G., Peatman, T., Watson, R., Beddington, J. R., and Pitcher, T. J. 2009. Estimating the Worldwide Extent of Illegal Fishing. *PLOS ONE*, 4: e4570.
- Albouy, C., Velez, L., Coll, M., Colloca, F., Le Loc'h, F., Mouillot, D., and Gravel, D. 2014. From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Global change biology*, 20: 730–741.
- Amélineau, F., Péron, C., Lescroël, A., Authier, M., Provost, P., and Grémillet, D. 2014. Windscape and tortuosity shape the flight costs of northern gannets. *Journal of Experimental Biology*, 217: 876–885.
- Amélineau, F., Grémillet, D., Bonnet, D., Le Bot, T., and Fort, J. 2016. Where to forage in the absence of sea ice? Bathymetry as a key factor for an Arctic seabird. *PloS one*, 11: e0157764.
- Amoroso, R. O., Parma, A. M., Pitcher, C. R., McConaughey, R. A., and Jennings, S. 2018. Comment on ‘Tracking the global footprint of fisheries’. *Science*, 361: eaat6713.
- Anderson, O. R., Small, C. J., Croxall, J. P., Dunn, E. K., Sullivan, B. J., Yates, O., and Black, A. 2011. Global seabird bycatch in longline fisheries. *Endangered Species Research*, 14: 91–106.
- Arnold, J. M., Brault, S., and Croxall, J. P. 2006. Albatross populations in peril: A population trajectory for black-browed albatrosses at South Georgia. *Ecological Applications*, 16: 419–432.
- Assali, C. 2017. Contribution des radars embarqués à l'étude des stratégies collectives de recherche alimentaire chez les oiseaux marins. Université Montpellier.
- Babcock, E. A., Pikitch, E. K., McAllister, M. K., Apostolaki, P., and Santora, C. 2005. A perspective on the use of spatialized indicators for ecosystem-based fishery management through spatial zoning. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 469–476.
- Barbraud, C., Rolland, V., Jenouvrier, S., Nevoux, M., Delord, K., and Weimerskirch, H. 2012. Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 454: 285–307.
- Barcelona, S. G., de Urbina, J. M. O., de la Serna, J. M., Alot, E., and Macias, D. 2010. Seabird bycatch in Spanish Mediterranean large pelagic longline fisheries, 2000-2008. *Aquatic Living Resources*, 23: 363–371.
- Batsleer, J., Hamon, K. G., van Overzee, H. M., Rijnsdorp, A. D., and Poos, J. J. 2015. High-grading and over-quota discarding in mixed fisheries. *Reviews in fish biology and fisheries*, 25: 715–736.
- Bearhop, S., Hilton, G. M., Votier, S. C., and Waldron, S. 2004. Stable isotope ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271: S215–S218.

- Belda, E. J., and Sanchez, A. 2001. Seabird mortality on longline fisheries in the western Mediterranean: factors affecting bycatch and proposed mitigating measures. *Biological Conservation*, 98: 357–363.
- Bellido, J. M., Santos, M. B., Pennino, M. G., Valeiras, X., and Pierce, G. J. 2011. Fishery discards and bycatch: solutions for an ecosystem approach to fisheries management? *Hydrobiologia*, 670: 317–333.
- Bicknell, A. W. J., Oro, D., Camphuysen, K., and Votier, S. C. 2013. Potential consequences of discard reform for seabird communities. *Journal of Applied Ecology*, 50: 649–658.
- Blanchard, J. L., Jennings, S., Holmes, R., Harle, J., Merino, G., Allen, J. I., Holt, J., et al. 2012. Potential consequences of climate change for primary production and fish production in large marine ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 367: 2979–2989.
- Borges, L. 2015. The evolution of a discard policy in Europe. *Fish and fisheries*, 16: 534–540.
- Bradshaw, C. J., Hindell, M. A., Sumner, M. D., and Michael, K. J. 2004. Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour*, 68: 1349–1360.
- Brown, C. J., Fulton, E. A., Hobday, A. J., Matear, R. J., Possingham, H. P., Bulman, C., Christensen, V., et al. 2010. Effects of climate-driven primary production change on marine food webs: implications for fisheries and conservation. *Global Change Biology*, 16: 1194–1212.
- Bugoni, L., Mancini, P. L., Monteiro, D. S., Nascimento, L., and Neves, T. S. 2008. Seabird bycatch in the Brazilian pelagic longline fishery and a review of capture rates in the southwestern Atlantic Ocean. *Endangered Species Research*, 5: 137–147.
- Bull, L. S. 2009. New mitigation measures reducing seabird by-catch in trawl fisheries. *Fish and Fisheries*, 10: 408–427.
- Burgess, M. G., McDermott, G. R., Owashi, B., Reeves, L. E. P., Clavelle, T., Ovando, D., Wallace, B. P., et al. 2018. Protecting marine mammals, turtles, and birds by rebuilding global fisheries. *Science*, 359: 1255–1258.
- Calambokidis, J., Steiger, G. H., Straley, J. M., Herman, L. M., Cerchio, S., Salden, D. R., Jorge, U. R., et al. 2001. Movements and population structure of humpback whales in the North Pacific. *Marine Mammal Science*, 17: 769–794.
- Catchpole, T. L., Frid, C. L. J., and Gray, T. S. 2006. Importance of discards from the English Nephrops norvegicus fishery in the North Sea to marine scavengers. *Marine Ecology Progress Series*, 313: 215–226.
- Chapman, B. B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Åke, and Hansson, L.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120: 1764–1775.
- Cheung, W. W., Jones, M. C., Reygondeau, G., and Frölicher, T. L. 2018. Opportunities for climate-risk reduction through effective fisheries management. *Global change biology*.
- Christensen, V., and Walters, C. J. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological modelling*, 172: 109–139.
- Cohen, L. A., Pichegru, L., Gremillet, D., Coetzee, J., Upfold, L., and Ryan, P. G. 2014. Changes in prey availability impact the foraging behaviour and fitness of Cape gannets over a decade. *Marine Ecology Progress Series*, 505: 281–293.
- Condie, H. M., Grant, A., and Catchpole, T. L. 2014. Incentivising selective fishing under a policy to ban discards; lessons from European and global fisheries. *Marine Policy*, 45: 287–292.

- Crawford, R. J., and Shelton, P. A. 1978. Pelagic fish and seabird interrelationships off the coasts of South West and South Africa. *Biological Conservation*, 14: 85–109.
- Croxall, J. P. 2008. Seabird mortality and trawl fisheries. *Animal Conservation*, 11: 255–256.
- Croxall, J. P., Butchart, S. H. M., Lascelles, B., Stattersfield, A. J., Sullivan, B., Symes, A., and Taylor, P. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International*, 22: 1–34.
- Cury, P. M., Boyd, I. L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R. J., Furness, R. W., Mills, J. A., et al. 2011. Global seabird response to forage fish depletion—one-third for the birds. *Science*, 334: 1703–1706.
- d’Azyr, V. 1772. Mémoires pour servir à l’anatomie des oiseaux. *Mém. de l’Acad. Roy. des Sciences*. Paris, 1778.
- Davies, R. D., Wanless, S., Lewis, S., and Hamer, K. C. 2013. Density-dependent foraging and colony growth in a pelagic seabird species under varying environmental conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 485: 287–294.
- Delamare, W. K., and Kerry, K. R. 1994. POPULATION-DYNAMICS OF THE WANDERING ALBATROSS (DIOMEDEA-EXULANS) ON MACQUARIE ISLAND AND THE EFFECTS OF MORTALITY FROM LONGLINE FISHING. *Polar Biology*, 14: 231–241.
- Delord, K., Gasco, N., Weimerskirch, H., Barbraud, C., and Micol, T. 2005. Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. *Ccamlr Science*, 12: 53–80.
- Depestele, J., Rochet, M. J., Doremus, G., Laffargue, P., and Stienen, E. W. M. 2016. Favorites and leftovers on the menu of scavenging seabirds: modelling spatiotemporal variation in discard consumption. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73. ://WOS:000382508800002.
- Egevang, C., Stenhouse, I. J., Phillips, R. A., Petersen, A., Fox, J. W., and Silk, J. R. 2010. Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 2078–2081.
- Einoder, L. D. 2009. A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. *Fisheries Research*, 95: 6–13.
- Enever, R., Revill, A., and Grant, A. 2007. Discarding in the English Channel, Western approaches, Celtic and Irish seas (ICES subarea VII). *Fisheries Research*, 86: 143–152.
- Engelhard, G., Vignot, C., Leblond, M., and Guitton, J. 2012. Atlas des pêches de Manche, Channel fisheries Atlas. Portail CHARM III-Interreg IV.
- Essington, T. E., Moriarty, P. E., Froehlich, H. E., Hodgson, E. E., Koehn, L. E., Oken, K. L., Siple, M. C., et al. 2015. Fishing amplifies forage fish population collapses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 6648–6652.
- EUMOFA. 2018. Monthly highlights 2. Case study, Fisheries in Mauretania. Observatoire Européen des marchés des produits de la pêche et de l'aquaculture, Bruxelles.
- Failler, P., and Binet, T. 2010. Les accords de pêche UE-États d’Afrique de l’Ouest = A critical review of the European Union-West African fisheries agreements. Regards sur la terre, océans: la nouvelle frontière = Looking at the Earth, oceans: the new frontier: 277–283.
- FAO. 1995. Code de Conduite pour une Pêche Responsable. FAO, Rome.
- FAO. 1999. International plan of action for reducing incidental catch of seabirds in longline fisheries. International plan of action for the conservation and management of sharks. International plan of action for the management of fishing capacity. FAO, Rome.

- FAO. 2010. Report of the technical consultation to develop international guidelines on bycatch management and reduction of discards. Fisheries and aquaculture Report, 957. FAO, Rome.
- FAO. 2018. La situation mondiale des pêche et de l'aquaculture. FAO, Rome.
- Fifield, D. A., Montevercchi, W. A., Garthe, S., Robertson, G. J., Kubetzki, U., and Rail, J.-F. 2014. Migratory tactics and wintering areas of Northern Gannets (*Morus bassanus*) breeding in North America. *Ornithological Monographs*: i–63.
- Fondo, E. N., Chaloupka, M., Heymans, J. J., and Skilleter, G. A. 2015. Banning Fisheries Discards Abruptly Has a Negative Impact on the Population Dynamics of Charismatic Marine Megafauna. *Plos One*, 10. ://WOS:000366903600054.
- Fort, J., Pettex, E., Tremblay, Y., Lorentsen, S.-H. akon, Garthe, S., Votier, S., Pons, J. B., *et al.* 2012. Meta-population evidence of oriented chain migration in northern gannets (*Morus bassanus*). *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10: 237–242.
- Franci, C. D., Vézina, F., Grégoire, F., Rail, J.-F., and Verreault, J. 2015. Nutritional stress in Northern Gannets during an unprecedented low reproductive success year: Can extreme sea surface temperature event and dietary change be the cause? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 181: 1–8.
- Francis, R. I. C., and Sagar, P. M. 2012. Modelling the effect of fishing on southern Buller's albatross using a 60-year dataset. *New Zealand Journal of Zoology*, 39: 3–17.
- Frederiksen, M., Wanless, S., Harris, M. P., Rothery, P., and Wilson, L. J. 2004. The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North Sea black-legged kittiwakes. *Journal of Applied Ecology*, 41: 1129–1139.
- Froehlich, H. E., Jacobsen, N. S., Essington, T. E., Clavelle, T., and Halpern, B. S. 2018. Avoiding the ecological limits of forage fish for fed aquaculture. *Nature Sustainability*, 1: 298–303.
- Furness, R. W., Wade, H. M., and Masden, E. A. 2013. Assessing vulnerability of marine bird populations to offshore wind farms. *Journal of environmental management*, 119: 56–66.
- Game, E. T., Grantham, H. S., Hobday, A. J., Pressey, R. L., Lombard, A. T., Beckley, L. E., Gjerde, K., *et al.* 2009. Pelagic protected areas: the missing dimension in ocean conservation. *Trends in ecology & evolution*, 24: 360–369.
- Garcia, S. M. 2003. The ecosystem approach to fisheries: issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. *Food & Agriculture Org.*
- Garcia-Barcelona, S., Macias, D., de Urbina, J. M. O., Estrada, A., Real, R., and Baez, J. C. 2010. Modelling abundance and distribution of seabird by-catch in the spanish mediterranean longline fishery. *Ardeola*, 57: 65–78.
- Garthe, S., and Hüppop, O. 2004. Scaling possible adverse effects of marine wind farms on seabirds: developing and applying a vulnerability index. *Journal of applied Ecology*, 41: 724–734.
- Garthe, S., Guse, N., Montevercchi, W. A., Rail, J.-F., and Grégoire, F. 2014. The daily catch: Flight altitude and diving behavior of northern gannets feeding on Atlantic mackerel. *Journal of sea research*, 85: 456–462.
- Gilman, E., Weijerman, M., Suuronen, P., and Link, H. editor: J. 2017. Ecological data from observer programmes underpin ecosystem-based fisheries management. *ICES Journal of Marine Science*: fsx032.

- Godet, L., and Devictor, V. 2018. What Conservation Does. *Trends in Ecology & Evolution*, 33: 720–730.
- Gonzalez-Zevallos, D., Yario, P., and Caille, G. 2007. Seabird mortality at trawler warp cables and a proposed mitigation measure: A case of study in Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Biological Conservation*, 136: 108–116.
- Grandgeorge, M., Wanless, S., Dunn, T. E., Maumy, M., Beaugrand, G., and Grémillet, D. 2008. Resilience of the British and Irish seabird community in the twentieth century. *Aquatic Biology*, 4: 187–199.
- Grémillet, D., Pichegru, L., Siorat, F., and Georges, J.-Y. 2006. Conservation implications of the apparent mismatch between population dynamics and foraging effort in French northern gannets from the English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, 319: 15–25.
- Grémillet, D., Pichegru, L., Kuntz, G., Woakes, A. G., Wilkinson, S., Crawford, R. J. M., and Ryan, P. G. 2008. A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275: 1149–1156.
- Grémillet, D., Peron, C., Provost, P., and Lescroel, A. 2015. Adult and juvenile European seabirds at risk from marine plundering off West Africa. *Biological Conservation*, 182: 143–147.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'agrosa, C., Bruno, J. F., et al. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319: 948–952.
- Hardisty, J. 1990. *The British Seas: An introduction to the oceanography and resources of the north-west European continental shelf*, 272. London: Routledge. Google Scholar.
- Hebblewhite, M., and Merrill, E. H. 2011. Demographic balancing of migrant and resident elk in a partially migratory population through forage–predation tradeoffs. *Oikos*, 120: 1860–1870.
- Hedd, A., Regular, P. M., Monteverdi, W. A., Buren, A. D., Burke, C. M., and Fifield, D. A. 2009. Going deep: common murres dive into frigid water for aggregated, persistent and slow-moving capelin. *Marine Biology*, 156: 741.
- Hemingway, E. 1952. *Le Vieil Homme et la Mer*. Gallimard, Paris.
- Hudson, A. V., and Furness, R. W. 1988. Utilization of discarded fish by scavenging seabirds behind whitefish trawlers in shetland. *Journal of Zoology*, 215: 151–166.
- Hunt, G. L. 1999. Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress*, 16–22 August 1998, Durban. BirdLife South Africa.
- ICES. 2017. Advice on fishing opportunities, catch, and effort Ecoregions in the Northeast Atlantic and Arctic Ocean.
- Inger, R., Gudmundsson, G. A., Ruxton, G. D., Newton, J., Colhoun, K., Auhage, S., and Bearhop, S. 2008. Habitat utilisation during staging affects body condition in a long distance migrant, *Branta bernicla hrota*: potential impacts on fitness? *Journal of Avian Biology*, 39: 704–708.
- Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., et al. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *science*, 293: 629–637.
- Jaeger, A., Jaquemet, S., Phillips, R. A., Wanless, R. M., Richard, P., and Cherel, Y. 2013. Stable isotopes document inter- and intra-specific variation in feeding ecology of nine large southern Procellariiformes. *Marine Ecology Progress Series*, 490: 255–266.

- Jorgensen, S. J., Reeb, C. A., Chapple, T. K., Anderson, S., Perle, C., Van Sommeran, S. R., Fritz-Cope, C., et al. 2009. Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*: rspb20091155.
- Kakela, R., Kakela, A., Martinez-Abrain, A., Sarzo, B., Louzao, M., Gerique, C., Villuendas, E., et al. 2010. Fatty acid signature analysis confirms foraging resources of a globally endangered Mediterranean seabird species: calibration test and application to the wild. *Marine Ecology Progress Series*, 398: 245–258.
- Kelleher, K. 2005. Discards in the world's marine fisheries: an update. *Food & Agriculture Org.*
- Kroodsma, D. A., Mayorga, J., Hochberg, T., Miller, N. A., Boerder, K., Ferretti, F., Wilson, A., et al. 2018a. Response to Comment on 'Tracking the global footprint of fisheries'. *Science*, 361: eaat7789.
- Kroodsma, D. A., Mayorga, J., Hochberg, T., Miller, N. A., Boerder, K., Ferretti, F., Wilson, A., et al. 2018b. Tracking the global footprint of fisheries. *Science*, 359: 904–908.
- Lascelles, B. G., Langham, G. M., Ronconi, R. A., and Reid, J. B. 2012. From hotspots to site protection: Identifying Marine Protected Areas for seabirds around the globe. *Biological Conservation*, 156: 5–14.
- Le Maho, Y., Vu Van Kha, H., Koubi, H., Dewasmes, G., Girard, J., Ferre, P., and Cagnard, M. 1981. Body composition, energy expenditure, and plasma metabolites in long-term fasting geese. *American Journal of Physiology-Endocrinology And Metabolism*, 241: E342–E354.
- Lescroël, A., Mathevet, R., Péron, C., Authier, M., Provost, P., Takahashi, A., and Grémillet, D. 2016. Seeing the ocean through the eyes of seabirds: A new path for marine conservation? *Marine Policy*, 68: 212–220.
- Lewis, S., Sherratt, T. N., Hamer, K. C., and Wanless, S. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature*, 412: 816.
- Lewis, S., Hamer, K. C., Money, L., Griffiths, R., Wanless, S., and Sherratt, T. N. 2004. Brood neglect and contingent foraging behavior in a pelagic seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56: 81–88.
- Lewis, S., Gremillet, D., Daunt, F., Ryan, P. G., Crawford, R. J., and Wanless, S. 2006. Using behavioural and state variables to identify proximate causes of population change in a seabird. *Oecologia*, 147: 606–614.
- Lewison, R. L., Crowder, L. B., Read, A. J., and Freeman, S. A. 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 598–604.
- Lindstrom, A., Kvist, A., Piersma, T., Dekkinga, A., and Dietz, M. W. 2000. Avian pectoral muscle size rapidly tracks body mass changes during flight, fasting and fuelling. *Journal of Experimental Biology*, 203: 913–919.
- Mariano-Jelicich, R., Copello, S., Pon, J. P. S., and Favero, M. 2014. Contribution of fishery discards to the diet of the Black-browed albatross (*Thalassarche melanophrys*) during the non-breeding season: an assessment through stable isotope analysis. *Marine Biology*, 161: 119–129.
- Mathevet, R., Thompson, J., Delanoë, O., Cheylan, M., Gil-Fourrier, C., and Bonnin, M. 2010. Dossier «Le réveil du dodo III»—La solidarité écologique: un nouveau concept pour une gestion intégrée des parcs nationaux et des territoires. *Natures Sciences Sociétés*, 18: 424–433.
- Mathevet, R. 2012. La solidarité écologique. *Natures Sciences Sociétés*, 18: 424–433.

- Maxwell, S. M., Hazen, E. L., Bograd, S. J., Halpern, B. S., Breed, G. A., Nickel, B., Teutschel, N. M., *et al.* 2013. Cumulative human impacts on marine predators. *Nature communications*, 4: 2688.
- McClellan, C. M., Brereton, T., Dell'Amico, F., Johns, D. G., Cucknell, A.-C., Patrick, S. C., Penrose, R., *et al.* 2014. Understanding the distribution of marine megafauna in the English Channel region: identifying key habitats for conservation within the busiest seaway on Earth. *PloS one*, 9: e89720.
- McKechnie, A. E. 2004. Stable isotopes: powerful new tools for animal ecologists: news & views. *South African Journal of Science*, 100: 131–134.
- Molinero, J. C., Reygondeau, G., and Bonnet, D. 2013. Climate variance influence on the non-stationary plankton dynamics. *Marine environmental research*, 89: 91–96.
- Montero-Serra, I., Edwards, M., and Genner, M. J. 2015. Warming shelf seas drive the subtropicalization of European pelagic fish communities. *Global change biology*, 21: 144–153.
- Montevecchi, W. A., and Myers, A. 1996. Dietary changes of seabirds indicate shifts in pelagic food webs. *Sarsia*, 80: 313–322.
- Montevecchi, W. A., Benvenuti, S., Garthe, S., Davoren, G. K., and Fifield, D. 2009. Flexible foraging tactics by a large opportunistic seabird preying on forage-and large pelagic fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 385: 295–306.
- Moullec, F., Gascuel, D., Bentorcha, K., Guénette, S., and Robert, M. 2017. Trophic models: What do we learn about Celtic Sea and Bay of Biscay ecosystems? *Journal of Marine Systems*, 172: 104–117.
- Myers, R. A., and Worm, B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423: 280.
- Nel, D. C., Nel, J. L., Ryan, P. G., Klages, N. T. W., Wilson, R. P., and Robertson, G. 2000. Foraging ecology of grey-headed mollymawks at Marion Island, southern Indian Ocean, in relation to longline fishing activity. *Biological Conservation*, 96: 219–231.
- Nelson, B. 1978. *The Gannet*. T. & A. D. Poyser, Hertfordshire.
- Nelson, J. B. 1966. The Breeding Biology of the Gannet *Sula Bassana* on the Bass Rock, Scotland. *Ibis*, 108: 584–626.
- Nevitt, G. 2000. Olfactory foraging by Antarctic procellariiform seabirds: life at high Reynolds numbers. *The Biological Bulletin*, 198: 245–253.
- Nevitt, G. A., Losekoot, M., and Weimerskirch, H. 2008. Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 4576–4581.
- Oliveira, N., Henriques, A., Miodonski, J., Pereira, J., Marujo, D., Almeida, A., Barros, N., *et al.* 2015. Seabird bycatch in Portuguese mainland coastal fisheries: An assessment through on-board observations and fishermen interviews. *Global Ecology and Conservation*, 3: 51–61.
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M. S., and Martinez-Abrain, A. 2013. Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters*, 16: 1501–1514.
- Pacariz, S. V., Hátún, H., Jacobsen, J. A., Johnson, C., Eliasen, S., and Rey, F. 2016. Nutrient-driven poleward expansion of the Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) stock: A new hypothesis. *Elem Sci Anth*, 4.

- Parnell, A. C., Phillips, D. L., Bearhop, S., Semmens, B. X., Ward, E. J., Moore, J. W., Jackson, A. L., *et al.* 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24: 387–399.
- Patrick, S. C., Bearhop, S., Bodey, T. W., Grecian, W. J., Hamer, K. C., Lee, J., and Votier, S. C. 2015. Individual seabirds show consistent foraging strategies in response to predictable fisheries discards. *Journal of Avian Biology*, 46: 431–440.
- Patterson, T. A., Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O., and Matthiopoulos, J. 2008. State-space models of individual animal movement. *Trends in ecology & evolution*, 23: 87–94.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., and Torres, F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860–863.
- Pauly, D., Christensen, V., and Walters, C. 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES journal of Marine Science*, 57: 697–706.
- Pauly, D., Belhabib, D., Blomeyer, R., Cheung, W. W., Cisneros-Montemayor, A. M., Copeland, D., Harper, S., *et al.* 2014. China's distant-water fisheries in the 21st century. *Fish and Fisheries*, 15: 474–488.
- Pauly, D., and Zeller, D. 2016. Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nature communications*, 7: 10244.
- Péron, C., Grémillet, D., Prudor, A., Pettex, E., Saraut, C., Soriano-Redondo, A., Authier, M., *et al.* 2013. Importance of coastal Marine Protected Areas for the conservation of pelagic seabirds: The case of Vulnerable yelkouan shearwaters in the Mediterranean Sea. *Biological conservation*, 168: 210–221.
- Phillips, R. A., Silk, J. R., Croxall, J. P., Afanasyev, V., and Bennett, V. J. 2005. Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology*, 86: 2386–2396.
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., and Afanasyev, V. 2006. Year-round distribution of white-chinned petrels from South Georgia: Relationships with oceanography and fisheries. *Biological Conservation*, 129: 336–347.
- Piatt, J. F., Sydeman, W. J., and Wiese, F. 2007. Introduction: a modern role for seabirds as indicators. *Marine Ecology progress series*, 352: 199–204.
- Pichegru, L., Edwards, T. B., Dilley, B. J., Flower, T. P., and Ryan, P. G. 2016. African Penguin tolerance to humans depends on historical exposure at colony level. *Bird Conservation International*, 26: 307–322.
- Pierce, K. E., Harris, R. J., Larned, L. S., and Pokras, M. A. 2004. Obstruction and starvation associated with plastic ingestion in a Northern Gannet *Morus bassanus* and a Greater Shearwater *Puffinus gravis*. *Marine Ornithology*, 32: 187–9.
- Pikitch, E., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D. O., Dayton, *et al.* 2004. Ecosystem-based fishery management. *Science*, 305: 346–347.
- Pikitch, E. K. 2015. Stop-loss order for forage fish fisheries. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 6529–6530.
- Planque, B., Fromentin, J.-M., Cury, P., Drinkwater, K. F., Jennings, S., Perry, R. I., and Kifani, S. 2010. How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *Journal of Marine Systems*, 79: 403–417.
- Provost, P. 2015. Plan de gestion de la Réserve Naturelle Nationale des Sept-Iles 2015–2024. Ligue pour la Protection des Oiseaux.

- Scopel, L. C., Diamond, A. W., Kress, S. W., Hards, A. R., and Shannon, P. 2017. Seabird diets as bioindicators of Atlantic herring recruitment and stock size: a new tool for ecosystem-based fisheries management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences: 1–15.
- Shaffer, S. A., Tremblay, Y., Weimerskirch, H., Scott, D., Thompson, D. R., Sagar, P. M., Moller, H., et al. 2006. Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. Proceedings of the National Academy of Sciences, 103: 12799–12802.
- Siorat, F., and Rocamora, G. 1995. Changes in numbers and distribution of the northern gannet (*Morus bassanus*) on Rouzic Island,(Reserve Naturelle des Sept-Iles, Bretagne), France 1939-1994. Colonial waterbirds: 172–178.
- Smith, A. D., Brown, C. J., Bulman, C. M., Fulton, E. A., Johnson, P., Kaplan, I. C., Lozano-Montes, H., et al. 2011. Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. Science, 333: 1147–1150.
- Smith, A. D. M., Fulton, E. J., Hobday, A. J., Smith, D. C., and Shoulder, P. 2007. Scientific tools to support the practical implementation of ecosystem-based fisheries management. ICES Journal of Marine Science, 64: 633–639.
- Sorensen, M. C., Hipfner, J. M., Kyser, T. K., and Norris, D. R. 2009. Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. Journal of Animal Ecology, 78: 460–467.
- Southward, A. J., Langmead, O., Hardman-Mountford, N. J., Aiken, J., Boalch, G. T., Dando, P. R., Genner, M. J., et al. 2005. Long-term oceanographic and ecological research in the Western English Channel. Advances in marine biology, 47: 1–105.
- Suazo, C. G., Schlatter, R. P., Arriagada, A. M., Cabezas, L. A., and Ojeda, J. 2013. Fishermen's perceptions of interactions between seabirds and artisanal fisheries in the Chonos archipelago, Chilean Patagonia. Oryx, 47: 184–189.
- Swain, D. P., and Sinclair, A. F. 2000. Pelagic fishes and the cod recruitment dilemma in the Northwest Atlantic. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 57: 1321–1325.
- Sydeman, W. J., Thompson, S. A., Anker-Nilssen, T., Arimitsu, M., Bennison, A., Bertrand, S., Boersch-Supan, P., et al. 2017. Best practices for assessing forage fish fisheries-seabird resource competition. Fisheries Research, 194: 209–221.
- Tasker, M. L., Camphuysen, C. J., Cooper, J., Garthe, S., Montevecchi, W. A., and Blaber, S. J. M. 2000. The impacts of fishing on marine birds. Ices Journal of Marine Science, 57: 531–547.
- Tew-Kai, E., Benhamou, S., van der Lingen, C. D., Coetzee, J. C., Pichegru, L., Ryan, P. G., and Gremillet, D. 2013. Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydro-acoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. Journal of Applied Ecology, 50: 659–670.
- Thurstan, R. H., Brockington, S., and Roberts, C. M. 2010. The effects of 118 years of industrial fishing on UK bottom trawl fisheries. Nature communications, 1: 15.
- Tsvelykh, A. N. 2016. The northern gannet (*Morus bassanus*, Pelecaniformes, Sulidae) in the Black Sea in the Late Holocene. Biology Bulletin, 43: 1052–1055.
- Tuck, G. N. 2011. Are bycatch rates sufficient as the principal fishery performance measure and method of assessment for seabirds? Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems, 21: 412–422.

- Tuck, G. N., Phillips, R. A., Small, C., Thomson, R. B., Klaer, N. L., Taylor, F., Wanless, R. M., et al. 2011. An assessment of seabird-fishery interactions in the Atlantic Ocean. *Ices Journal of Marine Science*, 68: 1628–1637.
- Uhlmann, S. S., van Helmond, A. T., Kemp Stefánsdóttir, E., Sigurðardóttir, S., Haralabous, J., Bellido, J. M., Carbonell, A., et al. 2013. Discarded fish in European waters: general patterns and contrasts. *ICES Journal of Marine Science*, 71: 1235–1245.
- Vallée, T., Guillotreau, P., and Kane, E. A. 2009. Accords de pêche UE-ACP : le rôle de la compensation financière et des coalitions dans le partage de la rente halieutique, EU-ACP fishing agreements : the role of the financial EC contribution and coalitions in the fishery rent-sharing process. *Revue d'économie politique*, 119: 727–749.
- Veiga, P., Pita, C., Rangel, M., Gonçalves, J. M., Campos, A., Fernandes, P. G., Sala, A., et al. 2016. The EU landing obligation and European small-scale fisheries: What are the odds for success? *Marine Policy*, 64: 64–71.
- Votier, S. C., Bearhop, S., Witt, M. J., Inger, R., Thompson, D., and Newton, J. 2010. Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology*, 47: 487–497.
- Votier, S. C., Bicknell, A., Cox, S. L., Scales, K. L., and Patrick, S. C. 2013. A Bird's Eye View of Discard Reforms: Bird-Borne Cameras Reveal Seabird/Fishery Interactions. *Plos One*, 8. ://WOS:000316936100023.
- Wakefield, E. D., Bodey, T. W., Bearhop, S., Blackburn, J., Colhoun, K., Davies, R., Dwyer, R. G., et al. 2013. Space partitioning without territoriality in gannets. *Science*, 341: 68–70.
- Wanless, S., Murray, S., and Harris, M. P. 2005. The status of northern gannet in Britain and Ireland in 2003/04. *British Birds*, 98: 280–294.
- Warwick-Evans, V., Atkinson, P. W., Arnould, J. P. Y., Gauvain, R., Soanes, L., Robinson, L. A., and Green, J. A. 2016. Changes in behaviour drive inter-annual variability in the at-sea distribution of northern gannets. *Marine biology*, 163: 156.
- Watanabe, Y. Y., and Takahashi, A. 2013. Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 2199–2204.
- Watkins, B. P., Petersen, S. L., and Ryan, P. G. 2008. Interactions between seabirds and deep-water hake trawl gear: an assessment of impacts in South African waters. *Animal Conservation*, 11: 247–254.
- Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F., and Jouventin, P. 1993. Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk*: 325–342.
- Weimerskirch, H., Le Corre, M., Ropert-Coudert, Y., Kato, A., and Marsac, F. 2005. The three-dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272: 53–61.
- Weimerskirch, H. 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54: 211–223.
- Wilson, R. P. 1992. Estimation of location: global coverage using light intensity. *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. <http://ci.nii.ac.jp/naid/10018066932/>.

- Žydelis, R., Lewison, R. L., Shaffer, S. A., Moore, J. E., Boustany, A. M., Roberts, J. J., Sims, M., *et al.* 2011. Dynamic habitat models: using telemetry data to project fisheries bycatch. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 278: 3191–3200.
- Žydelis, R., Small, C., and French, G. 2013. The incidental catch of seabirds in gillnet fisheries: A global review. Biological Conservation, 162: 76–88.

Annexe I : A toolkit to study seabird-fisheries interactions

(Article publié dans *ICES Journal of Marine Science*, 2018.)

A toolkit to study seabird-fishery interactions.

Tangi Le Bot^{1*}, Amélie Lescroël² & David Grémillet^{1,3}

1- Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier -
Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, Montpellier, France

2- Point Blue Conservation Science, 3820 Cypress Drive, Suite 11, Petaluma, CA 94954, USA

3- Percy FitzPatrick Institute and DST-NRF Centre of Excellence at the University of Capetown,
Rondebosch, South Africa

*Corresponding author: tel: +33(0)4.67.61.33.09; e-mail: tangi.lebot@cefe.cnrs.fr

Abstract:

Seabirds and fisheries have been interacting from ancient times, sometimes with mutual benefits: Seabirds provided fishermen with visual cues of fish aggregations, and also fed upon food subsidies generated by fishing activities. Yet fisheries and seabirds may also compete for the same resources, and their interactions can lead to additional seabird mortality through accidental bycatch and diminishing fishing efficiency, threatening vulnerable seabird populations. Understanding these complex relationships is essential for conservation strategies, also because it could enhance and ease discussion between stakeholders, towards a common vision for marine ecosystem management. As an aid in this process, we reviewed 510 scientific publications dedicated to seabirds-fisheries interactions, and compiled a methodological toolkit. Methods employed therein serve four main purposes: (1) Implementing distribution overlap analyses, to highlight areas of encounter between seabirds and fisheries (2) Analysing movement and behavioural patterns using finer-scale information, to characterize interaction types (3) Investigating individual-scale feeding ecology, to assess fisheries impacts at the scale of bird populations and (4) Quantifying the impacts of seabird-fishery interactions on seabird demography and population trends. This latter step allows determining thresholds and tipping points with respect to ecological sustainability. Overall, we stress that forthcoming studies should integrate those multiple approaches, in order to identify and promote best practices towards ecosystem-based fisheries management and ecologically-sound marine spatial planning.

Keywords:

Ecosystem-based fisheries management; Marine spatial planning; Discards; Bycatch; Demography; Biologging; Stable isotopic analyses; At-sea surveys; Movement ecology; Spatial analyses.

Introduction

Seabird and fisheries occur in all areas of the world ocean. In aquatic environments exposed to global changes, they share common challenges linked to e.g. vanishing fish resources. Their relationships are ancestral but the development of fishing and research technologies has transformed their many interactions, and our capacity to study these processes and rate their ecological consequences.

Notably, seabirds are conspicuous scavengers (Figure 1. A; Hudson and Furness, 1988; Catchpole *et al.*, 2006; Depéstele *et al.*, 2016) and have been feeding on fishery waste around the world ever since humans started harvesting marine organisms. For instance, the albatross sung by Charles Baudelaire (Baudelaire, 1857) probably followed ships in search of food. Depending on the species involved, seabirds feed on fishery discards or on offal, whereby birds tend to target energy-rich organs (Hudson and Furness, 1988). In addition to discards and offal, Procellariforms have been shown to target baits used in longline fisheries (e.g. Brothers, 1991; Kumar *et al.*, 2016). Furthermore, even if a limited number of cases have been reported in the literature, some diving species (e.g. cormorants and gannets) are strongly suspected to depredate fishing devices underwater (Ferrari *et al.*, 2015), as already well-described in marine mammals (Guinet and Bouvier, 1995). Finally, slippage and escapees from purse seine and trawl fisheries represent another potential food source for seabirds. Exploiting such easily-accessible food may be advantageous for some species (Tasker *et al.*, 2000; Furness, 2003), at least when natural prey is scarce (Tew-Kai *et al.*, 2013). These supplementary prey items represent an important part of the diet in some species, and has been shown to potentially promote seabird population growth (Bicknell *et al.*, 2013). However, when it is of lower nutritional value, fishery waste may set ecological traps for seabirds (Grémillet *et al.*, 2008). Overall, these predictable anthropogenic food subsidies (Oro *et al.*, 2013) have shaped seabird communities, to the advantage of generalist predators (Votier *et al.*, 2004).

To benefit from fishery wastes seabirds need to approach fishing vessels, exposing themselves to bycatch on fishing gear (Figure 1. B). The proximity between seabirds and fishing vessels also arises from the use of seabirds as indicators of profitable harvesting grounds (Figure 1. C). This ancestral fishing strategy (Crawford and Shelton, 1978) uses the fact that seabirds aggregate when foraging on pelagic fish shoals, and can then be easily spotted from a distance. This technique is still commonly used today, especially by the tuna fishing fleet, which uses radars to spot seabird aggregations at sea. This specific fishing strategy enhances spatial overlaps between seabirds and fishing vessels, increasing the probability of interaction.

Three major types of casualties (bycatch on longlines, entanglement in gill nets and collision with trawling cables) and several other risks to seabirds are reported in the literature (Figure 1. B). Notorious are bycatches of procellariforms on the hooks of longline fishing fleets. Such bycatch has been described in numerous areas, e.g. albatrosses in Patagonian toothfish

fisheries (Wienecke and Robertson, 2002; Delord *et al.*, 2005), albatrosses in Japanese tuna longline fisheries (Brothers, 1991), shearwaters in Mediterranean longline fisheries (Garcia-Barcelona *et al.*, 2010), albatrosses and petrels in Brazilian longline fisheries (Bugoni *et al.*, 2008b). Worldwide, bycatches in longline fisheries have been estimated to at least 160,000 seabirds annually (Anderson *et al.*, 2011), with albatrosses making up to 80% of the bycaught individuals in some areas (Jiménez *et al.*, 2009). Entangling of diving seabirds in gill-nets, especially alcids (Darby and Dawson, 2000; Osterblom *et al.*, 2002; Cardoso *et al.*, 2011), is another common case of incidental catch. Žydelis *et al.* (2013) estimated that >400,000 seabirds are accidentally caught by worldwide gillnet fisheries each year. Trawl fisheries also represent a major threat to seabirds, which are killed or injured through collision with wrap cables (Gonzalez-Zevallos *et al.*, 2007; Croxall, 2008; Watkins *et al.*, 2008). Further, seabird mortality through artisanal fisheries is hard to assess, but is also considered as non-negligible (Suazo *et al.*, 2013). Overall, even in omission of substantial mortalities caused by abandoned fishing gear (Rodriguez *et al.*, 2013), threats caused by fisheries activities to seabird populations have been confirmed as a major conservation issue (Lewison *et al.*, 2004; Croxall *et al.*, 2012).

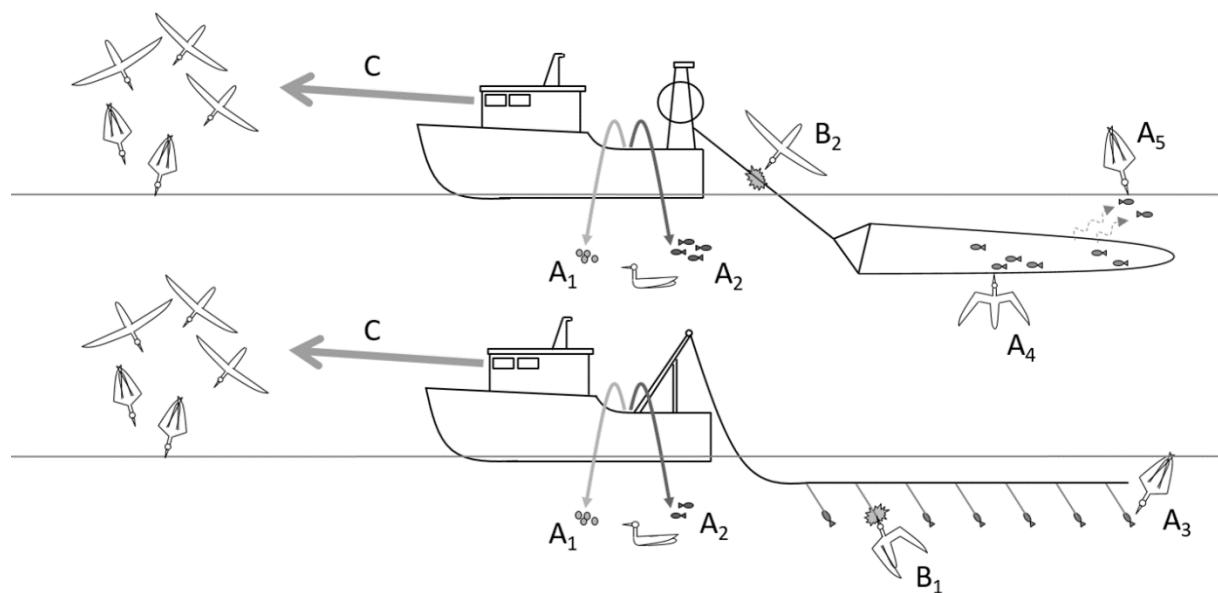


Figure 1. Schematic representation of direct interactions between seabirds and fisheries. (a) Seabirds forage on food subsidies from fishing activity. A1, Offal; A2, Discards; A3, Baits; A4, Depredation; A5, Escapees. (b) Foraging in the vicinity of fishing vessels causes accidental mortality for seabirds. B1, Bycatch; B2, Collision. (c) Fishermen cue on seabirds for profitable fishing grounds.

As the capture of non-target organisms such as seabirds is also detrimental to fishing efficiency, there is a global concern and a common interest for fishery management and seabird conservation stakeholders to eradicate bycatch. This led to the publication of a special guideline by the Food and Agriculture Organization by the United Nations in 1999

(International Plan Of Action - Seabirds), prescribing mitigation measures built upon technical solutions (Cooper *et al.*, 2001), and enhanced specific actions for dedicated organisms (e.g. BirdLife International and Agreement on the Conservation of Albatrosses and Petrels, 2009). Those efforts gathering non-governmental organizations, scientists, managers and fishermen led to substantially reduced impacts (Agnew *et al.*, 2000; Abraham *et al.*, 2009; Bull, 2009), even if bycatch could not be eradicated, and may still arise through uncontrolled and/or illegal fisheries (Grémillet *et al.*, 2015). Synoptically, research conducted across the last two decades triggered a paradigm shift in fisheries management. Evidence that humans affect fish populations and marine ecosystems around the world (Jackson *et al.*, 2001; Christensen *et al.*, 2003; Myers and Worm, 2003; Chavance *et al.*, 2004) led to a shift from single-species approaches to Ecosystem Based Fishery Management (EBFM, Pikitch *et al.*, 2004). In this context, several new legislations have been implemented to reduce the collateral damages of fishing activities. For example, in Europe, the new Common Fishery Policy enforces a reduction of discarding practices through a landing obligation of all organisms for species under quotas, which is predicted to modify seabirds - fisheries interactions (Bicknell *et al.*, 2013).

However, despite these new insights, marine conservation is now facing the same research-implementation gap as its terrestrial counterpart (Knight *et al.*, 2006, 2008; Ban and Klein, 2009; Biggs *et al.*, 2011), partly stemming from the difficulty to develop true cooperation among typically diverse stakeholder groups, whose interests, norms, values, powers or communication skills may diverge. To overcome this hurdle, Lescroël *et al.* (2016) proposed to use charismatic marine predators, such as seabirds, as ambassadors of global ocean conservation to 'see the oceans through the eyes of seabirds' and foster stakeholder cooperation. Part of this approach requires improved knowledge of seabird/fisheries interactions. Specifically, forthcoming research should enhance operational approaches, to better understand and forecast the impact of management policies on fishing practices and seabird populations. As an aid to these developments, we propose a methodological review and synthesis of the best methodologies currently available for the study of seabird-fishery direct interactions (see Sydeman *et al.*, 2017 for a review of competition interaction), with additional suggestions for future key developments.

Methods

We used the Web Of Science database with the following combination of search terms for the 1990-2017 time period: [seabird* OR gull* OR gannet* OR albatross* OR petrel* OR shearwater* OR fulmar* OR penguin* OR skua* OR kittiwake* OR tern* OR guillemot* OR shag* OR cormorant*) AND (fisher* OR bycatch* OR discard* OR offal* OR longline* OR gillnet* OR trawl* OR seine*]. After eliminating studies focused on food competition between seabirds and fisheries (methods reviewed in Sydeman *et al.*, 2017), and incorporating some missing studies rated as important by our group of authors, we obtained 510 papers of interest for our synthesis. To quantify the diversity of approaches

reported in the literature, we specifically focused on 249 original studies, putting aside reviews and technical studies relative to mitigation measures and their implementation. We classified these studies according to four broad categories, which may nonetheless partially overlap: 1) Analyses of large-scale distributional overlaps between seabirds and fisheries, 2) Analyses of their movement and behaviour, 3) Analyses of seabird feeding ecology and dependence from fishery subsidies, 4) Quantification of the impacts of these interactions on seabird demography and population trends. For each of these four categories, we critically evaluated methodological processes, from data acquisition to statistical analyses, and provided a synthetic summary table to guide choices and rank methodologies.

Distribution overlap analyses

The main objective of distribution overlap analyses is to identify areas of potential interactions between seabirds and fisheries, based on separately acquired data sets on seabird and fishery distributions (Table 1. A).

The major difficulty has always been to acquire information about seabird distributions, as some of their ranges may stretch over several ocean basins (Egevang *et al.*, 2010). Therefore, except for some species for which presence can be studied from land (such as gulls, e.g. Castilla and Perez, 1995; Arcos and Oro, 1996), knowing where seabirds go requires advanced logistics and methodologies. At-sea surveys from either scientific cruises (Jespersen, 1924; Garthe, 1997; Camphuysen and van der Meer, 2005; Guy *et al.*, 2013) or fishing vessels (Cabezas *et al.*, 2012) are the primary source of knowledge about large-scale seabird at-sea distributions. From these ships, observers will report the presence and number of the different species, associated with the position of the boat (Tasker *et al.*, 1984). Aerial survey transects can also be used to estimate seabird at-sea distribution at large spatial scales (Certain and Bretagnolle, 2008). Benefiting from developments in telemetry technologies, animal-borne devices have also been developed to monitor the movements of wild animals. Three main electronic devices are used for the study of seabird at-sea distributions. Platform Terminal Transmitters (PTTs) linked to the ARGOS system are the most commonly used (43% of distribution overlap studies). These platforms emit a signal which is received by a satellite and transferred to a ground receiving station. They can provide approximately 10-12 locations per day with a relative accuracy of up to a few kilometers (e.g. Nel *et al.*, 2002; Cuthbert *et al.*, 2005; Hatch *et al.*, 2016). Global Positioning System (GPS) loggers are used in 25% of all distribution overlap studies. Contrary to PTTs, GPSs do not emit, but receive signals from a satellite network. Locations are accurate to 3-5m and can be sampled at any frequency, starting from 1 sec. They can be either stored onboard and retrieved after recovery of the device, or downloaded remotely via ARGOS, UHF, or the cellphone network. In the latter cases, tracking can therefore be performed in near-real time (Navarro *et al.*, 2016), i.e. as with PTTs, but with greater positioning accuracy. For both PTTs and GPSs, the recording duration is limited by power supply and attachment to the tracked birds (devices attached to the feathers will be shed during molt). Recent

advent of solar-powered devices has drastically expanded deployment durations in some species, to several months, or even years (Bouten *et al.*, 2013). GPS device mass has also been reduced to a few grams (Amélineau *et al.*, 2016b). Global Location Sensors (GLS) is the third main type of loggers used in distribution overlap analyses. Those devices record light level and time, which after processing can provide one to two daily positions (outside of the equinox periods) with an accuracy of $\pm 190\text{km}$ (Wilson, 1992; Phillips *et al.*, 2004). GLSs are small and light enough ($<1\text{g}$) to be affixed to a bird ring, and deployed for one to several years (Weimerskirch *et al.*, 2014). VHF tags have been used occasionally to study distribution overlap between seabirds and fisheries (Manosa *et al.*, 2004; Hamel *et al.*, 2008), but the logistical costs of mapping large scale bird presence (aerial detection) make its implementation too difficult for a more common use.

Regarding the spatial and temporal distribution of fisheries, researchers benefit from diverse sources of data produced by a wide range of fishery stakeholders, although not all are easily available. Historically, these consist in logbooks from individual boats recording fishing zones and the number of sets, hauls, as well as gear type, together with indices of fishing effort such as numbers of hooks set per unit area (e.g. Cuthbert *et al.*, 2005; Bugoni *et al.*, 2009; Reid *et al.*, 2013). This information is collated and archived by international governance instances such as the International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT) or the Indian Ocean Tuna Commission (IOTC) for tuna longline fisheries, or by national instances as the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) in the USA or the Marine Fisheries Agency in the UK. Such official statistics have nonetheless been demonstrated to be underestimates, both in terms of catch volumes and exploited areas (Pauly and Zeller, 2016). More recently, a specific application of monitoring commercial fishing boats, the Vessel Monitoring System (VMS), has been implemented worldwide. VMS is particularly useful as a database of fishing vessels positions, which allows accurate tracking of their movements at 30 minutes to 3 hour intervals (Granadeiro *et al.*, 2011; Copello *et al.*, 2014; Patrick *et al.*, 2015). The Automatic Identification System (AIS) developed to prevent ship collisions has also proved extremely useful (Robards *et al.*, 2016), notably to map fishing activities (Mazzarella *et al.*, 2014; Natale *et al.*, 2015) and will soon be used extensively to study seabirds-fisheries interactions. Further, bird-borne devices coupling a GPS and a ship radar/AIS detector (Weimerskirch *et al.*, 2017) enable recording seabird-ship encounters, as well as the AIS registration number of the vessels. This enables using seabirds as sentinels of fishing activities, being legal or illegal, especially in areas where surveillance is logistically challenging (e.g. West Africa, the Southern Ocean). Finally, fishing vessels distribution can be estimated from reported presence during scientific at-sea surveys, producing data equivalent to those from seabird direct observations.

Table 1. Methods used in 206 original publications dedicated to the description, characterization and quantification of seabird/fisheries interactions. Methods for data acquisition are given in *italics* in opposition to methods for data analysis. The utilization frequency index (% of occurrence and number of studies) gives the frequency of use in the literature for different group of methods pursuing a common objective. The corresponding references are given in appendix (Table S1).

B- How do seabirds behave in the vicinity of fishing vessels?	Assess interactions visually from fishing vessels	<i>Fisheries Observers</i>	+++	+++	+++	+	+++	-	++	+++	+++	+++	49,5 (102)			
		<i>Seabird observers</i>														
		<i>Video Cameras</i>														
	From the birds' point of view	<i>Bird-born cameras</i>	+++	++	+++	+	++	++	+++				7,3 (15)			
		<i>Electronic devices</i>														
	Estimate bycatches	Scale up observation											18,9 (39)			
		Generalized models														
		Bayesian models														
	Evaluate food subsid consumption	Foraging Succes Index											6,3 (13)			
		Bioenergetics														
	Analyze common movements of seabirds and fishing vessels to detect interactions	Tracks overlap											8,3 (17)			
		Activity overlap														
		Behavioural switch														
C- Do seabirds feed on food subsidies from fisheries?	Detect subsid prey in seabird food bowls	<i>Regurgitations</i>	+++	-	-	++	++	++	+++	+++	+++	21,8 (45)				
		<i>Pellets</i>														
		<i>Stomach contents</i>														
		<i>Stomach extractions</i>														
	Trace chemical signatures of subsid prey	<i>Isotopic analyses</i>	+++	-	-	+	+	+	+++	++	++	11,7 (24)				
		<i>Fatty acid analyses</i>														
	Evaluate food subsid consumption	<i>SIAR</i>											21,8 (45)			
		Quantitative														
		Qualitative														

To identify areas used by seabirds and fisheries from these data, the most common method is kernel analysis. This algorithm calculates a density distribution of the locations and a probability distribution in space use, termed utilization distribution (UD). Thereby, the density matrix is estimated via fixed kernel home-range analyses following Worton (1989; see also Brothers *et al.*, 1998; Nel *et al.*, 2000, 2002; Copello *et al.*, 2014), with potential modifications following Wood *et al.* (2000; Xavier *et al.*, 2004; Bugoni *et al.*, 2009). Contour plots can be generated, over which areas of overlap between seabirds and fisheries are visually identifiable. The degree of overlap can also be quantified using a Utilization Distribution Overlap Index (UDOI, Fieberg and Kochanny, 2005) derived from the estimated UDs. It has been used extensively to quantify large-scale overlaps between seabirds and fisheries (e.g. Granadeiro *et al.*, 2011, 2014; Copello *et al.*, 2014). Two other important overlap indices can be computed without relying on probability distribution in space: (1) A Spearman correlation coefficient (r_s), calculated between geographical grid cells for the density of presence of both seabirds and fisheries (Camphuysen and Garthe, 1997; Hyrenbach and Dotson, 2003); (2) A measure of the overlap between individual seabird geographical density and fishing effort (Cuthbert *et al.*, 2005). This latter index is the simple multiplication of the density of birds by the fishing effort (number of hooks, hours of trawling) reported to unit area. It is commonly used to study overlaps with longline fisheries (Hamel *et al.*, 2008; Thiers *et al.*, 2014; Jiménez *et al.*, 2016), and with trawling fisheries (Guy *et al.*, 2013). In the literature, such overlap indices are not always calculated, and fishing effort or distribution are handled as environmental variables susceptible to impact modelled seabird space utilization. The corresponding statistical methods are principal component analyses (Garthe, 1997; Weichler *et al.*, 2004) or generalized models (e.g. GLM, Cama *et al.*, 2012; Catry *et al.*, 2013 or GAM, Weimerskirch *et al.*, 2010; Renner *et al.*, 2013) with seabird presence or density as the response variable and fishing effort or distribution and other environmental variables as explanatory variables.

Whatever the method used, distribution overlap approaches have the huge advantage of identifying areas with strong probability of encounter between seabirds and fisheries. It allows defining high-risk areas deserving specific conservation efforts (e.g. Tancell *et al.*, 2016) and their projection following global change scenarios (e.g. Krüger *et al.*, 2018). Yet, overlap does not always mean direct interaction. Sharing the same resources, seabirds and fishing vessels are targeting the same areas (e.g. Pichegru *et al.*, 2009), but conservation and management measures will largely depend upon interaction types. This calls for the downscaling of impact studies, to include information on the actual behavioural patterns of seabirds and fishing units (Table 1. B, Torres *et al.*, 2013).

Analysis of movement and behaviour

Using direct observations and tracking data, it is possible not only to define space use in seabirds and fisheries, but also to associate at-sea positions with specific behaviours. For instance, dedicated observers onboard fishing boats (hereafter seabird observers) can

record the characteristics of seabird feeding aggregations (mainly species and broad age composition), as well as the different behaviours displayed by seabirds, with respect to prey choice, intra- and interspecific competition and rank-order (Hudson and Furness, 1988; Garthe and Hüppop, 1994; Otley *et al.*, 2007; Carniel and Krul, 2011; Depéstele *et al.*, 2016), and also interaction types, food choices and any potential accidental mortality (Bugoni *et al.*, 2008b). Specifically, efforts have been made by concerned nations to deploy fisheries observers on at-risk fisheries (such as longline and gillnet fisheries), so as to record accidental seabird bycatch (Reviewed in Anderson *et al.*, 2011; Žydelis *et al.*, 2013). Yet observers focus on caught seabirds and hardly take in account individuals injured or killed that are not hauled on board. Furthermore, costs incurred limit the number of deployed observers and the rate of monitored fisheries is still low, some remaining unmonitored (Pauly *et al.*, 2014). At-sea observations using video-based monitoring (McElderry, 2008) could be a solution in the future. This approach still requires research & development (e.g. observation event detection algorithms for automatic analysis of video sequences) and enhanced co-construction of video monitoring programs with fishery stakeholders (Lescroël *et al.*, 2016).

Fisheries observers data may nonetheless be an important input, allowing an evaluation of interaction levels at a broader scale (Gilman *et al.*, 2017). A simple method consists in up-scaling observed bycatch rates, taking into account overall fishing effort (Francis and Sagar, 2012). But as incidental catches are rare events, even recorded at large regional scales, error margins are substantial (Lewison *et al.*, 2004). Methods to model rare events have been recently improved, and their application to bycatch estimates offers fruitful perspectives. Notably, generalized models have been used in this field (e.g. Winter *et al.*, 2011; Yeh *et al.*, 2013), but Bayesian frameworks providing robustness for uncertainty accounting may soon become the norm (e.g. Martin *et al.*, 2015). Another problem to address when estimating mortality from bycatch observer data is to identify the origin of individuals incidentally caught. However solutions based on the application of biochemical and molecular markers have been implemented (Burg, 2007; Lavers *et al.*, 2013; Jiménez *et al.*, 2015; Techow *et al.*, 2016). Relevantly, Burg *et al.* (2017) have been able to differentiate origins of intraspecific groups of albatrosses using mitochondrial DNA extracted from blood or feathers of bycaught individuals. Furthermore, seabird observer data are essential to quantify the amount of subsid prey fed to seabirds. Foraging success indices can be calculated by species (Garthe and Hüppop, 1998; Jodice *et al.*, 2011), providing feeding rates upon which total consumed amounts can be estimated. Some studies go further, by using bioenergetics modelling so as to estimate the implications of discard consumption for seabird energy balances (Lilliendahl and Solmundsson, 1997; Walter and Becker, 1997; Arcos and Oro, 2002b). Even though ecophysiological modelling tools (Votier *et al.*, 2004; Fort *et al.*, 2009) offer great perspectives, estimating the amount of consumed subsid prey is still complex. Notably, direct seabird observations do not provide any information on the number of other fishing vessels visited by seabirds during their foraging trips.

A solution is to reverse the viewpoint, from the birds towards fishing vessels, which is difficult to obtain, but can be achieved with novel electronic tools. The most obvious ones are bird-borne cameras, which can directly record the visual landscape of the bird. It is then possible to detect when fishing vessels are present in the vicinity of the birds and whether there are direct interactions with them (Grémillet *et al.*, 2010; Votier *et al.*, 2013; Lescroël *et al.*, 2016). However, in the case of video recordings, the battery size of such portable devices is still limiting the duration of image acquisition to a few hours. Progress in automatic image processing is also required to detect and characterize interactions more efficiently (e.g. Spampinato *et al.*, 2010). For these reasons, the most commonly used devices to study behavioural interactions between seabirds and fisheries remain GPS recorders, but the use of radar detector loggers (see previous section, Weimerskirch *et al.*, 2017) could soon become important to. Two types of analyses are performed using GPS tracks; the first is in the continuity of distribution overlap studies, and aims at detecting overlaps between individual birds and fishing vessel trajectories. The second aims at identifying specific seabird behavioural patterns as they approach fishing vessels. The two approaches are dependent upon fine-scale localization of fishing vessels, mostly via VMS. When individual tracks from both seabirds and fishing vessels are available, interactions can simply be assumed when tracks overlap spatially and temporally (Granadeiro *et al.*, 2011; Torres *et al.*, 2011; Tew-Kai *et al.*, 2013). To go further, and contrary to overlap analyses, seabird foraging tracks can be analysed individually to extract characteristics such as foraging trip duration, path length and maximum distance reached (e.g. Mattern *et al.*, 2013; Garcia-Tarrason *et al.*, 2015). The influence of fisheries on seabird foraging behaviour can then be assessed by modelling the effect of fishery activity patterns (e.g. weekdays vs. weekends, Garcia-Tarrason *et al.*, 2015; Tyson *et al.*, 2015) on these characteristics using Generalized Additive Models (GAMs) or Generalized Linear Mixed Models (GLMMs). Some studies go further and identify the strict periods of active foraging within seabird tracks (i.e. excluding resting and travelling periods, see Barraquand and Benhamou, 2008; Torres *et al.*, 2017 for a specific discussion), usually using residence time methods. Seabird specific overlap with active vessels is then identified and differentiated from “natural” foraging, i.e. in the absence of fishing vessels (Votier *et al.*, 2010; Patrick *et al.*, 2015). The second approach focuses on identifying seabird behavioural changes when in the vicinity of a fishing boat. There again, movement analysis methods are used to track specific behavioural signatures or responses in bird tracks interacting with fishing vessels. For example, birds may redirect flight trajectories towards boats (Collet *et al.*, 2015) or adopt vessel cruising pattern (Torres *et al.*, 2011). In this way, Bodey *et al.* (2014) showed that seabirds switched between foraging and commuting behaviour according to the fishing activity of the followed vessel. As this method is based on the preliminary identification and isolation of behavioural sequences that are specific to interactions with fishing vessels, it avoids confounding direct interactions and mere spatial overlap of two entities co-existing in the same area, because targeting the same resources. However, automatic detection of such behaviour can be difficult, and is strongly dependent upon individualities in behavioural patterns.

Feeding ecology and dependence on fishery subsidies

Another powerful way to quantify the dependence of a given seabird species or population on food sources originating from fisheries is to search for traces of these food sources (Table 1. C) in bird stomach contents (diet sampling) or tissues (usually blood or feathers, using biochemical methods). This relies on the assumption that prey items provided by fisheries are different from natural prey targeted by the studied species. The most obvious example is the case of seabirds naturally targeting pelagic prey and eating discards from demersal fishing activities (Kakela *et al.*, 2010).

Diet sampling analysis can be performed on dead or live birds. On dead birds (e.g. from bycatch, Gould *et al.*, 1997) the stomach or the entire digestive track is removed and stored for latter identification of the content. These samples may be biased in populations containing diet-specialist, as all sampled birds are caught in the vicinity of fishing vessels, and naturally-foraging individuals may be missed. To sample the diet of live birds, it is possible to retrieve stomach contents by stomach flushing (Wilson, 1984), but for those seabird species which vomit when captured, acquiring samples from regurgitation may be easier. Fresh food bowls can then be sorted and prey items can be directly identified when digestion is not too advanced (Blaber *et al.*, 1995; James and Stahl, 2000). When it is the case, rigid parts such as otoliths and cephalopods beaks are still identifiable (James and Stahl, 2000). Those non-digestive parts are evacuated by some species by the production of pellets, which can be collected and studied afterwards (Votier *et al.*, 2008). This method has limitations, as the otoliths of some species (e.g. clupeids) are very small and might be fully digested or simply not retrieved, with an overall bias towards larger prey (Alonso *et al.*, 2013).

Two different biochemical methods are used in the studies of interactions between seabirds and fisheries. Most prominent are stable isotopic analyses (SIA; Jaeger *et al.*, 2013; Mariano-Jelicich *et al.*, 2014; Edwards *et al.*, 2015). Those technics rest on the measurement of the differential between stable isotopes for carbon ($\delta^{13}\text{C}$), nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$), and further elements. Nitrogen ratios mainly reflect trophic level, and carbon ratios are linked to at-sea habitats (Bearhop *et al.*, 2001). SIA can be performed on different tissues which will have different proprieties for signalling diet specification. Inert tissues as feathers provide signals upon the diet during feather synthesis, which can be different from the isotopic signature of food items ingested later on (Jaeger *et al.*, 2009). Complementary information about the current diet of the studied animals can then be found in plasma or red blood cells (Mariano-Jelicich *et al.*, 2014). Isotopic signature is indicative of diet over at least a few days (plasma) and presents the big advantage of not being dependent upon a single meal. It avoids therefore the risk of sampling food caught by an adult bird, not for its own use, but for its chick (Grémillet *et al.*, 2008). Yet, specific items constituting the diet are not directly identifiable through SIA, although mixture models allow reconstruction of overall diet composition, provided SIA signatures are known for potential prey. Such Stable Isotope Analysis in R

(SIAR) models (Jackson *et al.*, 2009) which follow a Bayesian structure are being widely used (e.g. Meier *et al.*, 2015; Osterback *et al.*, 2015).

Secondly, fatty acid signatures measured in bird plasma may also help distinguishing natural from discarded prey (Kakela *et al.*, 2009, 2010). This method requires larger blood samples and has been used less extensively in the literature, because of its lower accuracy with respect to differentiating natural from subsid prey (but see Moseley *et al.*, 2012). Combining classical dietary analyses based upon e.g. stomach contents, with aforementioned biochemical methods reduces overall biases in estimating seabird diet composition (Karnovsky *et al.*, 2012). It is therefore recommended to cross those different approaches to detect and quantify the presence of fisheries subsidies in seabird diet (e.g. Jiménez *et al.*, 2017).

Dietary studies allow extensive sampling which can be performed within very limited time periods at seabird colonies, with modest associated field costs and, in most cases, without the need for at-sea campaigns. They are therefore a very powerful tool for the study of seabird-fishery resource overlap, even if necessary sample sizes have to be carefully determined with respect to the potential impact of sampling (e.g. stomach flushing, blood sampling) on animal well-being. Method standardization nonetheless strongly promotes the expansion of dietary studies from the individual, to the populational, meta-populational and inter-specific levels, to yield better understanding of fisheries impacts on the diet of the entire seabird community (e.g. Phillips *et al.*, 1997; Votier *et al.*, 2008).

Impacts of fishery interactions upon seabird populations

Beyond characterizing and quantifying seabird-fishery at-sea interactions, evaluating the ultimate impact of these processes on seabird population dynamics is the most important step towards sound marine management and conservation (Table 2). At the populational level, one approach consists in confronting long-term seabird population trends with indicators of seabird/fishery interactions. Along these lines, population size can be observed in parallel to fishing effort, within shared areas, using discarded prey volumes as a covariate (Chapdelaine and Rail, 1997; Bunce *et al.*, 2002). This correlative approach may provide a qualitative view upon the level of interaction, but cannot rate impacts, neither provide metrics of sustainability thresholds. Specifically in the case of seabird bycatch, reference points are required to assess the sustainability of the bycatch level relative to a conservation objective. Those conservation reference points (reviewed and discussed in Moore *et al.*, 2013) can be used as a main indicator in the context of seabird mortality (e.g. Jiménez *et al.*, 2012; Genovart *et al.*, 2016). Primarily developed to estimate marine mammals allowable bycatch (Wade, 1998), the potential biological removal (PBR) is also an estimation of the additional mortality that can be sustained by a population each year. Calculation of the PBR rests on estimates of population size and its maximum annual recruitment rate (R_{max} , sensu Dillingham and Fletcher, 2008). R_{max} can be estimated from matrix population models when appropriate demographic information is available. However, it is seldom the case in seabird

studies, even though Niel and Lebreton (2005) proposed a method allowing Rmax estimation in a data-poor context, while only relying on age at first reproduction and adult survival (See Dillingham and Fletcher, 2011 for details). By including those reference points (e.g. Tuck *et al.* 2011), Ecological Risk Assessment (ERA, reviewed in Small *et al.*, 2013) offers a framework particularly relevant for the study of incidental seabird mortalities through fisheries. Within vulnerable species or populations, it allows a focus on high-risk seasons and/or areas, facilitating specific bycatch mitigation measures.

Table 2. Methods used in 43 original publications dedicated to evaluate the impact of interactions with fisheries, for seabird populations. Methods for data acquisition are given in *italics* in opposition to methods for data analysis. The utilization frequency index (% of occurrence and number of studies) gives the frequency of use of each method in the literature. The corresponding references are given in appendix (Table S1).

General Purpose	Specific objective	Methods	Sample size	Logistics required	Invasiveness	Data accessibility	Quantify impact	Project scenarios	Help for decision making	Analysis complexity	Utilization Frequency % (Σ)
What is the repercussion of interacting with fisheries for seabird populations?	Population monitoring	<i>Demography</i>	+++	++	+	+++					44,2 (19)
		<i>CMR data</i>	++	+++	++	+++					55,8 (24)
	Evaluate the sensibility of the population	Correlative approach					+	-	+	+	7 (3)
		Regression approach					++	++	+	++	32,6 (14)
		PBR, reference point					++	+	+++	+++	11,6 (5)
		CMR					+++	+++	++	+++	55,8 (24)

When a seabird population is monitored in the longer term, the influence of interacting with fisheries can be evaluated through regression analyses. Typically, reproductive success and population size is then modelled as a function of discard availability (Oro *et al.*, 1995; Louzao *et al.*, 2006; Mullers *et al.*, 2009). Thereby, potential confounding effects can be tested, but forward projections are difficult using these methods. When capture-mark-recapture (CMR) data are available, classical CMR analyses can also be used to estimate different demographic parameters and confront them to interaction influence. Most of the studies implemented Cormack-Jolly-Seber like models to estimate adult survival in the population (e.g. Delamare and Kerry, 1994; Arnold *et al.*, 2006; Francis and Sagar, 2012), adding age-

structured matrixes models (Caswell, 2001) in most cases (Lewison and Crowder, 2003; Awkerman *et al.*, 2006; Barbraud *et al.*, 2008; Genovart *et al.*, 2016). This second step offers the possibility to estimate probabilities of transition from one age class to another. It is particularly relevant for the study of seabird/fishery interactions, as individual vulnerability may diverge according to age (e.g. Baker *et al.*, 2007). Those demographic models provide parameters that can be linked to environmental covariates, as incidental mortality from fisheries. Yet, they may also be calculation-intensive, in addition to the commitments and costs of long-term seabird capture-mark-recapture monitoring studies. However, they allow testing scenarios with different levels of interaction (e.g. mortality from fisheries; Lewison and Crowder, 2003; Baker and Wise, 2005), and exploring the populational impacts of positive or negative interaction with fisheries, as well as integrating, and so comparing, other effects, as climate change (Barbraud *et al.*, 2012; Pardo *et al.*, 2017). Therefore, they offer the possibility to detect non-viable levels of incidental seabird exploitation, to monitor population status in the case of positive fishery impacts on seabirds, and to assess the risk of generating ecological traps.

Conclusions

This synthesis allowed us to review the vast diversity of methods currently available to study direct interactions between seabirds and fisheries (Table 1 and 2). Those interactions feature a complex system. Such complexity stems from the multiplicity of protagonists, amplified by their respective behavioural plasticity. Further, interactions are largely scale-dependent, both in time and space. Static representations are necessary at large scales, to evaluate areas of overlap, but they can be misleading if protagonists share ranges at different times. Finally, the nature of seabird/fishery interactions and their functioning is strongly influenced by environment constraints such as resource availability and factors (e.g wind fields acting upon seabird travelling costs, Amélineau *et al.*, 2014). Overall, understanding this very particular case of association between wildlife and anthropogenic activities, and designing appropriate conservation strategies, requires the use of multiple approaches and methods in parallel. We hope that the panel of tools presented here will assist researchers and managers in understanding the ancestral association between fishermen and seabirds, in a globally modified ocean.

Acknowledgements

T. Le Bot is funded by the Labex Centre Méditerranéen de l'Environnement et de la Biodiversité (CeMEB) and Montpellier University. We are also grateful for the support of the Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO) and the French Polar Institute Paul Emile Victor (ADACLIM Progr.388). Financial support was also provided by NSF grants OPP 9526865, 9814882, 0125608, 0440643 and 0944411. This is Point Blue Conservation Science Contribution n° 2164. We thank the Associate Editor and two anonymous reviewers for their constructive comments and suggestions upon our manuscript.

Bibliography

- Abraham, E. R., Pierre, J. P., Middleton, D. A. J., Cleal, J., Walker, N. A., and Waugh, S. M. 2009. Effectiveness of fish waste management strategies in reducing seabird attendance at a trawl vessel. *Fisheries Research*, 95: 210–219.
- Agnew, D. J., Black, A. D., Croxall, J. P., and Parkes, G. B. 2000. Experimental evaluation of the effectiveness of weighting regimes in reducing seabird by-catch in the longline toothfish fishery around South Georgia. *Ccamlr Science*, 7: 119–131.
- Alonso, H., Granadeiro, J. P., Ramos, J. A., and Catry, P. 2013. Use the backbone of your samples: fish vertebrae reduces biases associated with otoliths in seabird diet studies. *Journal of ornithology*, 154: 883–886.
- Amélineau, F., Péron, C., Lescroël, A., Authier, M., Provost, P., and Grémillet, D. 2014. Windscape and tortuosity shape the flight costs of northern gannets. *Journal of Experimental Biology*, 217: 876–885.
- Amélineau, F., Grémillet, D., Bonnet, D., Le Bot, T., and Fort, J. 2016. Where to forage in the absence of sea ice? Bathymetry as a key factor for an arctic seabird. *PloS one*, 11: e0157764.
- Anderson, O. R., Small, C. J., Croxall, J. P., Dunn, E. K., Sullivan, B. J., Yates, O., and Black, A. 2011. Global seabird bycatch in longline fisheries. *Endangered Species Research*, 14: 91–106.
- Arcos, J. M., and Oro, D. 1996. Changes in foraging range of Audouin's Gulls *Larus audouinii* in relation to a trawler moratorium in the western Mediterranean. *Colonial Waterbirds*, 19: 128–131.
- Arcos, J. M., and Oro, D. 2002. Significance of nocturnal purse seine fisheries for seabirds: a case study off the Ebro Delta (NW Mediterranean). *Marine Biology*, 141: 277–286.
- Arnold, J. M., Brault, S., and Croxall, J. P. 2006. Albatross populations in peril: A population trajectory for black-browed albatrosses at South Georgia. *Ecological Applications*, 16: 419–432.
- Awkerman, J. A., Huyvaert, K. P., Mangel, J., Shigueto, J. A., and Anderson, D. J. 2006. Incidental and intentional catch threatens Galapagos waved albatross. *Biological Conservation*, 133: 483–489.
- Baker, G. B., and Wise, B. S. 2005. The impact of pelagic longline fishing on the flesh-footed shearwater *Puffinus carneipes* in Eastern Australia. *Biological Conservation*, 126: 306–316.
- Baker, G. B., Double, M. C., Gales, R., Tuck, G. N., Abbott, C. L., Ryan, P. G., Petersen, S. L., et al. 2007. A global assessment of the impact of fisheries-related mortality on shy and white-capped albatrosses: Conservation implications. *Biological Conservation*, 137: 319–333.
- Ban, N. C., and Klein, C. J. 2009. Spatial socioeconomic data as a cost in systematic marine conservation planning. *Conservation Letters*, 2: 206–215.
- Barbraud, C., Marteau, C., Ridoux, V., Delord, K., and Weimerskirch, H. 2008. Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1460–1467.
- Barbraud, C., Rolland, V., Jenouvrier, S., Nevoux, M., Delord, K., and Weimerskirch, H. 2012. Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 454: 285–307.

- Barraquand, F., and Benhamou, S. 2008. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 89: 3336–3348.
- Baudelaire, C. 1857. *Les fleurs du mal*: 1857. La mémoire et la mer.
- Bearhop, S., Thompson, D. R., Phillips, R. A., Waldron, S., Hamer, K. C., Gray, C. M., Votier, S. C., et al. 2001. Annual variation in Great Skua diets: The importance of commercial fisheries and predation on seabirds revealed by combining dietary analyses. *Condor*, 103: 802–809.
- Bicknell, A. W. J., Oro, D., Camphuysen, K., and Votier, S. C. 2013. Potential consequences of discard reform for seabird communities. *Journal of Applied Ecology*, 50: 649–658.
- Biggs, D., Abel, N., Knight, A. T., Leitch, A., Langston, A., and Ban, N. C. 2011. The implementation crisis in conservation planning: could ‘mental models’ help? *Conservation Letters*, 4: 169–183.
- BirdLife International, and ACAP. 2009. Seabird bycatch mitigation factsheets. BirdLife International, Cambridge.
- Blaber, S. J. M., Milton, D. A., Smith, G. C., and Farmer, M. J. 1995. TRAWL DISCARDS IN THE DIETS OF TROPICAL SEABIRDS OF THE NORTHERN GREAT-BARRIER-REEF, AUSTRALIA. *Marine Ecology Progress Series*, 127: 1–13.
- Bodey, T. W., Jessopp, M. J., Votier, S. C., Gerritsen, H. D., Cleasby, I. R., Hamer, K. C., Patrick, S. C., et al. 2014. Seabird movement reveals the ecological footprint of fishing vessels. *Current Biology*, 24: R514–R515.
- Bouten, W., Baaij, E. W., Shamoun-Baranes, J., and Camphuysen, K. C. 2013. A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *Journal of Ornithology*, 154: 571–580.
- Brothers, N. 1991. Albatross mortality and associated bait loss in the Japanese longline fishery in the southern-ocean. *Biological Conservation*, 55: 255–268.
- Brothers, N., Gales, R., Hedd, A., and Robertson, G. 1998. Foraging movements of the Shy Albatross *Diomedea cauta* breeding in Australia; implications for interactions with longline fisheries. *Ibis*, 140: 446–457.
- Bugoni, L., Neves, T. S., Leite, N. O., Carvalho, D., Sales, G., Furness, R. W., Stein, C. E., et al. 2008. Potential bycatch of seabirds and turtles in hook-and-line fisheries of the Itaipava Fleet, Brazil. *Fisheries Research*, 90: 217–224.
- Bugoni, L., D'Alba, L., and Furness, R. W. 2009. Marine habitat use of wintering spectacled petrels *Procellaria conspicillata*, and overlap with longline fishery. *Marine Ecology Progress Series*, 374: 273–285.
- Bull, L. S. 2009. New mitigation measures reducing seabird by-catch in trawl fisheries. *Fish and Fisheries*, 10: 408–427.
- Bunce, A., Norman, F. I., Brothers, N., and Gales, R. 2002. Long-term trends in the Australasian gannet (*Morus serrator*) population in Australia: the effect of climate change and commercial fisheries. *Marine Biology*, 141: 263–269.
- Burg, T. M. 2007. Genetic analysis of wandering albatrosses killed in longline fisheries off the east coast of New Zealand. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 17: S93–S101.
- Burg, T. M., Catry, P., Ryan, P. G., and Phillips, R. A. 2017. Genetic population structure of black-browed and Campbell albatrosses, and implications for assigning provenance of birds killed in fisheries. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*.

- Cabezas, L. A., Ruiz, J., Yates, O., and Bernal, M. 2012. The black petrel (*Procellaria parkinsoni*) in pelagic waters off northern Chile: a southern extension to the known distribution and interactions with the pelagic longline fishery. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 46: 537–544.
- Cama, A., Abellana, R., Christel, I., Ferrer, X., and Vieites, D. R. 2012. Living on predictability: modelling the density distribution of efficient foraging seabirds. *Ecography*, 35: 912–921.
- Camphuysen, C. J., and van der Meer, J. 2005. Wintering seabirds in West Africa: foraging hotspots off Western Sahara and Mauritania driven by upwelling and fisheries. *African Journal of Marine Science*, 27: 427–437.
- Camphuysen, K., and Garthe, S. 1997. An evaluation of the distribution and scavenging habits of northern fulmars (*Fulmarus glacialis*) in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 54: 654–683.
- Cardoso, L. G., Bugoni, L., Mancini, P. L., and Haimovici, M. 2011. Gillnet fisheries as a major mortality factor of Magellanic penguins in wintering areas (vol 62, pg 840, 2011). *Marine Pollution Bulletin*, 62: 1932–1932.
- Carniel, V., and Krul, R. 2011. Kleptoparasitism in seabirds during interactions with artisanal fisheries on the coast of Parana, south Brazil. *Revista Brasileira De Ornitologia*, 19: 461–468.
- Castilla, A. M., and Perez, J. J. 1995. RELATIONSHIPS BETWEEN FISHERY ACTIVITIES AND PRESENCE OF THE AUDOUINS GULL (*LARUS-AUDOUINII*) IN THE COLUMBRETES ISLANDS. *Colonial Waterbirds*, 18: 108–112.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Wiley Online Library. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781118445112.stat07481/full>.
- Catchpole, T. L., Frid, C. L. J., and Gray, T. S. 2006. Importance of discards from the English Nephrops norvegicus fishery in the North Sea to marine scavengers. *Marine Ecology Progress Series*, 313: 215–226.
- Catry, P., Lemos, R. T., Brickle, P., Phillips, R. A., Matias, R., and Granadeiro, J. P. 2013. Predicting the distribution of a threatened albatross: The importance of competition, fisheries and annual variability. *Progress in Oceanography*, 110: 1–10.
- Certain, G., and Bretagnolle, V. 2008. Monitoring seabirds population in marine ecosystem: the use of strip-transect aerial surveys. *Remote sensing of environment*, 112: 3314–3322.
- Chadelaine, G., and Rail, J. F. 1997. Relationship between cod fishery activities and the population of herring gulls on the North Shore of the Gulf of St Lawrence, Quebec, Canada. *Ices Journal of Marine Science*, 54: 708–713.
- Chavance, P., Ba, C. M., and Gascuel, D. 2004. Pecheries Maritimes, Ecosystemes Et Societes En Afrique De Louest, Un Demi-siecle De Changement/Maritime Fisheries, Ecosystems and Companies in Africa of Louest, One Half-century of Change: Actes Du Symposium International, Dakar, Senegal, 24-28 Juin 2002/Acts of the International Symposium, Dakar, Senegal, 24 June 28, 2002. IRD Editions. https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=1_Sy8s9GypEC&oi=fnd&pg=PA281&dq=chavance+2004+century+of+change&ots=uMPM4iHQRI&sig=pef3Edysym0iEfKtPGJ-XQNdVx0.
- Christensen, V., Guenette, S., Heymans, J. J., Walters, C. J., Watson, R., Zeller, D., and Pauly, D. 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and fisheries*, 4: 1–24.

- Collet, J., Patrick, S. C., and Weimerskirch, H. 2015. Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range. *Marine Ecology Progress Series*, 526: 199–205.
- Cooper, J., Croxall, J. P., and Rivera, K. S. 2001. Off the hook? Initiatives to reduce seabird bycatch in longline fisheries. *Seabird Bycatch: Trends, Roadblocks and Solutions*. 9-32 pp. ://WOS:000170086700003.
- Copello, S., Pon, J. P. S., and Favero, M. 2014. Spatial overlap of Black-browed albatrosses with longline and trawl fisheries in the Patagonian Shelf during the non-breeding season. *Journal of Sea Research*, 89: 44–51.
- Crawford, R. J., and Shelton, P. A. 1978. Pelagic fish and seabird interrelationships off the coasts of South West and South Africa. *Biological Conservation*, 14: 85–109.
- Croxall, J. P. 2008. Seabird mortality and trawl fisheries. *Animal Conservation*, 11: 255–256.
- Croxall, J. P., Butchart, S. H. M., Lascelles, B., Stattersfield, A. J., Sullivan, B., Symes, A., and Taylor, P. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International*, 22: 1–34.
- Cuthbert, R., Hilton, G., Ryan, P., and Tuck, G. N. 2005. At-sea distribution of breeding Tristan albatrosses *Diomedea dabbenena* and potential interactions with pelagic longline fishing in the South Atlantic Ocean. *Biological Conservation*, 121: 345–355.
- Darby, J. T., and Dawson, S. M. 2000. Bycatch of yellow-eyed penguins (*Megadyptes antipodes*) in gillnets in New Zealand waters 1979–1997. *Biological Conservation*, 93: 327–332.
- Delamare, W. K., and Kerry, K. R. 1994. Population-dynamics of the wandering albatross (*diomedea-exulans*) on macquarie island and the effects of mortality from longline fishing. *Polar Biology*, 14: 231–241.
- Delord, K., Gasco, N., Weimerskirch, H., Barbraud, C., and Micol, T. 2005. Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. *Ccamlr Science*, 12: 53–80.
- Depestele, J., Rochet, M. J., Doremus, G., Laffargue, P., and Stienens, E. W. M. 2016. Favorites and leftovers on the menu of scavenging seabirds: modelling spatiotemporal variation in discard consumption. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73. ://WOS:000382508800002.
- Dillingham, P. W., and Fletcher, D. 2008. Estimating the ability of birds to sustain additional human-caused mortalities using a simple decision rule and allometric relationships. *Biological Conservation*, 141: 1783–1792.
- Dillingham, P. W., and Fletcher, D. 2011. Potential biological removal of albatrosses and petrels with minimal demographic information. *Biological Conservation*, 144: 1885–1894.
- Edwards, A. E., Fitzgerald, S. M., Parrish, J. K., Klavitter, J. L., and Romano, M. D. 2015. Foraging Strategies of Laysan Albatross Inferred from Stable Isotopes: Implications for Association with Fisheries. *Plos One*, 10. ://WOS:000358838400039.
- Egevang, C., Stenhouse, I. J., Phillips, R. A., Petersen, A., Fox, J. W., and Silk, J. R. 2010. Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 2078–2081.
- FAO. 1999. International plan of action for reducing incidental catch of seabirds in longline fisheries. FAO, Rome.
- Ferrari, E. J., Schakner, Z. A., Villafana, C. A., Enriquez, L. S., and Lawson, D. D. 2015. Pilot Study of Underwater Observations of Interactions Between Harbor Seals, California

- Sea Lions, and Cormorants with Halibut Trawl Fisheries in Southern California. *Aquatic Mammals*, 41: 333–340.
- Fieberg, J., and Kochanny, C. O. 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management*, 69: 1346–1359.
- Fort, J., Porter, W. P., and Grémillet, D. 2009. Thermodynamic modelling predicts energetic bottleneck for seabirds wintering in the northwest Atlantic. *Journal of Experimental Biology*, 212: 2483–2490.
- Francis, R. I. C., and Sagar, P. M. 2012. Modelling the effect of fishing on southern Buller's albatross using a 60-year dataset. *New Zealand Journal of Zoology*, 39: 3–17.
- Furness, R. W. 2003. Impacts of fisheries on seabird communities. *Scientia Marina*, 67: 33–45.
- Garcia-Barcelona, S., Macias, D., de Urbina, J. M. O., Estrada, A., Real, R., and Baez, J. C. 2010. Modelling abundance and distribution of seabird by-catch in the spanish mediterranean longline fishery. *Ardeola*, 57: 65–78.
- Garcia-Tarrason, M., Becares, J., Bateman, S., Arcos, J. M., Jover, L., and Sanpera, C. 2015. Sex-specific foraging behavior in response to fishing activities in a threatened seabird. *Ecology and Evolution*, 5: 2348–2358.
- Garthe, S., and Huppop, O. 1994. DISTRIBUTION OF SHIP-FOLLOWING SEABIRDS AND THEIR UTILIZATION OF DISCARDS IN THE NORTH-SEA IN SUMMER. *Marine Ecology Progress Series*, 106: 1–9.
- Garthe, S. 1997. Influence of hydrography, fishing activity, and colony location on summer seabird distribution in the south-eastern North Sea. *Ices Journal of Marine Science*, 54: 566–577.
- Garthe, S., and Huppop, O. 1998. Foraging success, kleptoparasitism and feeding techniques in scavenging seabirds: does crime pay? *Helgolander Meeresuntersuchungen*, 52: 187–196.
- Genovart, M., Arcos, J. M., Alvarez, D., McMinn, M., Meier, R., Wynn, R. B., Guilford, T., et al. 2016. Demography of the critically endangered Balearic shearwater: the impact of fisheries and time to extinction. *Journal of Applied Ecology*, 53: 1158–1168.
- Gilman, E., Weijerman, M., Suuronen, P., and Link, H. editor: J. 2017. Ecological data from observer programmes underpin ecosystem-based fisheries management. *ICES Journal of Marine Science*: fsx032.
- Gonzalez-Zevallos, D., Yario, P., and Caille, G. 2007. Seabird mortality at trawler warp cables and a proposed mitigation measure: A case of study in Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Biological Conservation*, 136: 108–116.
- Gould, P., Ostrom, P., and Walker, W. 1997. Trophic relationships of albatrosses associated with squid and large-mesh drift-net fisheries in the North Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 75: 549–562.
- Granadeiro, J. P., Phillips, R. A., Brickle, P., and Catry, P. 2011. Albatrosses Following Fishing Vessels: How Badly Hooked Are They on an Easy Meal? *Plos One*, 6. ://WOS:000287933300025.
- Granadeiro, J. P., Brickle, P., and Catry, P. 2014. Do individual seabirds specialize in fisheries' waste? The case of black-browed albatrosses foraging over the Patagonian Shelf. *Animal Conservation*, 17: 19–26.
- Grémillet, D., Pichegru, L., Kuntz, G., Woakes, A. G., Wilkinson, S., Crawford, R. J. M., and Ryan, P. G. 2008. A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275: 1149–1156.

- Grémillet, D., Mullers, R. H. E., Moseley, C., Pichegru, L., Coetzee, J. C., Sabarros, P. S., van der Lingen, C. D., *et al.* 2010. Seabirds, fisheries, and cameras. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8: 401–402.
- Grémillet, D., Peron, C., Provost, P., and Lescroel, A. 2015. Adult and juvenile European seabirds at risk from marine plundering off West Africa. *Biological Conservation*, 182: 143–147.
- Guinet, C., and 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.
- Guy, T. J., Jennings, S. L., Suryan, R. M., Melvin, E. F., Bellman, M. A., Ballance, L. T., Blackie, B. A., *et al.* 2013. Overlap of North Pacific albatrosses with the US west coast groundfish and shrimp fisheries. *Fisheries Research*, 147: 222–234.
- Hamel, N. J., Parrish, J. K., and Laake, J. 2008. Linking colonies to fisheries: Spatio-temporal overlap between common murres (*Uria aalge*) from Tatoosh Island and coastal gillnet fisheries in the Pacific Northwest, USA. *Biological Conservation*, 141: 3101–3115.
- Hatch, J. M., Wiley, D., Murray, K. T., and Welch, L. 2016. Integrating Satellite-Tagged Seabird and Fishery-Dependent Data: A Case Study of Great Shearwaters (*Puffinus gravis*) and the US New England Sink Gillnet Fishery. *Conservation Letters*, 9: 43–50.
- Hudson, A. V., and Furness, R. W. 1988. UTILIZATION OF DISCARDED FISH BY SCAVENGING SEABIRDS BEHIND WHITEFISH TRAWLERS IN SHETLAND. *Journal of Zoology*, 215: 151–166.
- Hyrenbach, K. D., and Dotson, R. C. 2003. Assessing the susceptibility of female black-footed albatross (*Phoebastria nigripes*) to longline fisheries during their post-breeding dispersal: an integrated approach. *Biological Conservation*, 112: 391–404.
- Jackson, A. L., Inger, R., Bearhop, S., and Parnell, A. 2009. Erroneous behaviour of MixSIR, a recently published Bayesian isotope mixing model: a discussion of Moore & Semmens (2008). *Ecology Letters*, 12. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2008.01233.x/full>.
- Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., *et al.* 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *science*, 293: 629–637.
- Jaeger, A., Blanchard, P., Richard, P., and Cherel, Y. 2009. Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter-and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult. *Marine biology*, 156: 1233–1240.
- Jaeger, A., Jaquemet, S., Phillips, R. A., Wanless, R. M., Richard, P., and Cherel, Y. 2013. Stable isotopes document inter- and intra-specific variation in feeding ecology of nine large southern Procellariiformes. *Marine Ecology Progress Series*, 490: 255–266.
- James, G. D., and Stahl, J. C. 2000. Diet of southern Buller's albatross (*Diomedea bulleri bulleri*) and the importance of fishery discards during chick rearing. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 34: 435–454.
- Jespersen, P. 1924. The frequency of birds over the high Atlantic Ocean. *Nature*, 114: 281–283.
- Jiménez, S., Domingo, A., and Brazeiro, A. 2009. Seabird bycatch in the Southwest Atlantic: interaction with the Uruguayan pelagic longline fishery. *Polar Biology*, 32: 187–196.
- Jiménez, S., Domingo, A., Abreu, M., and Brazeiro, A. 2012. Risk assessment and relative impact of Uruguayan pelagic longliners on seabirds. *Aquatic Living Resources*, 25: 281–295.

- Jiménez, S., Marquez, A., Abreu, M., Forselledo, R., Pereira, A., and Domingo, A. 2015. Molecular analysis suggests the occurrence of Shy Albatross in the south-western Atlantic Ocean and its by-catch in longline fishing. *Emu*, 115: 58–62.
- Jiménez, S., Domingo, A., Brazeiro, A., Defeo, O., Wood, A. G., Froy, H., Xavier, J. C., et al. 2016. Sex-related variation in the vulnerability of wandering albatrosses to pelagic longline fleets. *Animal Conservation*, 19: 281–295.
- Jiménez, S., Xavier, J. C., Domingo, A., Brazeiro, A., Defeo, O., Viera, M., Lorenzo, M. I., et al. 2017. Inter-specific niche partitioning and overlap in albatrosses and petrels: dietary divergence and the role of fishing discards. *Marine Biology*, 164: 174.
- Jodice, P. G. R., Wickliffe, L. C., and Sachs, E. B. 2011. Seabird use of discards from a nearshore shrimp fishery in the South Atlantic Bight, USA. *Marine Biology*, 158: 2289–2298.
- Kakela, R., Furness, R. W., Kahle, S., Becker, P. H., and Kakela, A. 2009. Fatty acid signatures in seabird plasma are a complex function of diet composition: a captive feeding trial with herring gulls. *Functional Ecology*, 23: 141–149.
- Kakela, R., Kakela, A., Martinez-Abrain, A., Sarzo, B., Louzao, M., Gerique, C., Villuendas, E., et al. 2010. Fatty acid signature analysis confirms foraging resources of a globally endangered Mediterranean seabird species: calibration test and application to the wild. *Marine Ecology Progress Series*, 398: 245–258.
- Karnovsky, N. J., Hobson, K. A., and Iverson, S. J. 2012. From lavage to lipids: estimating diets of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 451: 263–284.
- Knight, A. T., Cowling, R. M., and Campbell, B. M. 2006. An operational model for implementing conservation action. *Conservation Biology*, 20: 408–419.
- Knight, A. T., Cowling, R. M., Rouget, M., Balmford, A., Lombard, A. T., and Campbell, B. M. 2008. Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research–implementation gap. *Conservation biology*, 22: 610–617.
- Krüger, L., Ramos, J. A., Xavier, J. C., Grémillet, D., González-Solís, J., Petry, M. V., Phillips, R. A., et al. 2018. Projected distributions of Southern Ocean albatrosses, petrels and fisheries as a consequence of climatic change. *Ecography*, 41: 195–208.
- Kumar, K. V. A., Pravin, P., and Meenakumari, B. 2016. Bait, Bait Loss, and Depredation in Pelagic Longline Fisheries-A Review. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 24: 295–304.
- Lavers, J. L., Bond, A. L., Van Wilgenburg, S. L., and Hobson, K. A. 2013. Linking at-sea mortality of a pelagic shearwater to breeding colonies of origin using biogeochemical markers. *Marine Ecology Progress Series*, 491: 265–+.
- Lescroël, A., Mathevret, R., Péron, C., Authier, M., Provost, P., Takahashi, A., and Grémillet, D. 2016. Seeing the ocean through the eyes of seabirds: A new path for marine conservation? *Marine Policy*, 68: 212–220.
- Lewison, R. L., and Crowder, L. B. 2003. Estimating fishery bycatch and effects on a vulnerable seabird population. *Ecological Applications*, 13: 743–753.
- Lewison, R. L., Crowder, L. B., Read, A. J., and Freeman, S. A. 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 598–604.
- Lilliendahl, K., and Solmundsson, J. 1997. An estimate of summer food consumption of six seabird species in Iceland. *Ices Journal of Marine Science*, 54: 624–630.
- Louzao, M., Igual, J. M., McMinn, M., Aguilar, J. S., Triay, R., and Oro, D. 2006. Small pelagic fish, trawling discards and breeding performance of the critically endangered Balearic

- shearwater: improving conservation diagnosis. *Marine Ecology Progress Series*, 318: 247–254.
- Manosa, S., Oro, D., and Ruiz, X. 2004. Activity patterns and foraging behaviour of Andonin's gulls in the Ebro Delta, NW Mediterranean. *Scientia Marina*, 68: 605–614.
- Mariano-Jelicich, R., Copello, S., Pon, J. P. S., and Favero, M. 2014. Contribution of fishery discards to the diet of the Black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*) during the non-breeding season: an assessment through stable isotope analysis. *Marine Biology*, 161: 119–129.
- Martin, S. L., Stohs, S. M., and Moore, J. E. 2015. Bayesian inference and assessment for rare-event bycatch in marine fisheries: a drift gillnet fishery case study. *Ecological Applications*, 25: 416–429.
- Mattern, T., Ellenberg, U., Houston, D. M., Lamare, M., Davis, L. S., van Heezik, Y., and Seddon, P. J. 2013. Straight Line Foraging in Yellow-Eyed Penguins: New Insights into Cascading Fisheries Effects and Orientation Capabilities of Marine Predators. *Plos One*, 8. ://WOS:000328740300139.
- Mazzarella, F., Vespe, M., Damalas, D., and Osio, G. 2014. Discovering vessel activities at sea using AIS data: Mapping of fishing footprints. In *Information Fusion (FUSION), 2014 17th International Conference on*, pp. 1–7. IEEE.
- McElderry, H. 2008. At-sea observing using video-based electronic monitoring. In *Background paper prepared by Archipelago Marine Research Ltd. for the Electronic Monitoring Workshop July, pp. 29–30.* http://www.afma.gov.au/wp-content/uploads/2010/06/EM_Videobased_07.pdf.
- Meier, R. E., Wynn, R. B., Votier, S. C., Grive, M. M., Rodriguez, A., Maurice, L., Van Loon, E. E., et al. 2015. Consistent foraging areas and commuting corridors of the critically endangered Balearic shearwater *Puffinus mauretanicus* in the northwestern Mediterranean. *Biological Conservation*, 190: 87–97.
- Moore, J. E., Curtis, K. A., Lewison, R. L., Dillingham, P. W., Cope, J. M., Fordham, S. V., Heppell, S. S., et al. 2013. Evaluating sustainability of fisheries bycatch mortality for marine megafauna: a review of conservation reference points for data-limited populations. *Environmental Conservation*, 40: 329–344.
- Moseley, C., Gremillet, D., Connan, M., Ryan, P. G., Mullers, R. H. E., van der Lingen, C. D., Miller, T. W., et al. 2012. Foraging ecology and ecophysiology of Cape gannets from colonies in contrasting feeding environments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 422: 29–38.
- Mullers, R. H. E., Navarro, R. A., Crawford, R. J. M., and Underhill, L. G. 2009. The importance of lipid-rich fish prey for Cape gannet chick growth: are fishery discards an alternative? *Ices Journal of Marine Science*, 66: 2244–2252.
- Myers, R. A., and Worm, B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423: 280.
- Natale, F., Gibin, M., Alessandrini, A., Vespe, M., and Paulrud, A. 2015. Mapping fishing effort through AIS data. *PloS one*, 10: e0130746.
- Navarro, J., Grémillet, D., Afán, I., Ramírez, F., Bouten, W., and Forero, M. G. 2016. Feathered detectives: real-time GPS tracking of scavenging gulls pinpoints illegal waste dumping. *PloS one*, 11: e0159974.
- Nel, D. C., Nel, J. L., Ryan, P. G., Klages, N. T. W., Wilson, R. P., and Robertson, G. 2000. Foraging ecology of grey-headed mollymawks at Marion Island, southern Indian Ocean, in relation to longline fishing activity. *Biological Conservation*, 96: 219–231.

- Nel, D. C., Ryan, P. G., Nel, J. L., Klages, N. T. W., Wilson, R. P., Robertson, G., and Tuck, G. N. 2002. Foraging interactions between Wandering Albatrosses *Diomedea exulans* breeding on Marion Island and long-line fisheries in the southern Indian Ocean. *Ibis*, 144: E141–E154.
- Niel, C., and LEBRETON, J.-D. 2005. Using demographic invariants to detect overharvested bird populations from incomplete data. *Conservation Biology*, 19: 826–835.
- Oro, D., Bosch, M., and Ruiz, X. 1995. EFFECTS OF A TRAWLING MORATORIUM ON THE BREEDING SUCCESS OF THE YELLOW-LEGGED GULL *LARUS-CACHINNANS*. *Ibis*, 137: 547–549.
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M. S., and Martinez-Abrain, A. 2013. Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters*, 16: 1501–1514.
- Osterback, A.-M. K., Frechette, D. M., Hayes, S. A., Shaffer, S. A., and Moore, J. W. 2015. Long-term shifts in anthropogenic subsidies to gulls and implications for an imperiled fish. *Biological Conservation*, 191: 606–613.
- Osterblom, H., Fransson, T., and Olsson, O. 2002. Bycatches of common guillemot (*Uria aalge*) in the Baltic Sea gillnet fishery. *Biological Conservation*, 105: 309–319.
- Otley, H., Reid, T., Phillips, R., Wood, A., Phalan, B., and Forster, I. 2007. Origin, age, sex and breeding status of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*), northern (*Macronectes halli*) and southern giant petrels (*Macronectes giganteus*) attending demersal longliners in Falkland Islands and Scotia Ridge waters, 2001–2005. *Polar Biology*, 30: 359–368.
- Pardo, D., Forcada, J., Wood, A. G., Tuck, G. N., Ireland, L., Pradel, R., Croxall, J. P., et al. 2017. Additive effects of climate and fisheries drive ongoing declines in multiple albatross species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: E10829–E10837.
- Patrick, S. C., Bearhop, S., Bodey, T. W., Grecian, W. J., Hamer, K. C., Lee, J., and Votier, S. C. 2015. Individual seabirds show consistent foraging strategies in response to predictable fisheries discards. *Journal of Avian Biology*, 46: 431–440.
- Pauly, D., Belhabib, D., Blomeyer, R., Cheung, W. W., Cisneros-Montemayor, A. M., Copeland, D., Harper, S., et al. 2014. China's distant-water fisheries in the 21st century. *Fish and Fisheries*, 15: 474–488.
- Pauly, D., and Zeller, D. 2016. Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nature communications*, 7: 10244.
- Phillips, R. A., Catry, P., Thompson, D. R., Hamer, K. C., and Furness, R. W. 1997. Inter-colony variation in diet and reproductive performance of great skuas *Catharacta skua*. *Marine Ecology Progress Series*, 152: 285–293.
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., Afanasyev, V., and Briggs, D. R. 2004. Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 266: 265–272.
- Pichegru, L., Ryan, P. G., Le Bohec, C., van der Lingen, C. D., Navarro, R., Petersen, S., Lewis, S., et al. 2009. Overlap between vulnerable top predators and fisheries in the Benguela upwelling system: implications for marine protected areas. *Marine Ecology Progress Series*, 391: 199–208.
- Pikitch, E., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D. O., Dayton, et al. 2004. Ecosystem-based fishery management. *Science*, 305: 346–347.

- Reid, T. A., Tuck, G. N., Hindell, M. A., Thalmann, S., Phillips, R. A., and Wilcox, C. 2013. Nonbreeding distribution of flesh-footed shearwaters and the for overlap with north Pacific fisheries. *Biological Conservation*, 166: 3–10.
- Renner, M., Parrish, J. K., Piatt, J. F., Kuletz, K. J., Edwards, A. E., and Hunt, G. L. 2013. Modeled distribution and abundance of a pelagic seabird reveal trends in relation to fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 484: 259–277.
- Robards, M. D., Silber, G. K., Adams, J. D., Arroyo, J., Lorenzini, D., Schwehr, K., and Amos, J. 2016. Conservation science and policy applications of the marine vessel Automatic Identification System (AIS)—a review. *Bulletin of Marine Science*, 92: 75–103.
- Rodriguez, B., Becares, J., Rodriguez, A., and Arcos, J. M. 2013. Incidence of entanglements with marine debris by northern gannets (*Morus bassanus*) in the non-breeding grounds. *Marine Pollution Bulletin*, 75: 259–263.
- Small, C., Waugh, S. M., and Phillips, R. A. 2013. The justification, design and implementation of Ecological Risk Assessments of the effects of fishing on seabirds. *Marine Policy*, 37: 192–199.
- Spampinato, C., Giordano, D., Di Salvo, R., Chen-Burger, Y.-H. J., Fisher, R. B., and Nadarajan, G. 2010. Automatic fish classification for underwater species behavior understanding. In *Proceedings of the first ACM international workshop on Analysis and retrieval of tracked events and motion in imagery streams*, pp. 45–50. ACM. <http://dl.acm.org/citation.cfm?id=1877881>.
- Suazo, C. G., Schlatter, R. P., Arriagada, A. M., Cabezas, L. A., and Ojeda, J. 2013. Fishermen's perceptions of interactions between seabirds and artisanal fisheries in the Chonos archipelago, Chilean Patagonia. *Oryx*, 47: 184–189.
- Sydeman, W. J., Thompson, S. A., Anker-Nilssen, T., Arimitsu, M., Bennison, A., Bertrand, S., Boersch-Supan, P., et al. 2017. Best practices for assessing forage fish fisheries-seabird resource competition. *Fisheries Research*, 194: 209–221.
- Tancell, C., Sutherland, W. J., and Phillips, R. A. 2016. Marine spatial planning for the conservation of albatrosses and large petrels breeding at South Georgia. *Biological Conservation*, 198: 165–176.
- Tasker, M. L., Jones, P. H., Dixon, T. I. M., and Blake, B. F. 1984. Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *The Auk*: 567–577.
- Tasker, M. L., Camphuysen, C. J., Cooper, J., Garthe, S., Montevecchi, W. A., and Blaber, S. J. M. 2000. The impacts of fishing on marine birds. *Ices Journal of Marine Science*, 57: 531–547.
- Techow, N., O'Ryan, C., Robertson, C. J. R., and Ryan, P. G. 2016. The origins of white-chinned petrels killed by long-line fisheries off South Africa and New Zealand. *Polar Research*, 35. ://WOS:000381039800001.
- Tew-Kai, E., Benhamou, S., van der Lingen, C. D., Coetzee, J. C., Pichegru, L., Ryan, P. G., and Gremillet, D. 2013. Are Cape gannets dependent upon fishery waste? A multi-scale analysis using seabird GPS-tracking, hydro-acoustic surveys of pelagic fish and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology*, 50: 659–670.
- Thiers, L., Delord, K., Barbraud, C., Phillips, R. A., Pinaud, D., and Weimerskirch, H. 2014. Foraging zones of the two sibling species of giant petrels in the Indian Ocean throughout the annual cycle: implication for their conservation. *Marine Ecology Progress Series*, 499: 233–U488.

- Torres, L. G., Thompson, D. R., Bearhop, S., Votier, S., Taylor, G. A., Sagar, P. M., and Robertson, B. C. 2011. White-capped albatrosses alter fine-scale foraging behavior patterns when associated with fishing vessels. *Marine Ecology Progress Series*, 428: 289–301.
- Torres, L. G., Sagar, P. M., Thompson, D. R., and Phillips, R. A. 2013. Scaling down the analysis of seabird-fishery interactions. *Marine Ecology Progress Series*, 473: 275–289.
- Torres, L. G., Orben, R. A., Tolkova, I., and Thompson, D. R. 2017. Classification of animal movement behavior through residence in space and time. *PloS one*, 12: e0168513.
- Tuck, G. N., Phillips, R. A., Small, C., Thomson, R. B., Klaer, N. L., Taylor, F., Wanless, R. M., et al. 2011. An assessment of seabird-fishery interactions in the Atlantic Ocean. *Ices Journal of Marine Science*, 68: 1628–1637.
- Tyson, C., Shamoun-Baranes, J., Van Loon, E. E., Camphuysen, K., and Hintzen, N. T. 2015. Individual specialization on fishery discards by lesser black-backed gulls (*Larus fuscus*). *Ices Journal of Marine Science*, 72: 1882–1891.
- Votier, S. C., Furness, R. W., Bearhop, S., Crane, J. E., Caldow, R. W. G., Catry, P., Ensor, K., et al. 2004. Changes in fisheries discard rates and seabird communities. *Nature*, 427: 727–730.
- Votier, S. C., Bearhop, S., Fyfe, R., and Furness, R. W. 2008. Temporal and spatial variation in the diet of a marine top predator-links with commercial fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 367: 223–232.
- Votier, S. C., Bearhop, S., Witt, M. J., Inger, R., Thompson, D., and Newton, J. 2010. Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology*, 47: 487–497.
- Votier, S. C., Bicknell, A., Cox, S. L., Scales, K. L., and Patrick, S. C. 2013. A Bird's Eye View of Discard Reforms: Bird-Borne Cameras Reveal Seabird/Fishery Interactions. *Plos One*, 8. ://WOS:000316936100023.
- Wade, P. R. 1998. Calculating limits to the allowable human-caused mortality of cetaceans and pinnipeds. *Marine Mammal Science*, 14: 1–37.
- Walter, U., and Becker, P. H. 1997. Occurrence and consumption of seabirds scavenging on shrimp trawler discards in the Wadden Sea. *Ices Journal of Marine Science*, 54: 684–694.
- Watkins, B. P., Petersen, S. L., and Ryan, P. G. 2008. Interactions between seabirds and deep-water hake trawl gear: an assessment of impacts in South African waters. *Animal Conservation*, 11: 247–254.
- Weichler, T., Garthe, S., Luna-Jorquera, G., and Moraga, J. 2004. Seabird distribution on the Humboldt Current in northern Chile in relation to hydrography, productivity, and fisheries. *Ices Journal of Marine Science*, 61: 148–154.
- Weimerskirch, H., Le Corre, M., Kai, E. T., and Marsac, F. 2010. Foraging movements of great frigatebirds from Aldabra Island: Relationship with environmental variables and interactions with fisheries. *Progress in Oceanography*, 86: 204–213.
- Weimerskirch, H., Cherel, Y., Delord, K., Jaeger, A., Patrick, S. C., and Riotte-Lambert, L. 2014. Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: life on the move! *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 450: 68–78.
- Weimerskirch, H., Filippi, D. P., Collet, J., Waugh, S. M., and Patrick, S. C. 2017. Use of radar detectors to track attendance of albatrosses at fishing vessels. *Conservation Biology*. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/cobi.12965/full>.

- Wienecke, B., and Robertson, G. 2002. Seabird and seal - fisheries interactions in the Australian Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* trawl fishery. *Fisheries Research*, 54: 253–265.
- Wilson, R. P. 1984. An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *Journal of field ornithology*, 55: 109–112.
- Wilson, R. P. 1992. Estimation of location: global coverage using light intensity. *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. <http://ci.nii.ac.jp/naid/10018066932/>.
- Winter, A., Jiao, Y., and Browder, J. A. 2011. Modeling Low Rates of Seabird Bycatch in the US Atlantic Long line Fishery. *Waterbirds*, 34: 289–303.
- Wood, A. G., Naef-Daenzer, B., Prince, P. A., and Croxall, J. P. 2000. Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to albatross locations. *Journal of avian biology*, 31: 278–286.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70: 164–168.
- Xavier, J. C., Trathan, P. N., Croxall, J. P., Wood, A. G., Podesta, G., and Rodhouse, P. G. 2004. Foraging ecology and interactions with fisheries of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) breeding at South Georgia. *Fisheries Oceanography*, 13: 324–344.
- Yeh, Y. M., Huang, H. W., Dietrich, K. S., and Melvin, E. 2013. Estimates of seabird incidental catch by pelagic longline fisheries in the South Atlantic Ocean. *Animal Conservation*, 16: 141–152.
- Žydelis, R., Small, C., and French, G. 2013. The incidental catch of seabirds in gillnet fisheries: A global review. *Biological Conservation*, 162: 76–88.

Annexe II : Fishery discards cannot compensate natural food shortage of natural prey infor Northern gannets in from the English Channel.

(Article soumis à *Biological Conservation*)

Fishery discards cannot compensate natural food shortage of natural prey infor Northern gannets in from the English Channel.

Tangi Le Bot^{1*}, Amélie Lescroël², Jérôme Fort³, Clara Péron⁴, Olivier Gimenez¹, Pascal Provost⁵ & David Grémillet^{1,6}

1- CEFE, CNRS, Univ Montpellier, Univ Paul Valéry Montpellier 3, EPHE, IRD, Montpellier, France

2- Point Blue Conservation Science, 3820 Cypress Drive, Suite 11, Petaluma, CA 94954, USA

3- Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266 CNRS-Université de La Rochelle, La Rochelle, France

4- Laboratoire d'Océanographie et du Climat, UMR 7159. 4 Place Jussieu 75005 Paris, France.

5- Ligue pour la Protection des Oiseaux, Réserve Naturelle Nationale des Sept-Îles, 22560 Pleumeur Bodou, France

6- Percy FitzPatrick Institute and DST-NRF Centre of Excellence at the University of Cape Town, Rondebosch, South Africa

* Corresponding author

Abstract

Fisheries modify ecosystem balance by harvesting through marine food webs and producing large amounts of discards subsidizing scavengers. Among them, seabirds are the most conspicuous and have been benefiting from anthropogenic food sources generated by fisheries. However, this modified feeding behaviour also exposes them to threats, such as accidental bycatch on fishing gear and ecological traps set by discards of lower nutritional value compared to seabird natural prey. Seabird-fishery interactions have been the focus of numerous studies, but very few integrative investigations tested multi-annual dynamics. To explore this temporal dimension, we performed stable isotopic analyses and GPS-tracking in Northern gannets (*Morus bassanus*) over a 12-year period (2005-2017), during which they coexisted with fisheries in the English Channel. We demonstrated that gannets fed either on natural prey, or fishery wastes, but that a dietary shift towards discard consumptions induced increased seabird foraging effort and reduced adult body condition. These changes could partly explainare concomitant with observation of reduced gannet reproductive success, and reduced growth rate of their breeding population. Our work provides essential, novel understanding of scavengers-fisheries interactions, by showing that fishery discards are secondary prey, insufficient todo not compensate natural prey shortage inon the longer term, with observed detrimental effects onAltered gannet foraging and fitness, and strongly suggesting overall pelagic fishresource depletion threatening Northern gannets in the English Channel. To improve gannet conservation in this ecoregion, fishery discards may be banned, but, no conservation effort may be implemented to maintain discard practice on the medium to long term and all those efforts should also go towardsshould target the rebuilding of Northern gannet pelagic prey populations, particularly by strongly reducing fishing effort on North Atlantic mackerel.**Keywords:** biologging, bycatch, ecosystem-based management, marine spatial planning, rebuilding fish stocks, scavenging, seabird conservation, seabird-fishery interaction, stable-isotopic analysis

Introduction

In addition to the harvest of marine resources, fisheries generate large volumes of discards. Those are defined as unwanted catches returned to the water dead or alive (Enever et al., 2007), representing an annual 10.3 million tons of discarded marine organisms worldwide (Pauly and Zeller, 2016). Discards are an unsustainable waste of resources, both from an economic and ecological point of view, and are incompatible with ecosystem-based approaches to fisheries (Bellido et al., 2011). Consequently, there are worldwide incentives to reduce, and ultimately ban discarding at sea (Condie et al., 2014). However, as the third anthropogenic food source for wildlife (Oro et al., 2013) discards subsidize organisms from the benthic fauna (Erzini et al., 2003) to marine mammals (Hill and Wassenberg, 2000; Luque et al., 2006) with an important part supplying seabirds (Hudson and Furness, 1988; Depetelle et al., 2016). Therefore, and particularly for seabirds, a drastic reduction of discarded volumes rises concerns (e.g. Bicknell et al., 2013; Fondo et al., 2015) about negative conservation impacts on a short to medium-term (Veiga et al., 2016). On the other hand, scavenging can also be risky for seabirds. Foraging in the vicinity of fishing vessels exposes them to accidental mortality through interaction with fishing gear, a major threat for such long-lived species (Lewison et al., 2004; Croxall et al., 2012). Furthermore, fishery wastes can set ecological traps leading to reduced seabird reproduction rates when food quality is not adequate for chick nutritional needs (Grémillet et al., 2008) and lead to reduced fitness in the longer term (Cohen et al., 2014).

Indeed, seabirds are particularly sensitive to food availability and quality during the breeding season, when energy demand and intraspecific competition are highest. Food shortage may lead to brood neglect (Lewis et al., 2004) and reduced breeding success, or breeding failure (Ponchon et al., 2014), or even to diminished adult body condition (Grémillet et al., 2016), with consequences at the population level (Bolnick et al., 2002; Becker et al., 2007). Generalist seabirds should be able to cope with short-term resources fluctuations (Courbin et al., 2018) through foraging plasticity, by switching prey types or foraging areas (Montevecchi et al., 2009; Pettex et al., 2012), but subsidized prey of lower quality, like discards, may reverse the benefit in the longer term (Cohen et al., 2014).

Seabird - fishery interactions have been studied extensively (reviewed in Le Bot et al., 2018), with recent electronic tracking technologies enabling crucial insights into the behavioural responses of seabirds to fishing activities (e.g. Votier et al., 2010; Weimerskirch et al., 2017). This includes long-term studies which investigated temporal changes in fishery wastes consumption (e.g. Arcos and Oro, 2002) or single year studies focusing on the effects of such consumption (e.g. Bartumeus et al., 2010). However, very few integrative studies have assessed impacts of discard consumption on seabird foraging behaviour, diet, body condition and reproductive performance over multiple years (e.g. Cohen et al., 2014).

We performed such investigations in Northern gannets (*Morus bassanus*), largest of all seabirds in the North Atlantic. Gannets are known for their dietary flexibility (Garthe et al.,

2007; Pettex *et al.*, 2012), and are considered as particularly resilient to marine environmental changes (Grandgeorge *et al.*, 2008). Specifically, their diet has been shown to match pelagic prey availability (Montevecchi *et al.*, 2009; Garthe *et al.*, 2014), with an extensive use of fishery discards (Depéstele *et al.*, 2016; Hudson and Furness, 1988; Votier *et al.* 2010). Overall, Northern gannet populations have been increasing over the past 70 years (Wanless *et al.*, 2005; Eveillard-Buchoux *et al.*, 2017), presumably due to protection of their breeding sites and high availability of discards across their range.

In the Eastern North Atlantic, this subsidized nutritional status might be changing with the implementation of the new common fishing policy of the European Union. Planned since 2015 (Borges, 2015), it specifically aims at reducing, and ultimately suppressing, all discards (Catchpole *et al.*, 2017). Pre-existing knowledge concerning Northern gannets in the Eastern North Atlantic (Hamer *et al.*, 1997; Wanless *et al.*, 2005; Grémillet *et al.*, 2006; Votier *et al.*, 2010), indicate that discards constituted a significant part of the birds' diet during their breeding season in the Western English Channel and that a discard reform should reduce prey diversity and availability.

On the basis of such previous information, we hypothesized that fishery discards are the preferred prey of Northern gannets, allowing them to ensure body maintenance and reproductive performance, and to maintain breeding colony size. We tested this premise throughwe performed a unique longitudinal study of the diet, trophic status, foraging effort, and fitness proxies (adult body condition and reproductive performance) in Northern gannets coexisting with intense fishing activities in the English Channel. Overall, our study challenged the hypothesis that discard is a preferential prey on the long term for northern gannet and that maintenance of their colony repose on their availability. Marine fisheries and seabirds occur worldwide, and lessons learnt in the English Channel are therefore widely applicable.

Materials and methods

Fieldwork was carried out during the early chick-rearing phase of the gannet breeding season (June-July) between 2005 and 2017 on Rouzic Island ($48^{\circ}54'0''N$, $3^{\circ}26'11''W$) in the Sept-Iles archipelago located in the Western part of the English Channel, Brittany (France). This gannet breeding colony hosts ca. 20,000 breeding pairs and is the southernmost European nesting site for the species, with the exception of isolated breeding attempts in the Mediterranean. Over a 12 yr period, we assessed foraging behaviour using GPS tracking, determined diet using stable isotope analyses, and collected data on individual fitness proxies as well as population size and breeding success. All experiments were performed under permits issued by the French Direction des Services Vétérinaires (N° 34-369) and the Comité d'Ethique Régional Languedoc-Roussillon (N°1110).

Assessing foraging behaviour using GPS tracking

We tracked breeding gannets throughout their at-sea foraging trips using GPS tags in 2005 and 2010-2017 (details in Table 1). Gannets were equipped from mid-June to mid-July each year, while they were raising 2 to 6 week-old chicks and both parents were relaying each other to either take care of their single chick at the nest or collect food at sea. We caught them at the nest, almost exclusively on nest reliefs (i.e. we targeted birds that were leaving their nests after the arrival of their partner), using a telescopic carbon fiber pole fitted with a metal crook and attached devices to their lower back with white Tesa© tape. Great care was given to minimize disturbance to the birds: each bird was handled in <15 min, in silence and in the shade to avoid stress, particularly overheating. Birds were recaptured and devices recovered when they came back to feed their chick after at least one foraging trip at sea. We only considered foraging trips lasting > 40 min (Warwick-Evans *et al.*, 2016) to exclude movements linked to nest maintenance in the vicinity of the colony and only kept the first foraging trip (> 40 min) when several were recorded. Trip duration in hours and foraging range in km² were used as an index of foraging effort. Foraging range was estimated, through a kernel analysis, using the adehabitatHR package in R (Calenge, 2006), with the *ad hoc* method to estimate the smoothing parameter for bivariate normal kernels. Surface areas corresponding to the 90% kernel utilization distributions (kernel UDs, km²) were calculated for each individual and the 50% and 90% average kernel UDs of all individuals were mapped for each study year.

Assessing diet using stable isotope analyses

Stable isotope analyses (SIA) is a biochemical technique, which relies on the measurement of the differential between stable isotopes for carbon ($\delta^{13}\text{C}$), and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$). It provides indirect information on fish or seabird feeding ecology. Nitrogen ratios mainly reflect individual trophic levels, and carbon ratios are linked to their at-sea habitats and varies between benthic/pelagic and coastal/oceanic environments (McKechnie, 2004).

Adult gannets tend to regurgitate stomach contents spontaneously when handled. We collected, froze and stored these samples (in a -20°C freezer) whenever GPS-tracked birds regurgitated during handling. Prey items were later identified to the lowest taxon. Using those collected regurgitates, we sampled fish muscle from the four species or taxa of fish most frequently ingested by gannets (garfish, *Belone belone*; mackerel, *Scomber* sp.; gurnard, *Triglidae*; whitefish, Gadiforms). Overall, we found that these four types of prey represented 85% of the ingested fish prey biomass.

Additionally, we sampled 0.2-0.5 ml of blood from the tarsal vein of each bird tracked by GPS upon device recovery, using a 23 gauge needle. Red blood cells (RBC) and plasma were separated by centrifugation (10 min at 13500 RPM) within 60 min of collection and stored frozen at -20°C. SIA were performed on plasma samples, which integrate information on bird diet across 2-5 days before sampling (Mariano-Jelicich *et al.*, 2014). Prior to all analyses, gannet plasma (n=181) and fish muscle (n=22) samples were freeze-dried for 48h, homogenized, and delipidized (in a chloroform-methanol solution for plasma and in

cyclohexane for prey muscle, Cherel et al., 2018). About 0.4 mg of sample was then encapsulated in tin capsules before $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were measured by mass spectrometry at the Littoral ENVironnement et Sociétés (LIENSs) chemical analysis platform.

Table 1. Details of deployed GPS loggers on Northern Gannets from Rouzic Island, 2005-2017. *: in 2017, CatTraQ™ loggers were modified to double battery size.

Year	GPS logger	Company	Size (L x W x H ; mm)	Mass (g)	Recording frequency	Deployed Loggers (n)	Recought loggers (n)	Number of individual first trip totally recorded (n)
2005	1-channel GPS data logger	NewBehaviour	95 x 48 x 24	65	1s	21	21	20
	GPSlog	Earth and Ocean Technologies	96 x 39 x 26.5	75	2min / 1s			
2010	Gipsy	Technosmart	95 x 40 x 27	60	1s	38	35	22
2011	CatTraQ™	Catnip Technologies	47 x 30 x 13	20	30s	22	22	19
2012	CatTraQ™	Catnip Technologies	47 x 30 x 13	20	30s	27	23	19
2013	CatTraQ™	Catnip Technologies	47 x 30 x 13	20	30s	11	11	9
2014	CatTraQ™	Catnip Technologies	47 x 30 x 13	20	30s	20	19	19
2015	CatTraQ™	Catnip Technologies	47 x 30 x 13	20	30s	21	19	19
2016	CatTraQ™	Catnip Technologies	47 x 30 x 13	20	30s	20	19	19
2017	CatTraQ™*	Catnip Technologies	57 x 35 x 18	30	30s	12	11	11

Assessing fitness proxies

The body mass of each adult gannet equipped with GPS (181 individuals) was recorded with a hand-held scale to the nearest 50g at capture and recapture. To minimize biases due to the variation in stomach fullness, we only kept mass measurements at capture, when birds had been on the nest for extended periods and were assumed to have fed their chick and digested most of the remaining stomach content. Additionally, we measured the thickness of their pectoral muscle to the nearest 0.1mm (112 individuals) following Lindstrom *et al.* (2000). We used a TITAN[©] portable ultrasound system (Sonosite, Inc. USA) with a HST/10-5 MHz broadband transducer. Pectoral muscle thickness is considered as an indicator of body condition in birds (Lindstrom *et al.*, 2000).

Assessing population size and breeding success

Each year in early June, from 1939 to 2017, the total number of apparently occupied nests (AON, sensu Nelson, 2002) was determined using direct counts and/or aerial photographs following Siorat and Rocamora (1995). Counts were performed at irregular time intervals from 1939 to 1955, then nearly every year after 1955. Information for the 1939-2005 period has been previously published (Grémillet *et al.*, 2006) and we updated it for the 2005-2017 period. Breeding success (2005-2017) was monitored daily throughout the breeding season (from May to October) on a sample of 100 AONs using a remote-controlled camera permanently installed on the colony following recommendations by the Groupement d'Intérêt Scientifique Oiseaux Marins (Cadiou, 2010, unpublished report). For each AON, the dates of laying, presence of egg, chick and chick age were documented until either breeding failure (egg broken or missing, chick dead or missing) or breeding success (fully feathered chick ready to fledge).

Statistical analyses

Stable isotope ratios for bird plasma were analyzed using the SIBER package in R in order to investigate the isotopic niche of Northern gannets and its temporal changes (Jackson *et al.*, 2011). To this end, standard ellipse areas corrected for small sample sizes (SEAc), which include about 40% of individuals within a group based on bivariate normal distributions, were calculated for each year. The posterior estimates of the Bayesian standard ellipse area (SEAB, posterior draws = 10⁶) were then used to test for inter-annual differences in bird isotopic niches (using MANOVA and ANOVA).

Isotopic measurements on the four major prey of gannets were first used to test for an inter-annual variation of the gannet population's isotopic signature (ANOVA). Second, they were

incorporated in a Bayesian stable isotope mixing model to estimate the overall composition of individual gannet diets. More specifically, the relative contribution of each prey was estimated using the SIMMR package in R (Parnell *et al.*, 2013). We used trophic enrichment factors of 2.25‰ (± 0.61) for nitrogen and 0.24‰ (± 0.79) for carbon between prey muscle and gannet plasma, as previously used in Northern gannets (Stauss *et al.*, 2012). In order to evaluate the importance of fishery wastes in the gannet diet, gurnards and whitefish were grouped as “discards”. In this context, it is important to note that gurnards and whitefish are demersal species, which only become accessible to gannets when discarded by fishing vessels. Conversely, garfish and mackerel are pelagic species which are caught naturally by gannets; however, the second is also an important target for pelagic trawlers and may be discarded. Therefore, we possibly underestimated the proportion of anthropogenic prey by considering mackerel as a natural prey only, while it could be a potential discard. For each year, we present the estimated distribution of the proportion of discards, mackerel and garfish in the diet.

For foraging trip duration, foraging range, body mass and pectoral muscle size, we tested for inter-annual differences with ANOVAs, using year as factor and Tukey post-hoc multiple comparison tests (HSD). We then explored the influence of discard consumption on those foraging and body condition variables using a bootstrap procedure. Indeed, discard proportion in the diet was estimated for grouped individuals per year (see above) because estimating individual values would have brought too much uncertainty. Therefore, for each individual, we randomly drew a discard proportion value in the estimated distribution for the corresponding year, creating an individual discard variable. We then calculated a Pearson rank correlation between this discard variable and each foraging and body condition variable, to evaluate their relationship. To account for within-year variability in discard consumption, we re-iterated all calculations 10 000 times, estimating the distribution of the correlation between the proportion of discard in the diet and the individual foraging and condition variables. We considered that the effect of discard consumption was significant when the 95% confidence interval of the correlation distribution did not overlap with zero. All analyses were performed in R version 3.2.3 (R Development Core Team, 2015).

Results

Stable isotope analyses

Northern gannet isotopic signatures significantly varied between years (MANOVA; Wilk's lambda; $F_{12,348} = 14.01$; $p < 0.001$; Figure 1.a), both in terms of $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA; $F_{6,174} = 2.61$; $p = 0.019$) and of $\delta^{13}\text{C}$ ($F_{6,174} = 33.59$; $p < 0.001$). Furthermore, temporal changes in SEAB values revealed a contraction of the isotopic niche of the Rouzic gannets over time ($p < 0.001$, $R^2=0.21$; Figure 1.b). $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of the four main prey (Figure 2) were significantly different (respectively $p < 0.05$ and $p < 0.001$), and consistent in time with no effect of the year. Gurnards and gadiforms had similar isotopic signatures; we therefore grouped these

two benthic prey species into a “discards” group. The respective mean values of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ for discards, mackerel and garfish were used in the stable isotope mixing models.

SIMMR mixing models revealed a strong variation in gannet diet over years (Figure 3). Particularly, a drop-off of mackerel proportion was observed in recent years (from $0.55\% \pm 0.08$ in 2011 to $0.10\% \pm 0.06$ in 2015), concurrently with peaks of discards proportion (from $0.14\% \pm 0.05$ in 2011 to 0.67 ± 0.07 in 2015). In general, mackerel proportion in the diet exhibited the reverse pattern of the discards proportion, while the garfish proportion remained stable over years (Figure 3).

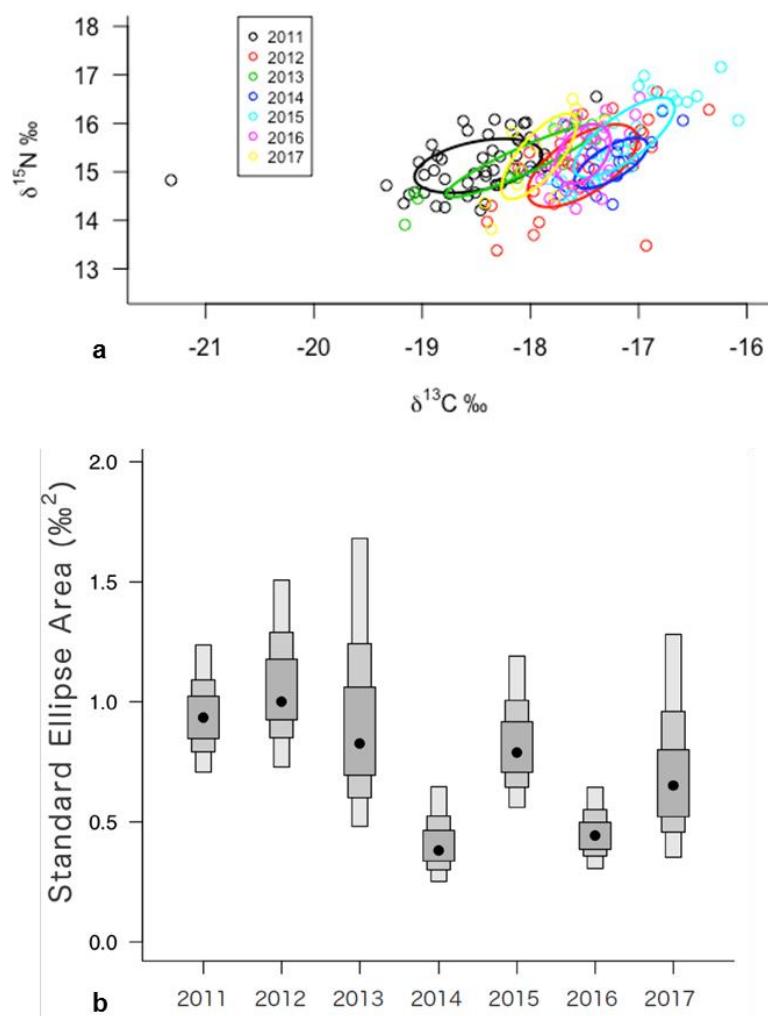


Figure 1. Stable isotopic analysis: a. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signature of Northern gannets from Rouzic Island grouped by year from 2011 to 2017. Isotopic area occupied each year are represented by standard ellipse area corrected for small sample sizes (SEAc; solid lines) b. Posterior estimates of the Bayesian standard ellipse area (SEAB) for Northern Gannets from Rouzic Island by year.

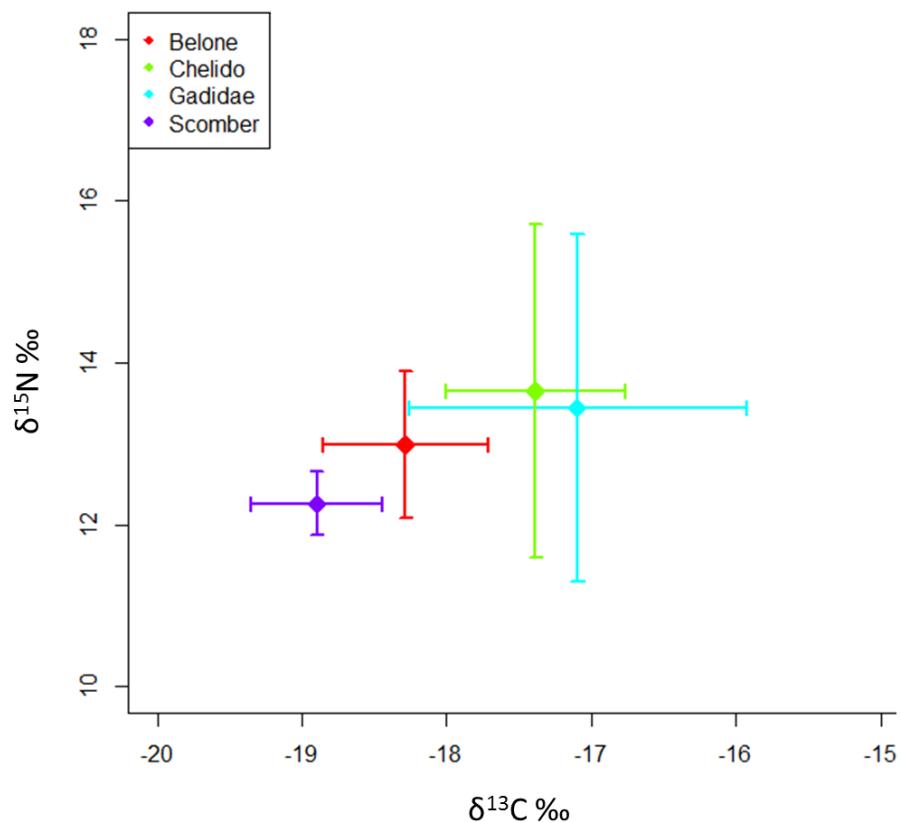


Figure 2. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signature of Northern gannets main regurgitated prey; Belone: garfish (*Belone belone*), Scomber: Mackerel (*Scomber* sp.), Chelido: Gurnards (*Chelidonidae*), Gadidae: Whitefish (Gadiforms).

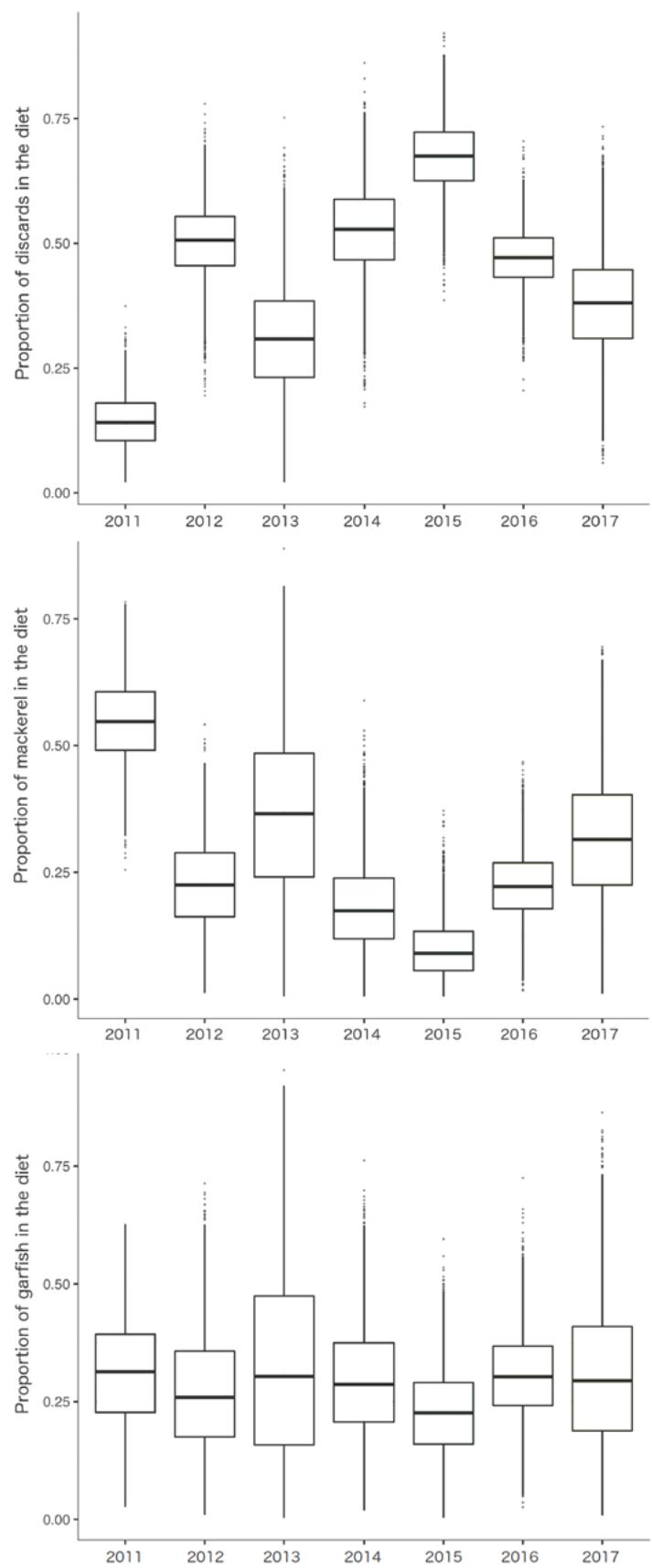


Figure 3. Proportion of the different prey types in Northern Gannets diet from 2011 to 2017, as estimated by stable isotope mixing models.

Inter-annual variations in foraging behaviour

We observed significant inter-annual variations in trip duration (Figure 4.1; ANOVA; $F=2,675$; $p<0.01$), with longer trips in 2014 and 2015 (HSD; 2014-2005: $p<0.001$, 2014-2010: $p<0.01$, 2014-2011: $p<0.05$, 2015-2005: $p<0.01$). Variations between years were also observed in foraging range (Figure 4.2 and Figure 5; ANOVA; $F=2,826$; $p<0.01$) with a significantly bigger range in 2015 compared to 2005 (HSD; 2015-2005: $p<0.05$) and a tendency towards large ranges in years 2012 and 2014 ($p<0.10$).

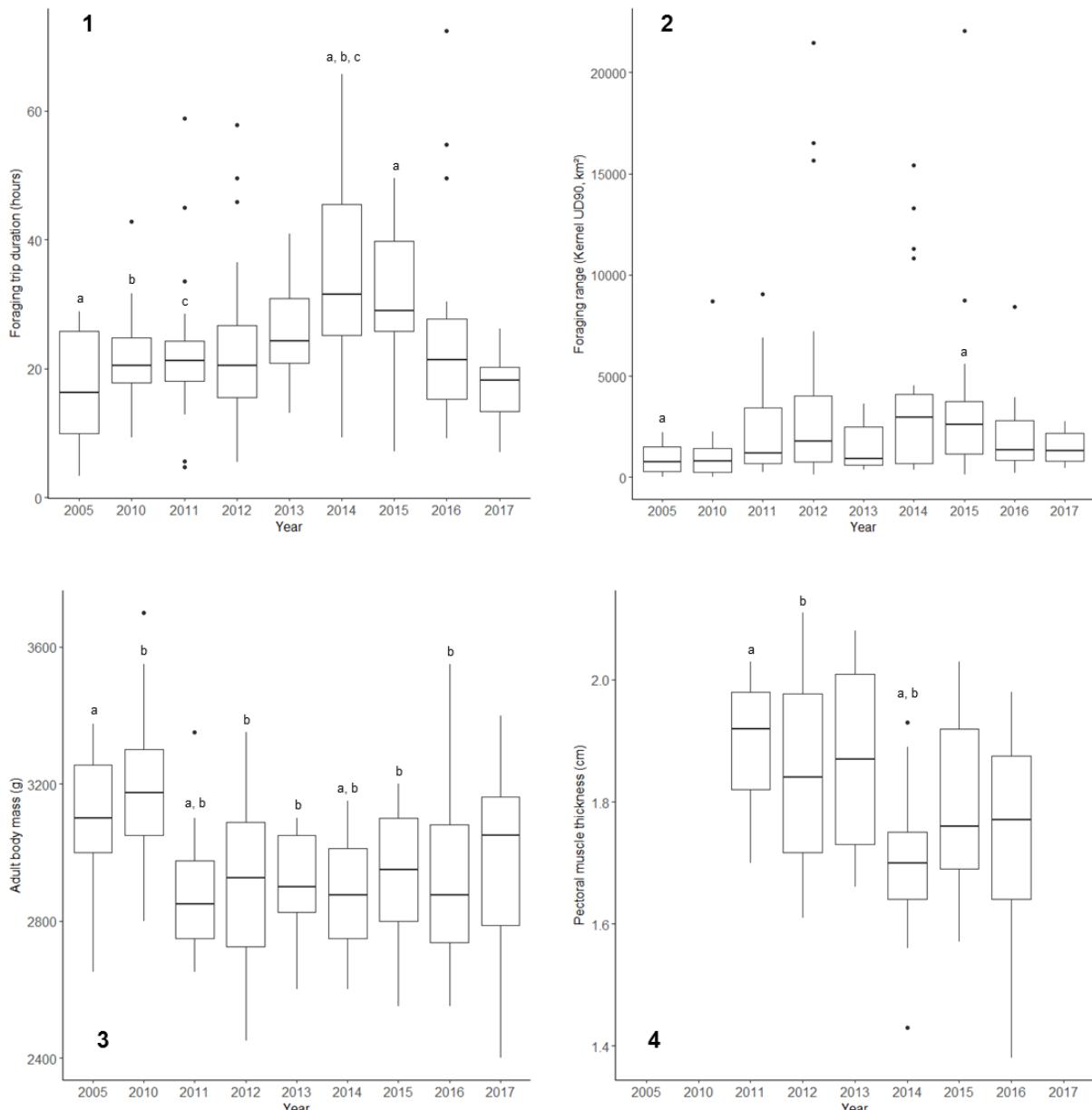


Figure 4. Annual distributions of foraging trip and body condition characteristics of Northern Gannets from Rouzic Island, 2005 – 2017. 1. Foraging trip duration (hours). 2. Foraging range (kernel UD90, km^2). 3. Adult body mass (g). 4. Pectoral muscle size (cm).

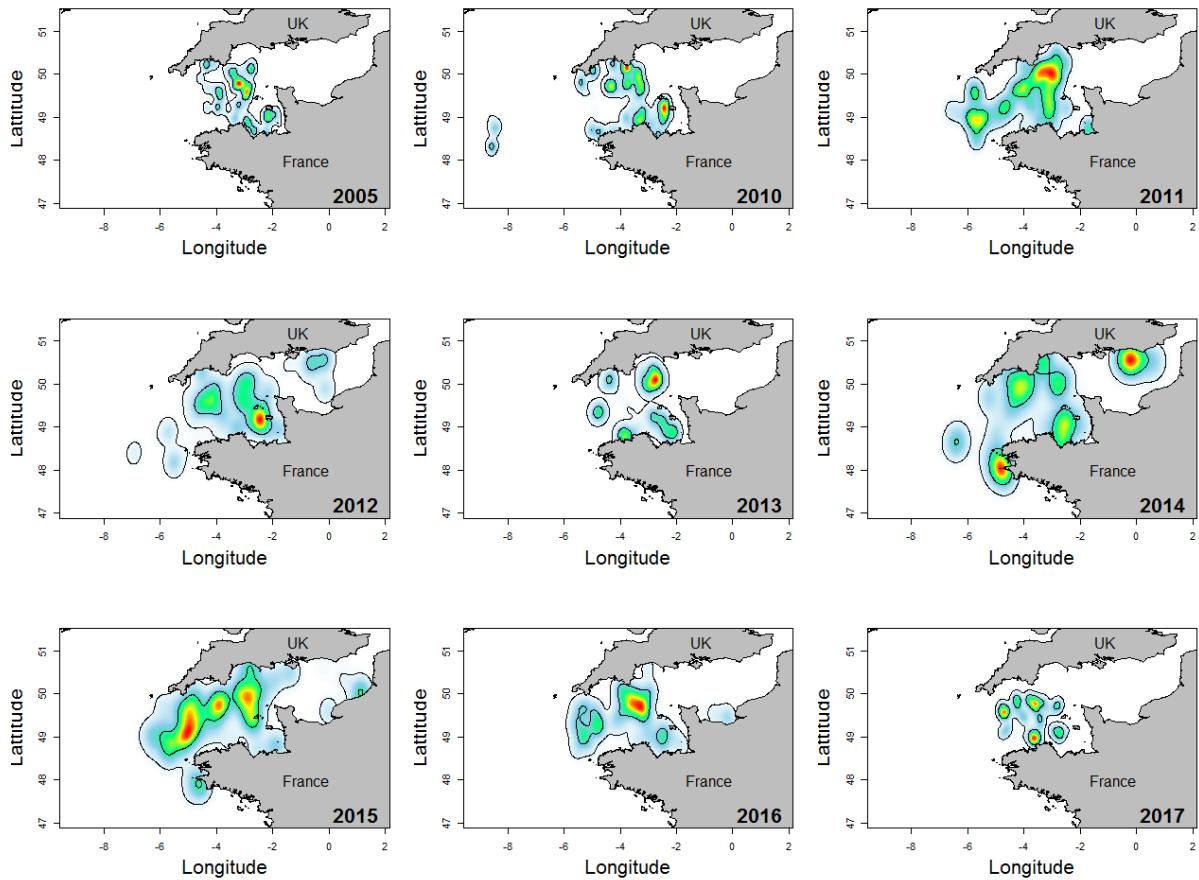


Figure 5. Foraging range density estimated from kernel density algorithms in Northern Gannets from Rouzic Island, 2005-2017.

Inter-annual variation in body condition

Body mass showed significant inter-annual variation (ANOVA; $F_{8,174}=6,37$; $p<0,001$; Figure 4.3) with recorded weights falling under 3000g since 2011 before a slight increase in 2017 (HSD; 2011-2005: $p<0.05$, 2011-2010: $p<0.001$, 2012-2010: $p<0.001$, 2013-2010: $p<0.05$, 2014-2005: $p<0.05$, 2014-2010: $p<0.001$, 2015-2010: $p<0.01$, 2016-2010: $p<0.01$). Pectoral muscle thickness showed a constant decrease after 2011 (ANOVA; $F_{5,106}=5,241$, $p<0.001$; Figure 4.4), especially marked in 2014 (HSD; 2014-2011: $p<0.001$, 2014-2012: $p<0.01$).

Population size and breeding success

After a constant but moderate increase from its foundation in 1939, the population size exhibited a period of steep growth from 1981 to 2011, until it stabilized around 20,000 breeding pairs with a slight tendency to decrease in recent years, and especially low counts in 2013 and 2017 (Figure 6.b). From 2005 to 2011, the mean annual growth rate was +4.25% while it was -2.56% from 2011 to 2017. From 1991-2017, egg laying was observed in at least 80% of the monitored occupied nests (Figure 6.a). Until 2002, the proportion of produced fledgling per laid egg remained stable at ~90% before falling down to 47% in 2013 and 38%

in 2017. From 2013 onwards, the observation protocol made it possible to distinguish between primary (failure during the incubation stage) and secondary failure (during the chick rearing stage). Secondary failure remained relatively stable, between 18% (2013) and 31% (2016), contrary to primary failure which showed strong inter-annual variations with peaks in 2013 (40%) and 2017 (53%).

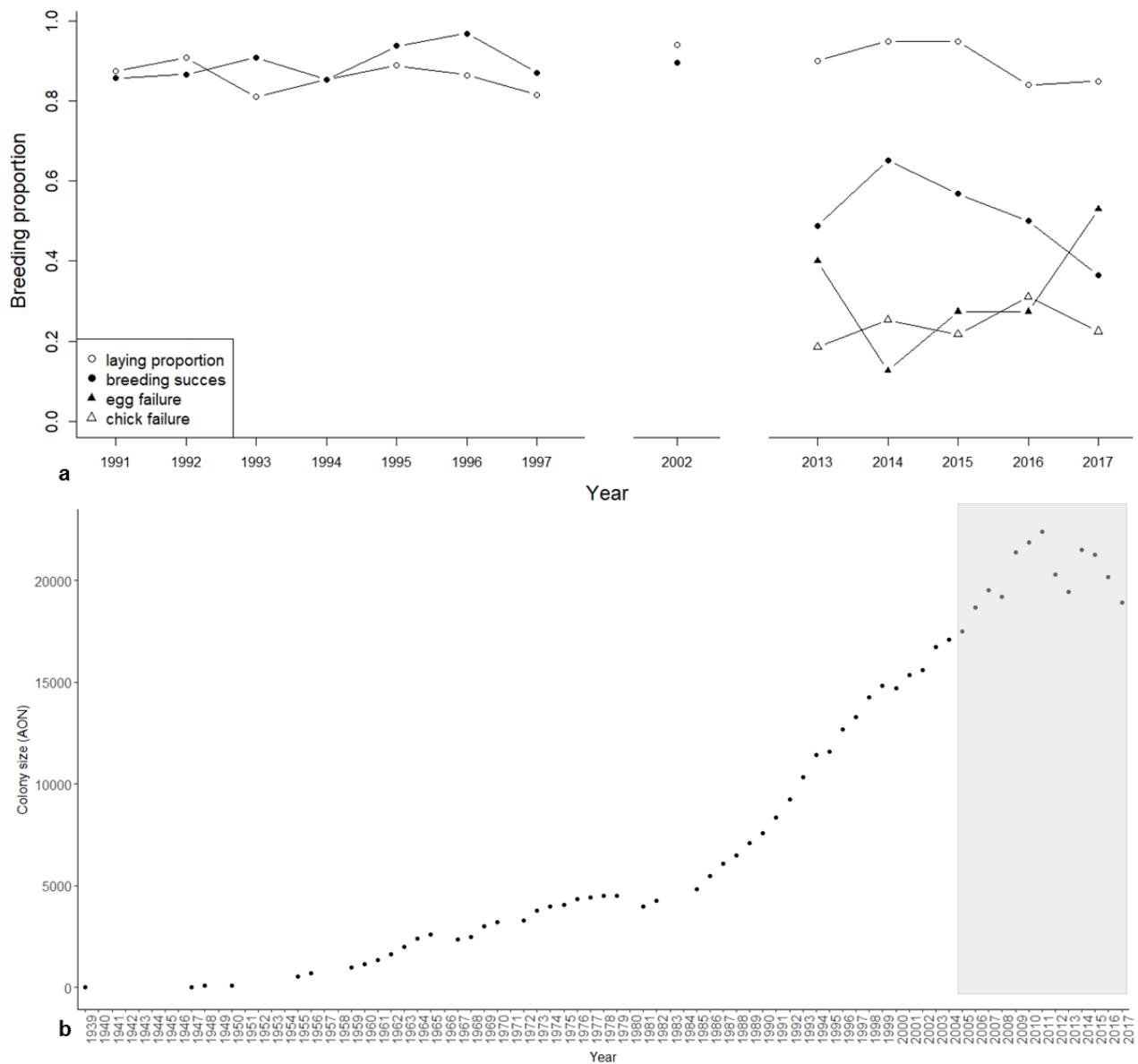


Figure 6. Population monitoring of Northern gannets from Rouzic Island (1939-2017). a. Trends in breeding success parameters; laying proportion, breeding success, egg failure and chick failure. b. Trend in colony size (apparently occupied nests, AON); the area shaded in grey corresponds to our focal study period.

Linking estimated discard proportions in Northern gannet diet with individual foraging trip characteristics and body condition

Discard consumption had a significant positive effect on foraging trip duration (Figure 7.a) and foraging trip range (Figure 7.b) in Northern gannets. Gannets feeding more intensively on discards travelled further away from the colony and for longer periods. Individuals exhibiting a higher proportion of discards in their diet had thinner pectoral muscles (Figure 7.d) but did not exhibit significantly lower body masses (Figure 7.c).

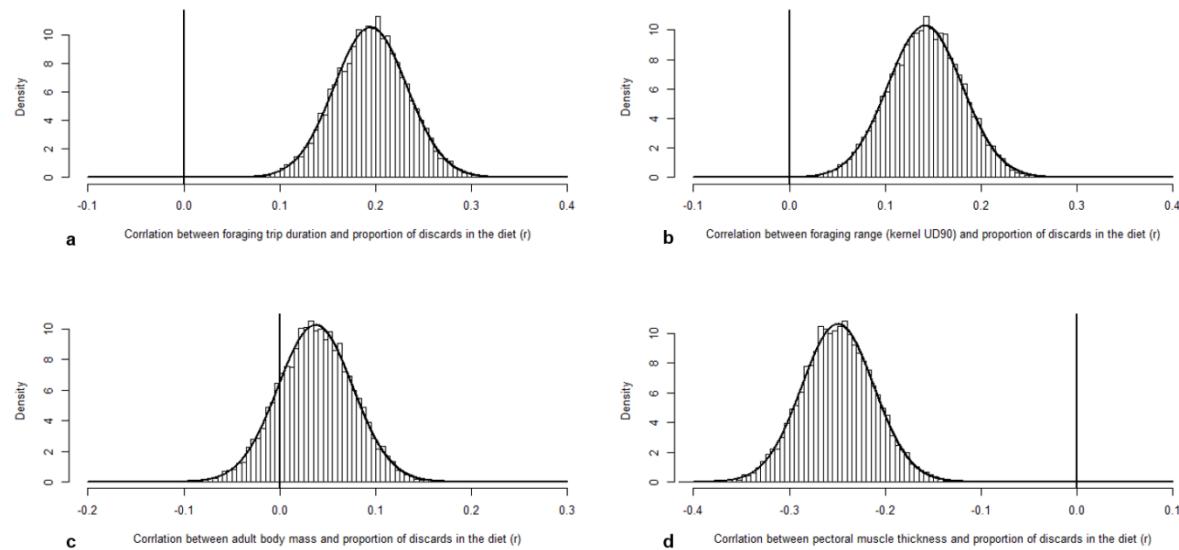


Figure 7. Correlation between discard proportion in the diet and a) foraging trip duration (hours), b) foraging range (kernel UD90, km^2), c) adult body mass (g) and pectoral muscle thickness (cm) in Northern gannets from Rouzic Island during the 2011-2017 period.

Discussion

Using an integrative multi-year study, we reject the hypothesis that fishery discards are a beneficial long-term feeding resource is a preferential prey on the long term for Northern gannet in the English Channel and that maintenance of their colony repose on their availability. Our results highlight alarming trends for seabird conservation in this area. Notably, we observed an important fluctuation of the main natural prey, mackerel, in the gannet diet, replaced by discards in years of food shortage. Concurrently, in years of high discard consumption, adult gannets increased their foraging effort and had lower body condition. Across the 2011-2017 study period, reproduction performance was generally low and the study colony declined in terms of nests observed as active during the breeding season, indicating generally unfavourable feeding conditions.

Fishery discards cannot compensate natural food shortage of natural prey

Our reconstruction of the gannet diet over the 2011-2017 period showed marked alternations from natural to anthropogenic food. We are aware that the isotopic signature of specific prey can change with time (Phillips et al., 2014) and that averaging trophic values across years may blur patterns. We therefore took great care to examine year-specific trophic signatures, and validated the fact they did not differ for single prey between years, but differed consistently between prey types. Moreover, the stable isotope mixing models which we used integrate year- and prey-specific information, to model overall trends in trophic niche (Parnell et al., 2013; Phillips et al., 2014). Further inherent variability to diet reconstruction models comes from the choice of the trophic enrichment factor (TEF), i.e. the difference between the isotopic value of a predator and its prey. Here we used values which had already been implemented in Northern gannets (Stauss et al., 2012) and this inherent variability is also taken into account in model estimations (Parnell et al., 2013; Phillips et al., 2014). We are therefore confident that observed gannet diet alternations fluctuations are not a measurement artefact. Uncertainty also exists about the origin of the mackerels ingested by Northern gannets and whether they are natural prey, or discards. However, reports and studies of discarding practices in EU waters show that mackerels (a valued item on the seafood market) represent a minute fraction of the overall discarded biomass, whereas gadiforms and gurnards (Triglidae) are between the most commonly dumped fish, and major food subsidies to gannets and other seabirds (Depestele et al., 2016; Enever et al., 2007; Uhlmann et al., 2013). Also, the changes in foraging behaviour depending on the mirrored presence of mackerel and discards in the gannet diet comfort our interpretation of mackerels as natural gannet prey.

Surprisingly, Northern gannets increased their foraging effort in terms of trip duration and foraging range as they shifted towards increased their discard consumption (Fig. 7). This is contrary to the junk-food hypothesis (Grémillet et al., 2008), which posits that discards are easier to access than natural prey for seabirds. This result also contradicts previous studies performed in the same ecoregion, which showed that discards were easier to target for foraging gannets, as birds cue on operating fishing vessels (Patrick et al., 2015; Votier et al., 2010). However, it may be explained by two non-exclusive hypotheses: 1) Northern gannet initially prospect for their natural prey before falling back on discards, thereby increasing their foraging range and time at sea. 2) Increased intraspecific competition for discards in the context of rarefied natural prey limit the access to this anthropogenic prey and lengthens foraging time. As a consequence, it is noticeable that across our study period, birds spent more time searching for less profitable food, with a rather logical negative impact on their body condition.

Our results are consistent with previous investigations, which showed that a diet based on discards affects seabird fitness proxies, even when compensated by lower foraging effort (Grémillet et al., 2008). Crucially, we demonstrated that even if adult body mass showed no statistically significant relationship with discard consumption, bird pectoral muscle was impacted significantly (Fig. 7.d). It is, to the best of our knowledge, the first demonstration of

the impact of ‘junk food’ on a mass-independent fitness proxy in seabirds. This trend is extremely serious, as adult gannets are considered to be particularly resilient, due to their strong dietary plasticity and their capacity to store body reserves outside of the breeding season (Nelson, 1978). Reduced muscle mass is an indication that birds have already exhausted all fat reserves, and start catabolizing proteins, a process which may lead to irreversible starvation (Le Maho et al., 1981). These results are consistent with Lindstrom et al. (2000), which also used echography to demonstrate pectoral muscle mass variation in waders, in relation to their nutritional status during migration.

Beyond adult body condition, reproductive success, another fitness proxy, may also be affected by discard consumption. Indeed, feeding chicks with fishery waste may impact their growth and fledging success, as demonstrated in closely-related Cape gannets (Grémillet et al., 2008). Furthermore, increased foraging effort and deteriorated condition may lead adults to favour their own survival to the detriment of their offspring’s (Lewis et al., 2004). This may explain the recently observed drop in the colony breeding success (Figure 6.a). Specifically, since 2012, the reproductive success of Brittany’s Northern gannets has been consistently < 50%, this figure being extremely low and comparable to drastic breeding performance of conspecifics from the Northwest Atlantic (Franci et al., 2015). It is also important to note that the foraging behaviour and the reproductive performance studies were performed on two different population fractions. Indeed, we only equipped with GPS birds which were successful at the time of chick-rearing, therefore excluding individuals that had already failed. Consequently, GPS-tracked birds might be considered as higher quality individuals compared to the overall population, and effects of marine resource scarcity might actually be stronger at the colony level.

Overall, despite the availability of discards, Northern gannets gives a strong signal of food shortage, coherent with multi-decadal competition between seabirds and fisheries on a worldwide scale, remaining observed seabirds populations knock out in the past (Cury et al. 2011(Grémillet et al. 2018). A reduction in pelagic fish availability to gannets may be partly due to competition with fisheries (Smith et al. 2011, Pikitch et al. 2015). ParticularlyIndeed, forage-fish fisheries have boomed in the last two decades to support aquaculture expansions (Froelich et al. 2018). There, mMackerel stocks have not been spared, and their North-eastern Atlantic population has declined over the study period, falling under sustainability thresholds (ICES 2018). This notably led the Marine Stewardship Council to withdrawing its 'Sustainable Fishery' certificate for the Eastern Atlantic Mackerel fishery in March 2019. Also, effect of regional environmental changes, notably the consequences of global warming (Molinero et al. 2013), may impact act synergistically with fisheries damages, and reduce Mackerel availability to Northern gannet in their southern range (Essington et al. 2015).

Conservation implication

The fate of the Rouzic breeding colony is emblematic because of the highly charismatic status of Northern gannets, and because of the message they convey about the state of the

marine environment (Lescroël et al., 2016). Our findings therefore go far beyond a case study of Northern gannet foraging ecology. They specifically call for an improved management of the marine environment across the ecoregion. Importantly, they underpin the need to reduce fishing pressure on seabird pelagic prey, in a context of synergetic impact with global warming (Essington et al., 2015). Specifically, we support the advice of ICES expert panel to strongly reduce the fishing effort on North Atlantic Mackerel, not only towards a monospecific maximum sustainable yield threshold, but towards ecosystem-based thresholds taking into account the needs for of seabirds (Cury et al. 2011) and other marine top-predators.

To conclude we term that despite not being sufficient to replace pelagic natural prey, an abrupt ban of discard may reinforce the observed worrying situation, increasing the scarcity of resources (Bicknell et al. 2013). However, our study points that if fishery discards are to be banned, efforts should also go towards rebuilding Northern gannet pelagic prey populations, particularly by strongly reducing fishing effort on North Atlantic mackerel. No conservation effort may be implemented to maintain discard practice on the medium to long term and that all those efforts should target the rebuilding of Northern gannet pelagic prey populations.

Bibliography

- Arcos, J.M., Oro, D., 2002. Significance of fisheries discards for a threatened Mediterranean seabird, the Balearic shearwater *Puffinus mauretanicus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 239, 209–220. <https://doi.org/10.3354/meps239209>
- Bartumeus, F., Giuggioli, L., Louzao, M., Bretagnolle, V., Oro, D., Levin, S.A., 2010. Fishery discards impact on seabird movement patterns at regional scales. Curr. Biol. 20, 215–222.
- Becker, B.H., Peery, M.Z., Beissinger, S.R., 2007. Ocean climate and prey availability affect the trophic level and reproductive success of the marbled murrelet, an endangered seabird. Mar. Ecol. Prog. Ser. 329, 267–279.
- Bellido, J.M., Santos, M.B., Pennino, M.G., Valeiras, X., Pierce, G.J., 2011. Fishery discards and bycatch: solutions for an ecosystem approach to fisheries management? Hydrobiologia 670, 317–333. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0721-5>
- Berge, J., Heggland, K., Lønne, O.J., Cottier, F., Hop, H., Gabrielsen, G.W., Nøttestad, L., Misund, O.A., 2015. First records of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) from the Svalbard archipelago, Norway, with possible explanations for the extensions of its distribution. Arctic 54–61.
- Bicknell, A.W.J., Oro, D., Camphuysen, K., Votier, S.C., 2013. Potential consequences of discard reform for seabird communities. J. Appl. Ecol. 50, 649–658. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12072>
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L., 2002. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. Am. Nat. 161, 1–28.
- Borges, L., 2015. The evolution of a discard policy in Europe. Fish Fish. 16, 534–540.
- Calenge, C., 2006. The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecol. Model. 197, 516–519.

- Catchpole, T.L., Ribeiro-Santos, A., Mangi, S.C., Hedley, C., Gray, T.S., 2017. The challenges of the landing obligation in EU fisheries. *Mar. Policy* 82, 76–86.
- Cherel, Y., Parenteau, C., Bustamante, P., Bost, C.-A., 2018. Stable isotopes document the winter foraging ecology of king penguins and highlight connectivity between subantarctic and Antarctic ecosystems. *Ecol. Evol.* 8, 2752–2765.
- Cohen, L.A., Pichegru, L., Gremillet, D., Coetzee, J., Upfold, L., Ryan, P.G., 2014. Changes in prey availability impact the foraging behaviour and fitness of Cape gannets over a decade. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 505, 281–293. <https://doi.org/10.3354/meps10762>
- Condie, H.M., Grant, A., Catchpole, T.L., 2014. Incentivising selective fishing under a policy to ban discards; lessons from European and global fisheries. *Mar. Policy* 45, 287–292.
- Courbin, N., Besnard, A., Péron, C., Saraux, C., Fort, J., Perret, S., Tornos, J., Grémillet, D., 2018. Short-term prey field lability constrains individual specialisation in resource selection and foraging site fidelity in a marine predator. *Ecol. Lett.*
- Croxall, J.P., Butchart, S.H.M., Lascelles, B., Stattersfield, A.J., Sullivan, B., Symes, A., Taylor, P., 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conserv. Int.* 22, 1–34. <https://doi.org/10.1017/s0959270912000020>
- Cury, P.M., Boyd, I.L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R.J., Furness, R.W., Mills, J.A., Murphy, E.J., Österblom, H., Paleczny, M., others, 2011. Global seabird response to forage fish depletion—one-third for the birds. *Science* 334, 1703–1706.
- Depestele, J., Rochet, M.J., Doremus, G., Laffargue, P., Stienens, E.W.M., 2016. Favorites and leftovers on the menu of scavenging seabirds: modelling spatiotemporal variation in discard consumption. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0326>
- Enever, R., Revill, A., Grant, A., 2007. Discarding in the English Channel, Western approaches, Celtic and Irish seas (ICES subarea VII). *Fish. Res.* 86, 143–152.
- Erzini, K., Monteiro, P., Araújo, A., Castro, M., 2003. Limited mid-water scavenging of trawl discards. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 83, 731–734.
- Essington, T.E., Moriarty, P.E., Froehlich, H.E., Hodgson, E.E., Koehn, L.E., Oken, K.L., Siple, M.C., Stawitz, C.C., 2015. Fishing amplifies forage fish population collapses. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 6648–6652.
- Eveillard-Buchoux, M., Beninger, P.G., Chadenas, C., Sellier, D., 2017. European Seabirds Show Stable Contemporary Biogeography. *Waterbirds* 40, 309–321.
- Fauconnet, L., Rochet, M.-J., 2016. Fishing selectivity as an instrument to reach management objectives in an ecosystem approach to fisheries. *Mar. Policy* 64, 46–54.
- Fondo, E.N., Chaloupka, M., Heymans, J.J., Skilleter, G.A., 2015. Banning Fisheries Discards Abruptly Has a Negative Impact on the Population Dynamics of Charismatic Marine Megafauna. *Plos One* 10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144543>
- Franci, C.D., Vézina, F., Grégoire, F., Rail, J.-F., Verreault, J., 2015. Nutritional stress in Northern Gannets during an unprecedented low reproductive success year: Can extreme sea surface temperature event and dietary change be the cause? *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 181, 1–8.
- Garthe, S., Guse, N., Montevercchi, W.A., Rail, J.-F., Grégoire, F., 2014. The daily catch: Flight altitude and diving behavior of northern gannets feeding on Atlantic mackerel. *J. Sea Res.* 85, 456–462.

- Garthe, S., Montevecchi, W.A., Chapdelaine, G., Rail, J.-F., Hedd, A., 2007. Contrasting foraging tactics by northern gannets (*Sula bassana*) breeding in different oceanographic domains with different prey fields. *Mar. Biol.* 151, 687–694.
- Grandgeorge, M., Wanless, S., Dunn, T.E., Maumy, M., Beaugrand, G., Grémillet, D., 2008. Resilience of the British and Irish seabird community in the twentieth century. *Aquat. Biol.* 4, 187–199.
- Grémillet, D., Peron, C., Kato, A., Amelineau, F., Ropert-Coudert, Y., Ryan, P.G., Pichegru, L., 2016. Starving seabirds: unprofitable foraging and its fitness consequences in Cape gannets competing with fisheries in the Benguela upwelling ecosystem. *Mar. Biol.* 163. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2798-2>
- Grémillet, D., Pichegru, L., Kuntz, G., Woakes, A.G., Wilkinson, S., Crawford, R.J.M., Ryan, P.G., 2008. A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 275, 1149–1156. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1763>
- Grémillet, D., Pichegru, L., Siorat, F., Georges, J.-Y., 2006. Conservation implications of the apparent mismatch between population dynamics and foraging effort in French northern gannets from the English Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 319, 15–25.
- Hamer, K.C., Thompson, D.R., Gray, C.M., 1997. Spatial variation in the feeding ecology, foraging ranges, and breeding energetics of northern fulmars in the north-east Atlantic Ocean. *Ices J. Mar. Sci.* 54, 645–653. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1997.0242>
- Hill, B.J., Wassenberg, T.J., 2000. The probable fate of discards from prawn trawlers fishing near coral reefs - A study in the northern Great Barrier Reef, Australia. *Fish. Res.* 48, 277–286. [https://doi.org/10.1016/s0165-7836\(00\)00185-5](https://doi.org/10.1016/s0165-7836(00)00185-5)
- Hudson, A.V., Furness, R.W., 1988. Utilization of discarded fish by scavenging seabirds behind whitefish trawlers in shetland. *J. Zool.* 215, 151–166.
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80, 595–602.
- Le Bot, T., Lescroël, A., Grémillet, D., 2018. A toolkit to study seabird–fishery interactions. *ICES J. Mar. Sci.*
- Le Maho, Y., Vu Van Kha, H., Koubi, H., Dewasmes, G., Girard, J., Ferre, P., Cagnard, M., 1981. Body composition, energy expenditure, and plasma metabolites in long-term fasting geese. *Am. J. Physiol.-Endocrinol. Metab.* 241, E342–E354.
- Lescroël, A., Mathevet, R., Péron, C., Authier, M., Provost, P., Takahashi, A., Grémillet, D., 2016. Seeing the ocean through the eyes of seabirds: A new path for marine conservation? *Mar. Policy* 68, 212–220.
- Lewis, S., Hamer, K.C., Money, L., Griffiths, R., Wanless, S., Sherratt, T.N., 2004. Brood neglect and contingent foraging behavior in a pelagic seabird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56, 81–88.
- Lewison, R.L., Crowder, L.B., Read, A.J., Freeman, S.A., 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends Ecol. Evol.* 19, 598–604.
- Lindstrom, A., Kvist, A., Piersma, T., Dekkinga, A., Dietz, M.W., 2000. Avian pectoral muscle size rapidly tracks body mass changes during flight, fasting and fuelling. *J. Exp. Biol.* 203, 913–919.
- Luque, P.L., Davis, C.G., Reid, D.G., Wang, J., Pierce, G.J., 2006. Opportunistic sightings of killer whales from Scottish pelagic trawlers fishing for mackerel and herring off North Scotland (UK) between 2000 and 2006. *Aquat. Living Resour.* 19, 403–410.

- Mariano-Jelicich, R., Copello, S., Pon, J.P.S., Favero, M., 2014. Contribution of fishery discards to the diet of the Black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*) during the non-breeding season: an assessment through stable isotope analysis. *Mar. Biol.* 161, 119–129. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2320-7>
- McKechnie, A.E., 2004. Stable isotopes: powerful new tools for animal ecologists: news & views. *South Afr. J. Sci.* 100, 131–134.
- Molinero, J.C., Reygondeau, G., Bonnet, D., 2013. Climate variance influence on the non-stationary plankton dynamics. *Mar. Environ. Res.* 89, 91–96.
- Montero-Serra, I., Edwards, M., Genner, M.J., 2015. Warming shelf seas drive the subtropicalization of European pelagic fish communities. *Glob. Change Biol.* 21, 144–153.
- Montevecchi, W.A., Benvenuti, S., Garthe, S., Davoren, G.K., Fifield, D., 2009. Flexible foraging tactics by a large opportunistic seabird preying on forage-and large pelagic fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 385, 295–306.
- Nelson, B., 2002. *The atlantic gannet*. Fenix Books.
- Nelson, B., 1978. *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press.
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M.S., Martinez-Abrain, A., 2013. Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecol. Lett.* 16, 1501–1514. <https://doi.org/10.1111/ele.12187>
- Pacariz, S.V., Hátún, H., Jacobsen, J.A., Johnson, C., Eliasen, S., Rey, F., 2016. Nutrient-driven poleward expansion of the Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) stock: A new hypothesis. *Elem Sci Anth* 4.
- Parnell, A.C., Phillips, D.L., Bearhop, S., Semmens, B.X., Ward, E.J., Moore, J.W., Jackson, A.L., Grey, J., Kelly, D.J., Inger, R., 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24, 387–399.
- Patrick, S.C., Bearhop, S., Bodey, T.W., Grecian, W.J., Hamer, K.C., Lee, J., Votier, S.C., 2015. Individual seabirds show consistent foraging strategies in response to predictable fisheries discards. *J. Avian Biol.* 46, 431–440. <https://doi.org/10.1111/jav.00660>
- Pauly, D., Zeller, D., 2016. Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nat. Commun.* 7, 10244.
- Pettex, E., Lorentsen, S.-H. akon, Grémillet, D., Gimenez, O., Barrett, R.T., Pons, J.-B., Le Bohec, C., Bonadonna, F., 2012. Multi-scale foraging variability in Northern gannet (*Morus bassanus*) fuels potential foraging plasticity. *Mar. Biol.* 159, 2743–2756.
- Phillips, D.L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., Moore, J.W., Parnell, A.C., Semmens, B.X., Ward, E.J., 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can. J. Zool.* 92, 823–835.
- Ponchon, A., Grémillet, D., Christensen-Dalsgaard, S., Erikstad, K.E., Barrett, R.T., Reiertsen, T.K., McCoy, K.D., Tveraa, T., Boulinier, T., 2014. When things go wrong: intra-season dynamics of breeding failure in a seabird. *Ecosphere* 5, 1–19.
- Siorat, F., Rocamora, G., 1995. Changes in numbers and distribution of the northern gannet (*Morus bassanus*) on Rouzic Island,(Reserve Naturelle des Sept-Iles, Bretagne), France 1939-1994. *Colon. Waterbirds* 172–178.
- Stauss, C., Bearhop, S., Bodey, T.W., Garthe, S., Gunn, C., Grecian, W.J., Inger, R., Knight, M.E., Newton, J., Patrick, S.C., Phillips, R.A., Waggitt, J.J., Votier, S.C., 2012. Sex-specific foraging behaviour in northern gannets *Morus bassanus*: incidence and implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 457, 151–162. <https://doi.org/10.3354/meps09734>

- Uhlmann, S.S., van Helmond, A.T., Kemp Stefánsdóttir, E., Sigurðardóttir, S., Haralabous, J., Bellido, J.M., Carbonell, A., Catchpole, T., Damalas, D., Fauconnet, L., 2013. Discarded fish in European waters: general patterns and contrasts. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 1235–1245.
- Veiga, P., Pita, C., Rangel, M., Gonçalves, J.M., Campos, A., Fernandes, P.G., Sala, A., Virgili, M., Lucchetti, A., Brčić, J., 2016. The EU landing obligation and European small-scale fisheries: What are the odds for success? *Mar. Policy* 64, 64–71.
- Votier, S.C., Bearhop, S., Witt, M.J., Inger, R., Thompson, D., Newton, J., 2010. Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *J. Appl. Ecol.* 47, 487–497. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01790.x>
- Wanless, S., Murray, S., Harris, M.P., 2005. The status of northern gannet in Britain and Ireland in 2003/04. *Br. Birds* 98, 280–294.
- Warwick-Evans, V., Atkinson, P.W., Arnould, J.P.Y., Gauvain, R., Soanes, L., Robinson, L.A., Green, J.A., 2016. Changes in behaviour drive inter-annual variability in the at-sea distribution of northern gannets. *Mar. Biol.* 163, 156.
- Weimerskirch, H., Filippi, D.P., Collet, J., Waugh, S.M., Patrick, S.C., 2017. Use of radar detectors to track attendance of albatrosses at fishing vessels. *Conserv. Biol.*

Annexe III : Approche méthodologique de l'étude du comportement d'interaction des fous de Bassan avec les pêcheries

(Article en préparation)

Analyse du mouvement des fous de Bassan et interactions avec les navires de pêche.

Approche méthodologique

Tangi Le Bot, David Grémillet, Amélie Lescroël, Clara Péron

Introduction

Le progrès récent des outils de télémétrie a grandement favorisé l'étude des comportements d'interactions entre les oiseaux marins et les pêcheries (Le Bot et al. 2018). En passant d'une échelle spatiale large (aire de répartition) à une échelle plus fine (Trajectoire individuelle, Torres et al., 2013), on a pu différencier les simples recouvrements d'aire de répartition entre pêcheries et oiseaux marins, des cas d'interactions réelles. Par exemple, Collet et al. (2015) ont mis en évidence que les albatros hurleurs (*Diomedea exulans*) redirigent leurs trajectoires vers un navire de pêche lorsqu'ils arrivent à 30km de celui-ci. Toutefois, le comportement d'interaction proprement dit, quand l'oiseau est à proximité du navire, est à ce jour mal connu. Notamment, les descriptions réalisées depuis les navires de pêche (e.g. Hudson et Furness, 1988; Depéstele et al., 2016) ne permettent pas l'estimation des budgets temps complets des oiseaux marins associés et de les comparer au comportement de nourrissage naturel.

Dans le cadre d'un projet de thèse centré sur l'étude de l'impact des interactions avec les pêcheries pour la conservation des oiseaux marins, nous avons cherché à développer une méthode permettant d'identifier automatiquement les phases d'interactions à partir de trajectoires GPS enregistrées. A ce jour, des méthodes permettent de séparer les phases de recherche alimentaire naturelle, des phases de repos et de déplacements dans les trajectoires (Barraquand et Benhamou, 2008; Torres et al., 2017) mais à notre connaissance, elles n'ont pas encore été utilisées pour détecter les phases d'interaction. Adapter des méthodes existantes, ou en développer une nouvelle, représente donc un défi et une innovation importante pour l'étude des interactions oiseaux-marins-pêcheries (Le Bot et al., 2018).

Pour répondre à cet objectif, nous nous sommes appuyés sur un jeu de données de suivi des trajectoires alimentaires de fous de Bassan en manche (Grémillet et al., 2006; Wakefield et al., 2013; Amélineau et al., 2014). Ce jeu de données est riche du suivi de 182 individus et présente la particularité de contenir le suivi couplé, caméra-GPS, de 37 individus. Ces caméras nous ont permis d'observer in vivo le comportement des fous de Bassan et d'observer directement la signature de ces comportements sur les trajectoires. Nous nous sommes ensuite attachés à détecter ces signatures, différentes entre grand type de comportement et à projeter ces comportements sur l'ensemble des trajectoires GPS enregistrées.

Caméra et comportement in vivo

Sur les 37 déploiements simultanés (GPS + caméra), 33 ont enregistré des trajets en mer (Figure 1) – les autres ont rencontré des problèmes techniques. Les premières années (2011 à 2013), l'enregistrement débutait avant la pose de la caméra et enregistrait donc le début du trajet (Fou 84-2011 et Fou 4-2013, Figure 1), par la suite (2014 et 2015) les caméras étaient programmées pour démarrer l'enregistrement après un temps donné (Fou 4-2014,

Fou 2-2014, Fou 4-2015 et Fou 6-2015, Figure 1). Cela représente au total 49h d'enregistrement pour une moyenne par individu de 79 min. Sur les 33 caméras ayant enregistré en mer, 10 ont filmé l'interaction de l'individu avec un navire de pêche. L'ensemble des interactions filmées ont eu lieu avec des chalutiers (Figure 2). L'analyse des images a mis en évidence que les fous, lorsqu'ils sont en interaction avec un chalutier, passe un temps important posé sur l'eau entouré de nombreux congénères. Ils réalisent régulièrement de « petits vols » leur permettant d'observer le bateau et de se recaler sur sa trajectoire.

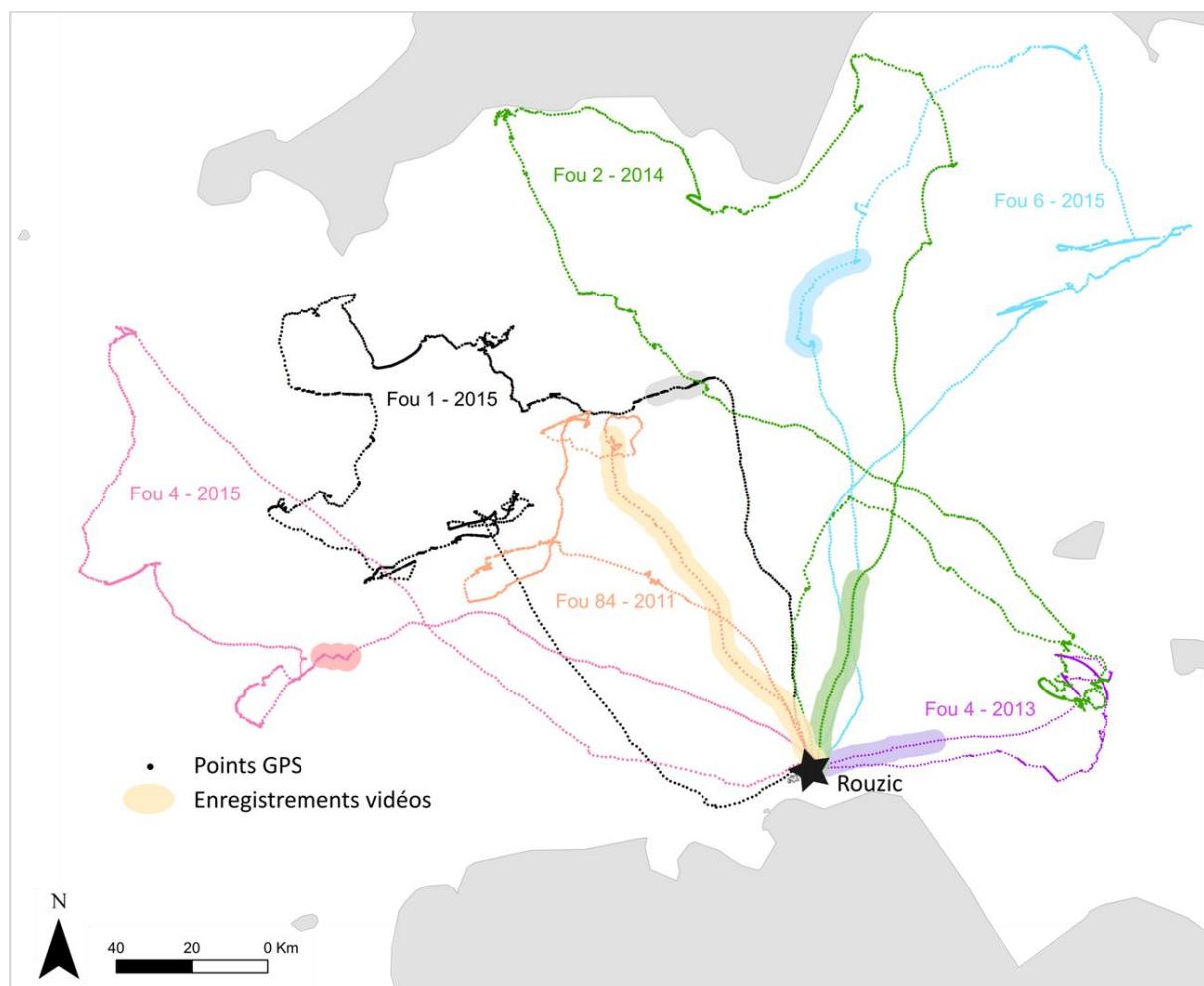


Figure 1. Exemples de trajectoires de fous de Bassan en manche, enregistré par GPS et couplé à une caméra

Cette séquence de comportement se traduit par un patron visuellement identifiable sur les trajectoires GPS. Ces trajectoires sont l'enchainement des positions de l'individu interpolées à intervalles fixes (1 min). Elles traduisent donc le comportement de l'individu en termes de distance parcourue entre deux positions et d'angle formé par trois positions successives. Par exemple un individu se déplaçant de la colonie aux zones de recherche alimentaire adopte

une vitesse élevée et un cap fixe qui se traduit par des positions fortement espacées et alignées entre elles (Figure 1 et 3), alors qu'un individu en chasse réduit sa vitesse et fait de nombreux virages au-dessus du banc de poissons ce qui se traduit par des positions plus rapprochées avec des angles importants entre elles (Figure 1 et 3). Pour les phases d'interactions, l'enchainement de périodes posées sur l'eau et de vols de recalage ou de nourrissage, se traduit par la formation de chapelet de points très proches et alignés séparés entre eux par des points plus éloignés et pouvant rompre l'alignement (Figure 1 et 3).

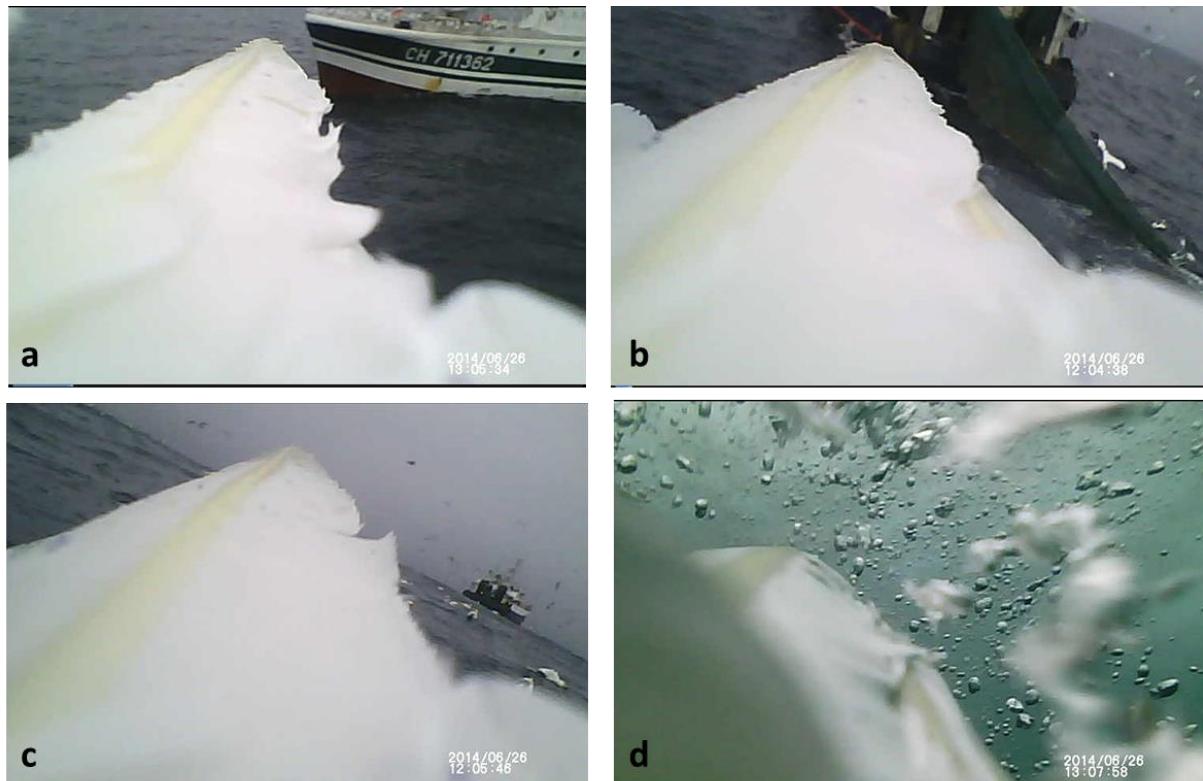


Figure 2. Observation invivo des interactions entre fous de Bassan et Chalutiers. a) fou survolant un chalutier, b) fou et congénères au moment du virage du chalut, c) fou et congénères posés sur l'eau derrière le chalutier, d) plongeon à l'arrière du chalutier.

Ce motif propre au comportement d'interaction est la base sur laquelle nous avons ensuite travaillé pour chercher à extraire les séquences d'interactions avec les pêcheries. Pour les deux premières pistes d'analyse de mouvement explorées, nous nous sommes focalisés sur la géométrie puis la fréquence de ce motif et utilisé les données issues des caméras pour valider (ou non) nos segmentations. Pour la troisième approche, nous avons intégré l'information issue des caméras directement dans l'analyse.

Méthodes de segmentation conventionnelles

Collaboration : Rémi Patin (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS)

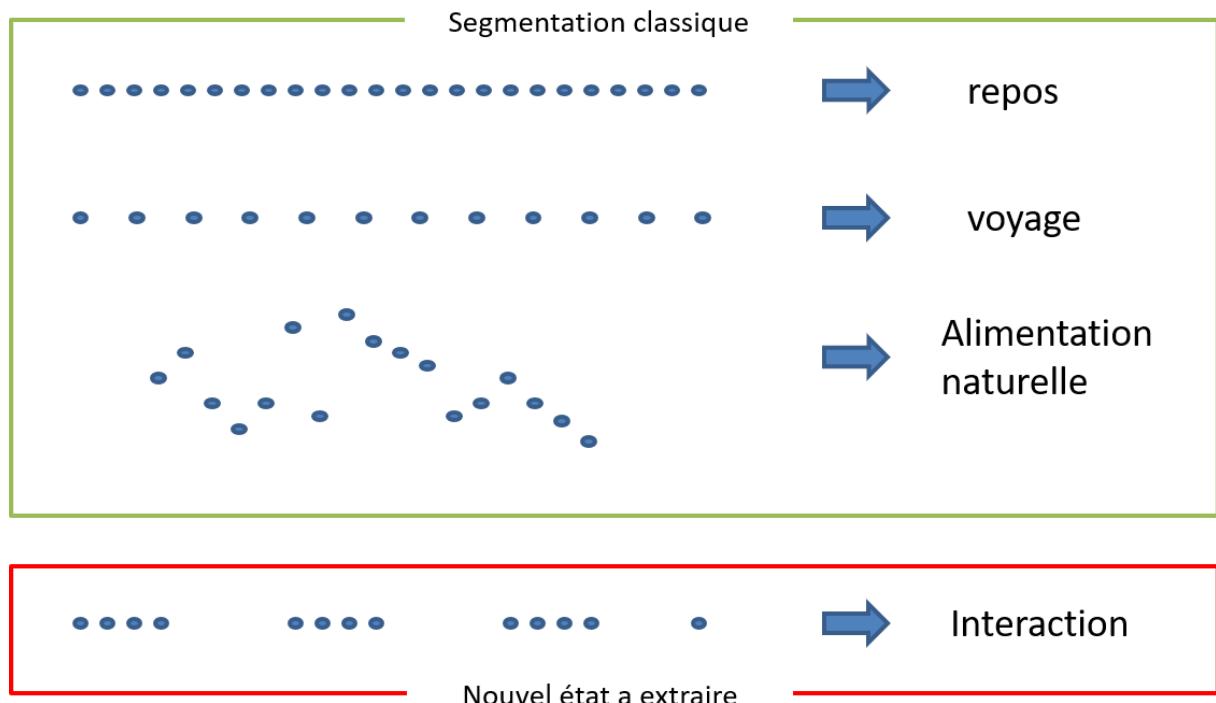


Figure 3. Schéma des motifs géométriques des trajectoires GPS, propre à chaque comportement ou état. En vert, les trois états classiquement extraits par les modèles de segmentation, en rouge, l'état d'interaction que nous désirons ajouter.

Les méthodes de segmentations que nous avons utilisées s'appuient sur les caractéristiques géométriques des trajectoires GPS (angle formé par trois positions successives, distance entre deux points) pour identifier des segments de trajectoires ayant une distribution commune de ces paramètres (Figure 3 et 4). Les deux modèles utilisent des chaînes de Markov pour prendre en compte le fait que d'une position x à une position $x+1$, il y-a plus de chance que l'animal ait le même comportement que d'une position x à une position $x+2$. Ces méthodes séparent donc la trajectoire en segments ayant des caractéristiques géométriques proches.

La première méthode développée par Michelot, Langrock et Paterson (2016) est disponible sous la forme d'un package R, *mooveHMM*. Elle utilise les deux variables, angle et distance, pour segmenter la trajectoire selon un nombre d'états fixé à priori par l'utilisateur. Une distribution des angles et des distances a priori doit être donnée pour initialiser le modèle. La figure 4, présente ces distributions pour une segmentation à trois états (repos, voyage, recherche alimentaire) à posteriori, c'est à dire, après que le modèle ait maximisé sa proximité avec les données. Nous n'avons pas obtenu de résultats cohérents en intégrant un quatrième état, car les distributions des paramètres étaient trop proches, et les états extraits n'avaient plus de correspondance biologique.

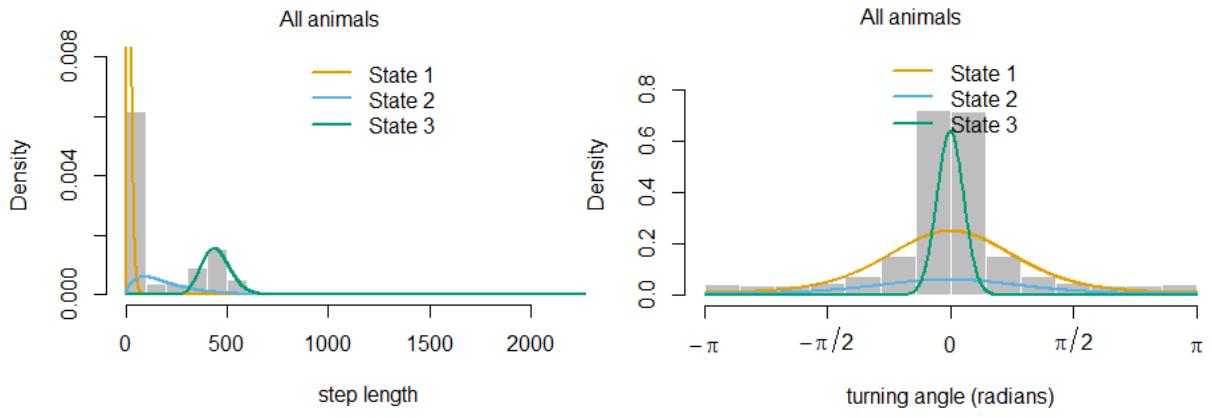


Figure 4. Distribution de la distance entre deux points et de l'angle formé par trois points, pour les trois états correspondant à state 1) repos, state 2) recherche alimentaire et state 3) voyage.

Nous avons donc essayé avec une autre méthode développée par Patin et al. (En préparation). Cette méthode optimise le nombre d'états et la taille des segments automatiquement en maximisant la vraisemblance (Figure 5). On remarque à nouveau que, bien qu'en augmentant le nombre d'états les classes soient plus homogènes, celles-ci ne font plus sens d'un point de vue biologique (Voir exemple figure 6). Cela nous a donc conduit à considérer que les paramètres géométriques des trajectoires ne permettaient pas de distinguer automatiquement un état correspondant à l'interaction avec les navires de pêche.

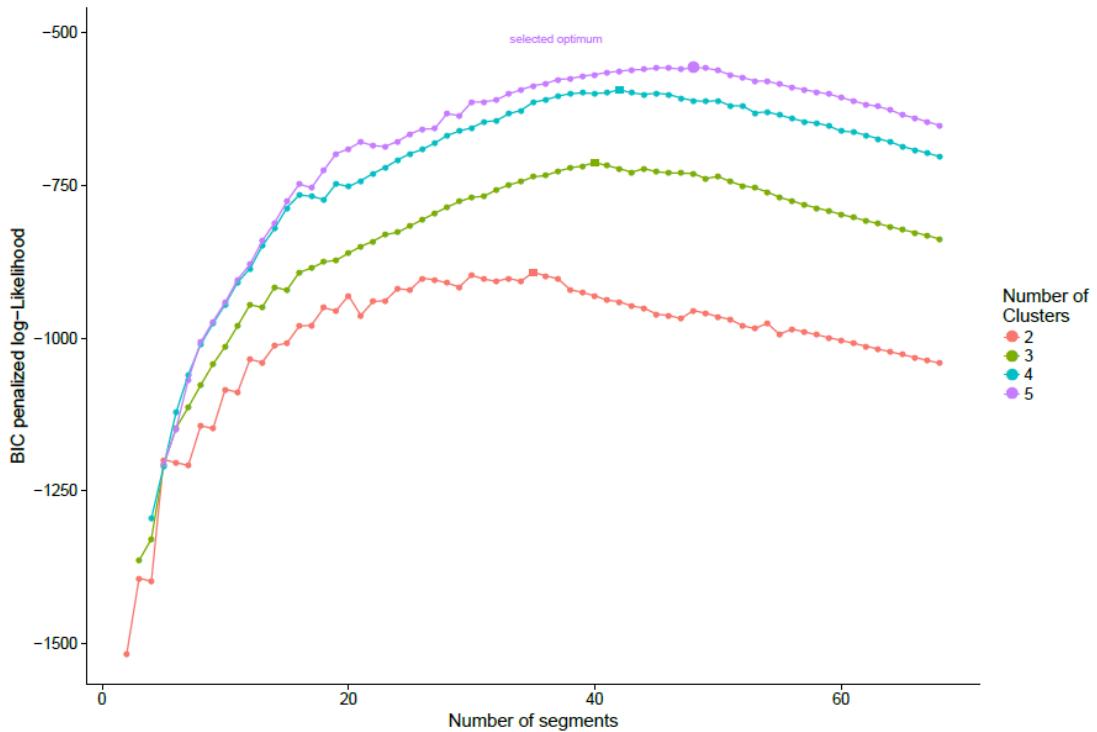


Figure 5. Maximisation de la vraisemblance en fonction du nombre d'états (clusters) et du nombre de segments.

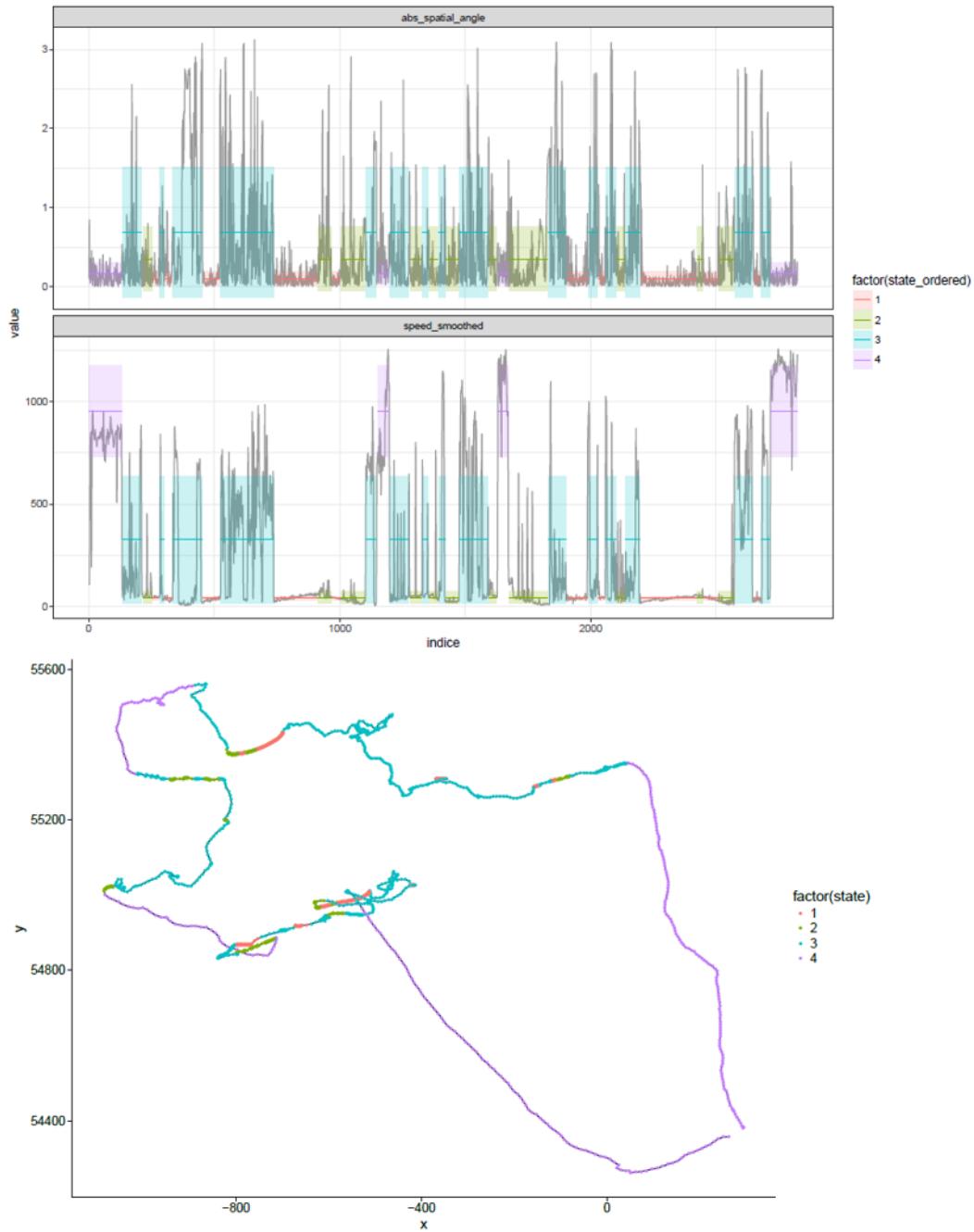


Figure 6. Exemple de segmentation à l'aide de la méthode Patin 2018. Trajectoire du fou-1 2015.

Analyse des fréquences de changements de phases

Nous avons ensuite essayé une nouvelle approche centrée sur l'analyse de la fréquence de changement d'états. Nous voulions ici montrer que le comportement d'interaction présentait une signature intermédiaire de ceux classiquement détectés par les modèles de segmentations, et plus particulièrement un enchainement régulier de phases de repos avec des phases de déplacement plus rapides. A partir des états identifiés par le modèle mooveHMM, nous avons analysé la fréquence de changements d'états sur des segments de trajectoires. Nous avons calculé cette fréquence sur des durées différentes allant de 5 min à

100 min à l'aide d'une « fenêtre glissante ». Cela permet d'attribuer à chaque position une valeur de fréquence dépendant des autres positions l'encadrant à plus ou moins de temps.

L'exploration des résultats préliminaires, nous a permis de mettre en évidence qu'aucun patron de changement de fréquence ne correspondait aux comportements observés *in vivo* et déduit des trajectoires. Ce nouveau contretemps, nous a poussé à prendre le problème selon une approche « opposée » en tirant un maximum de bénéfices des observations par caméra.

Annotation des trajectoires et analyse par *machine learning*

Collaboration : Vincent Runge (Laboratoire de Mathématiques et Modélisation d'Évry (UMR 8071))

Les méthodes dites de *machine learning* sont des méthodes d'apprentissage automatique qui consistent à faire apprendre un motif à une machine, un algorithme, pour qu'il puisse le retrouver automatiquement ensuite. Ces méthodes et particulièrement celles utilisant un algorithme en réseau de neurones, ont la capacité de manipuler une combinaison de paramètres très importante leur permettant d'identifier des propriétés émergentes des motifs qu'elles peuvent ainsi reconnaître. Ces méthodes utilisées sur des trajectoires GPS annotées à partir des données d'autres appareils comme les capteurs de plongée, ont déjà fait leurs preuves pour l'analyse des mouvements d'oiseaux marins (Browning *et al.*, 2018).

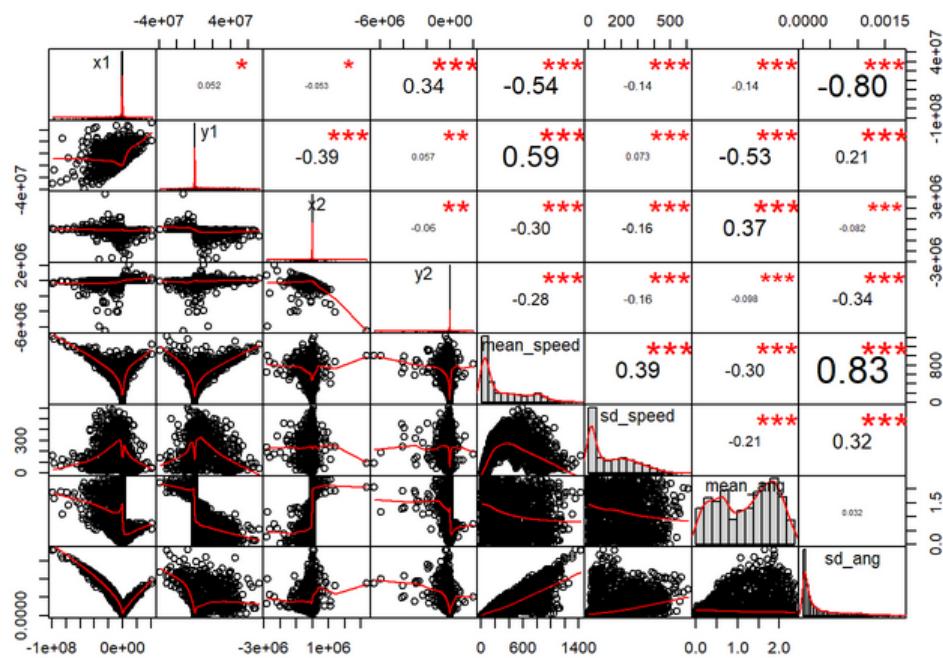


Figure 7. Exemple du volume de paramètres, calculés sur les trajectoires de fous de Bassan, maîtrisés par les modèles en réseaux de neurones.

Nous avons donc annoté manuellement 37 trajectoires de fous de Rouzic à partir des informations venant des caméras et des patrons que nous identifions visuellement (Figure 8). Ces trajectoires annotées « nourrissent » ensuite l'algorithme qui s'entraîne à reconnaître les motifs à partir de la multitude de paramètres qu'ils compilent jusqu'à différencier clairement les patrons. Ces analyses sont actuellement en cours de réalisation. Elles laissent espérer l'aboutissement à une méthode qui nous permettrait à l'avenir d'identifier automatiquement si un individu est entré en interaction avec un navire de pêche simplement depuis sa trajectoire GPS.

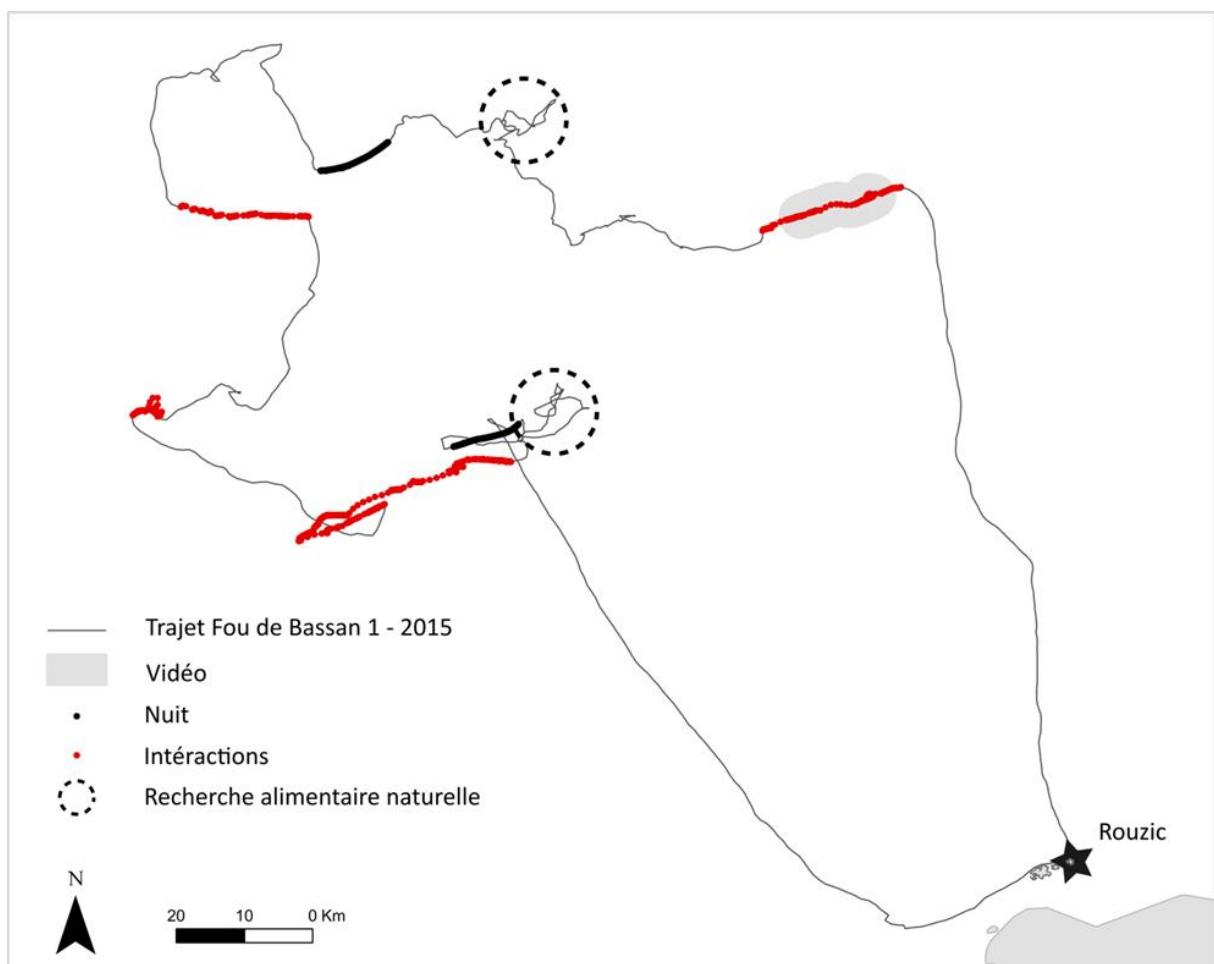


Figure 8. Annotation des trajectoires de fous de Bassan à partir, des observations in vivo par les caméras embarquées et, des motifs de trajectoires observés.

Bibliographie

- Amélineau, F., Péron, C., Lescroël, A., Authier, M., Provost, P., and Grémillet, D. 2014. Windscape and tortuosity shape the flight costs of northern gannets. *Journal of Experimental Biology*, 217: 876–885.
- Barraquand, F., and Benhamou, S. 2008. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 89: 3336–3348.
- Browning, E., Bolton, M., Owen, E., Shoji, A., Guilford, T., and Freeman, R. 2018. Predicting animal behaviour using deep learning: GPS data alone accurately predict diving in seabirds. *Methods in Ecology and Evolution*, 9: 681–692.
- Collet, J., Patrick, S. C., and Weimerskirch, H. 2015. Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range. *Marine Ecology Progress Series*, 526: 199–205.
- Depestele, J., Rochet, M. J., Doremus, G., Laffargue, P., and Stienen, E. W. M. 2016. Favorites and leftovers on the menu of scavenging seabirds: modelling spatiotemporal variation in discard consumption. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73. ://WOS:000382508800002.
- Grémillet, D., Pichereau, L., Siorat, F., and Georges, J.-Y. 2006. Conservation implications of the apparent mismatch between population dynamics and foraging effort in French northern gannets from the English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, 319: 15–25.
- Hudson, A. V., and Furness, R. W. 1988. UTILIZATION OF DISCARDED FISH BY SCAVENGING SEABIRDS BEHIND WHITEFISH TRAWLERS IN SHETLAND. *Journal of Zoology*, 215: 151–166.
- Le Bot, T., Lescroël, A., and Grémillet, D. 2018. A toolkit to study seabird–fishery interactions. *ICES Journal of Marine Science*.
- Michelot, T., Langrock, R., and Patterson, T. A. 2016. moveHMM: An R package for the statistical modelling of animal movement data using hidden Markov models. *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1308–1315.
- Patin R, Etienne M-P, Lebarbier E, Chamaillé-Jammes S, Benhamou S. (In prep) Identifying stationary phases corresponding to different movement modes or home range settlements.
- Torres, L. G., Sagar, P. M., Thompson, D. R., and Phillips, R. A. 2013. Scale-dependence of seabird-fishery data analysis and management: Reply to Croxall et al. (2013). *Marine Ecology Progress Series*, 493: 301–304.
- Torres, L. G., Orben, R. A., Tolkova, I., and Thompson, D. R. 2017. Classification of animal movement behavior through residence in space and time. *PloS one*, 12: e0168513.
- Wakefield, E. D., Bodey, T. W., Bearhop, S., Blackburn, J., Colhoun, K., Davies, R., Dwyer, R. G., et al. 2013. Space partitioning without territoriality in gannets. *Science*, 341: 68–70.

Annexe IV : Wintering site fidelity and Northern gannet population decline

(Article en préparation)

Wintering site fidelity and Northern gannet population decline

Tangi Le Bot^{1*}, Amélie Lescroël², Jérôme Fort³, Steven Votier⁴, Samantha Patrick⁵, Clara Péron⁶, Olivier Gimenez¹, Pascal Provost⁷ & David Grémillet^{1,8}

1- CEFE, CNRS, Univ Montpellier, Univ Paul Valéry Montpellier 3, EPHE, IRD, Montpellier, France

2- Point Blue Conservation Science, 3820 Cypress Drive, Suite 11, Petaluma, CA 94954, USA

3- Littoral Environnement et Sociétés (LIENSS), UMR 7266 CNRS-Université de La Rochelle, La Rochelle, France

4- Univ. of Exeter, Penryn Campus, Cornwall, TR10 9EZ, UK.

5- School of Environmental Sciences, Univ. of Liverpool, Nicholson Building, Brownlow Street, Liverpool, L69 3GP, UK.

6- Laboratoire d'Océanographie et du Climat, UMR 7159. 4 Place Jussieu 75005 Paris, France.

7- Ligue pour la Protection des Oiseaux, Réserve Naturelle Nationale des Sept-Iles, 22560 Pleumeur Bodou, France

8- Percy FitzPatrick Institute and DST-NRF Centre of Excellence at the University of Cape Town, Rondebosch, South Africa

* Corresponding author

Introduction

Seabirds are globally more threatened than other equivalent birds and interaction with fisheries is the strongest issue for them at sea (Croxall *et al.*, 2012). Fisheries bycatch causes important mortality rates on long-lived megafauna (Lewison *et al.*, 2004; Anderson *et al.*, 2011) which is threatening their populations (Tasker *et al.*, 2000). Either do depletion of their pelagic prey by forage fish industrial fisheries (Cury *et al.*, 2011; Pikitch, 2015). These threats are particularly relevant in the case of illegal and unregulated fisheries which are important in developing countries such as West African waters (Agnew *et al.*, 2009; Pauly *et al.*, 2014).

Precisely, a part of European Northern gannet population is known to over winter in rich West African waters (Fort *et al.*, 2012; Grémillet *et al.*, 2015). There, they have benefited for long of important pelagic fish abundance enhanced by a productive upwelling. However, things may be changing as rise the cumulative threats of bycatches and competition with fisheries in those waters. Fidelity to wintering sites (Phillips *et al.*, 2005, 2006) could be advantageous to access predictable resources (Bradshaw *et al.*, 2004; Weimerskirch, 2007) but may increase exposure to the previously mentioned new threats.

Therefore, we used a decadal survey of Northern gannets from Rouzic Island (France) interbreeding strategies to test for wintering site fidelity and exposure to important bycatch and competition with fisheries areas. This may allow us to explain the recent decline of the Rouzic gannet colony (Le Bot *et al.* Under review).

Methods

Northern gannets were studied on Rouzic Island ($48^{\circ}54'0''N$, $3^{\circ}26'11''W$), Brittany, France from 2006 to 2016 under permit of the Direction des Services Vétérinaires (N° 34-369) and the Comité d’Ethique Régional Languedoc-Roussillon (N°1110). We deployed geolocators on 172 chick-rearing adults (2006: 10; 2008: 39; 2010: 37; 2011: 20; 2014: 21; 2015: 23; 2016: 22) with polypropylene leg rings. Attachment mass did not exceed 0.4% of adult body mass, and instrumentation showed no effects in previous studies (Phillips *et al.*, 2004). Eighty-two equipped birds were recaptured after at least one year and 58 tags were successfully downloaded. From recorded light levels we estimated gannet position twice per day (Wilson, 1992) using TransEdit and BirdTracker software (British Antarctic Survey, Cambridge). After eliminating records around the equinox and outliers with a speed filter, we mapped positions during winter month (mid-october to mid-january; Fort *et al.* 2012) using kernel density distributions (Wood *et al.*, 2000; smoothing factor: 1 decimal degree), with the ‘adehabitatHR’ package (Calenge, 2006) and extracted 50% kernel centroid latitude and longitude using ‘geosphere’ package. We thereby estimated individual inter-breeding distributions.

From all recaptured birds, we sampled tips of 6th (since 2011) or 4th (in 2010) primary feathers, for stable isotopic analyses (SIA). Those measured $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Nitrogen ratios

mainly reflect trophic level, and Carbon ratios are linked to at-sea habitats. Performed on inert tissues such as feather, SIA provide information upon the diet and region of feeding during synthesis (Le Bot *et al.*, 2018), hence during the wintering period for northern gannet primary feathers (Nelson, 1978). To increase our sample size, we added samples from birds caught between 2011 and 2016 for another study (Le Bot *et al.* Under review). Prior to all analyses, samples were washed repeatedly in chloroform-methanol (2:1) dried, homogenized before being encapsulated (0.4mg per tin capsule). Content of carbon and nitrogen stable isotopes was measured by mass spectrometry in the Littoral ENVironnement et Sociétés lab (LIENSs – UMR 7266) chemical analysis platform. Results are presented as δ -values of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and expressed in ‰.

To explore fidelity to the inter-breeding sites, we compared winter range centroid latitude and longitude for multi-year tracked individuals and calculated mean distance between them. Main wintering zones were identified and for each winter period, the proportion of birds visiting them were calculated. We tested for inter-annual differences in isotopes values with ANOVAs, using year as factor and Tukey post-hoc multiple comparison tests (HSD). All analyses were performed in R version 3.2.3 (R Development Core Team, 2015).

Results

The proportion of Northern Gannet equipped with GLS which were subsequently recaptured decreased dramatically across the study period (Table 1). These proportions fell from 90% in 2006-2007, to less than 10% after 2015. The 20 loggers deployed in 2008 recorded data during two consecutive wintering periods. Those revealed extremely high wintering site fidelity between the 2008-2009 and 2009-2010 winters (Figure 1), as measured using the repeatability of wintering centroid longitude ($R^2 = 0.90$, $p < 0.001$) and latitude ($R^2 = 0.88$, $p < 0.001$). The mean distance between consecutive wintering area centroid was 443.1 ± 555.9 km (range: 18.1-1837.0 km).

Table 1. GLS deployment and recapture. Consecutive year recaptures gives the number of birds caught the first year of recapture after deployment (no recaptures in 2009). All year recaptures gives the number of birds caught over the study years.

Deploying year	Deployed (n)	Consecutive year recaptures (n, %)	All year recaptures (n, %)	Downloaded (n)
2006	10	9 (90%)	9 (90%)	7
2008	39	23 (59%)	31 (79%)	20
2010	37	26 (70%)	26 (70%)	21
2011	20	7 (35%)	10 (50%)	6
2014	21	8 (38%)	8 (38%)	4
2015	23	2 (9%)	3 (13%)	0
2016	22	1 (4%)	3 (14%)	0

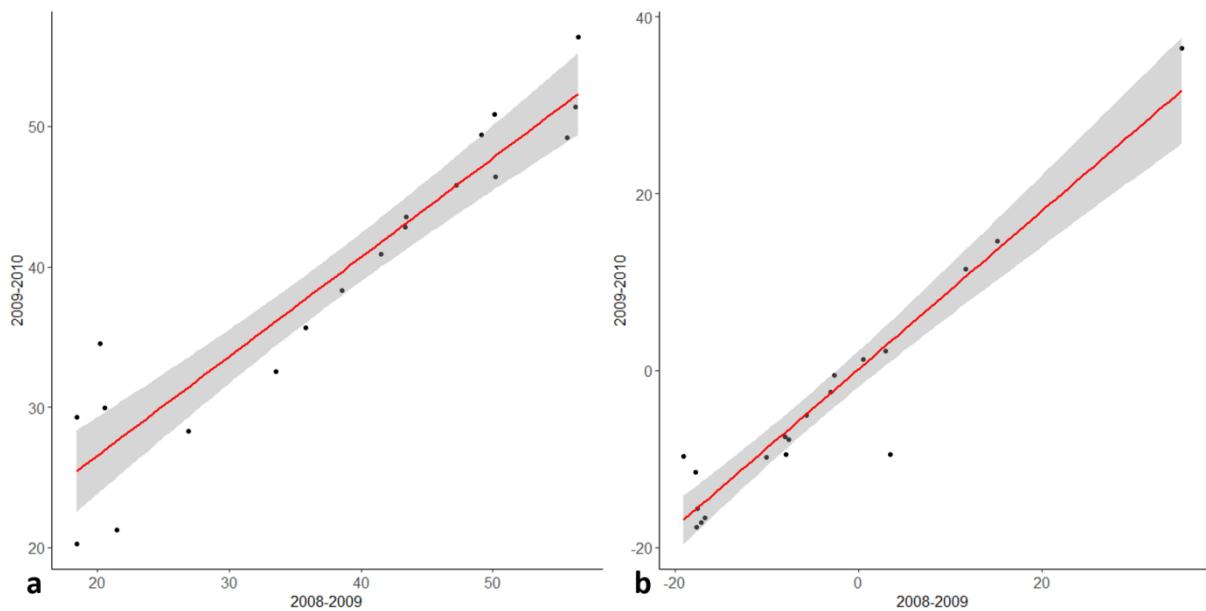


Figure 1. Degree of repeatability in both centroid latitude (a) and longitude (b) for individuals tracked over two consecutive winter periods (2008/2009 and 2009/2010).

Table 2. Proportions of Northern gannet winter visits to different marine regions. Eu: European waters; WA: Northwest African waters; Med: Mediterranean waters.

Wintering region	2006/2007	2008/2009	2009/2010	2010/2011	2011/2012	2014/2015
Eu	2 (29%)	7 (35%)	7 (35%)	13 (62%)	2 (33%)	2 (50%)
WA	5 (71%)	9 (45%)	9 (45%)	5 (24%)	4 (67%)	2 (50%)
Med	0 (0%)	4 (20%)	4 (20%)	3 (14%)	0 (0%)	0 (0%)
Tot	7	20	20	21	6	4

Overall, Northern Gannets from Rouzic Island used a wide range of wintering habitats (Figure 2). Their inter-breeding distribution stretched from the North Sea to the coast of Mauritania and from the Canary Islands to the Eastern Mediterranean, with a remarkable presence of an individual two consecutive years in the Black Sea (see details in Table 2). No birds were recorded in the Mediterranean during the winters 2006/2007, 2011/2012 and 2014/2015. The use of European and African waters showed balanced variations, sometimes to the advantage of Northern areas (2010/2011), and to the advantage of more southern area in others (2006/2007, 2009/2010). Overall, there was no clear trend towards preferentially using one area to the detriment of another.

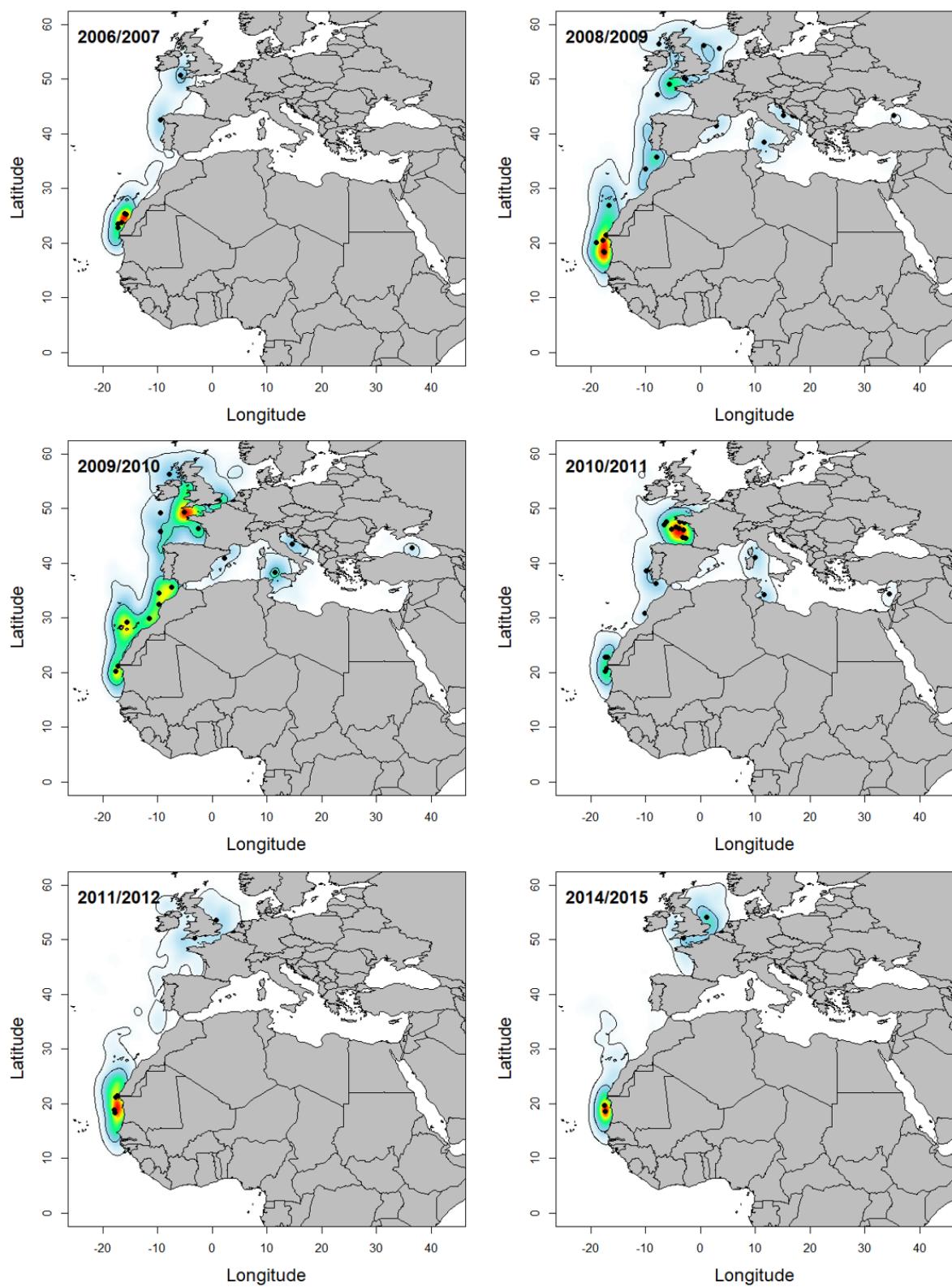


Figure 2. Wintering areas of Northern Gannet from Rouzic Island across a decade. Kernel utilization distribution of wintering areas and centroids of these areas.

Isotopic signature of Rouzic gannets showed no spatial pattern, and no differences were observed between feathers signature of birds having wintered in different areas (MANOVA: Pillai = 0.08, $F_{2, 44} = 0.907$, $p = 0.4633$). However, significant inter annual variations were detected (MANOVA: Pillai = 0.24, $F_{6, 184} = 4.168$, $p < 0.001$) explained by variations (ANOVA: $F_{6, 184} = 3.71$, $p < 0.01$; Figure 3.a), with particularly low $\delta^{13}\text{C}$ for the 2013/2014 interbreeding period (HSD: 2013/2014-2010/2011: $p < 0.001$). No pattern was observed for $\delta^{13}\text{C}$ variations over the study period. No significant variation in $\delta^{15}\text{N}$ was observed (ANOVA: $F_{6, 184} = 2.07$, $p = 0.0587$; Figure 3.b) but a vanishing of low values constraining $\delta^{15}\text{N}$ distribution over higher values can be signaled for the lasts study years.

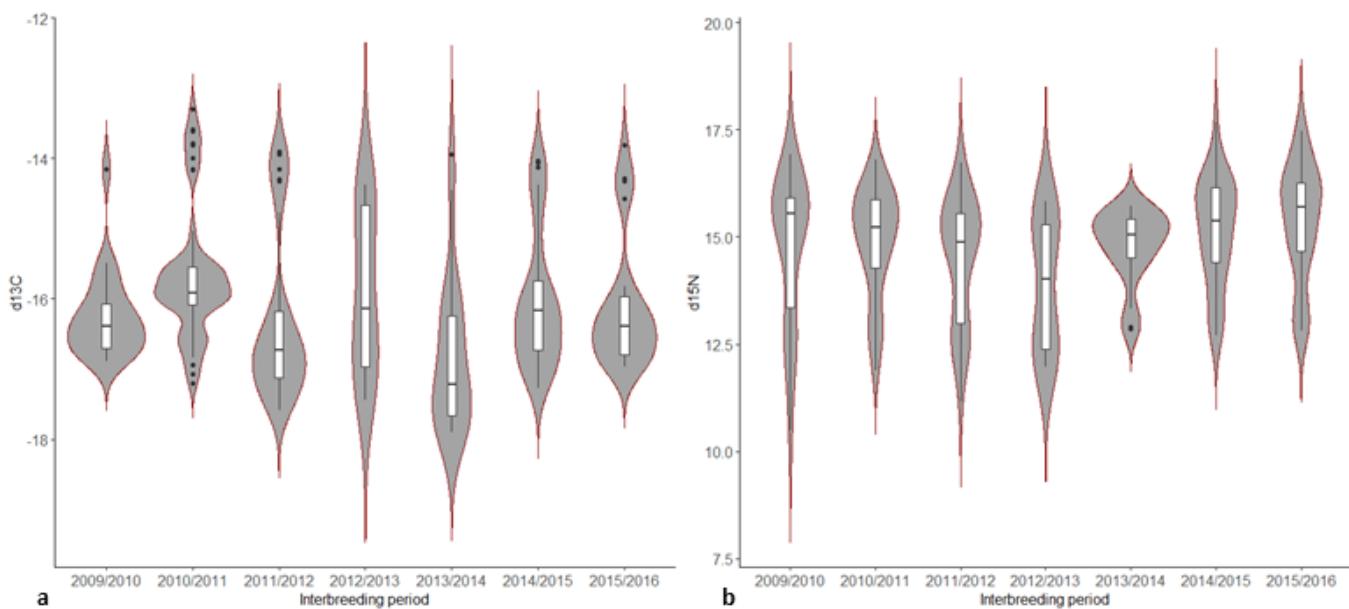


Figure 3. Stable isotopic signatures, $\delta^{13}\text{C}$ (a) and $\delta^{15}\text{N}$ (b) during the 2009/2010 to 2015/2016 interbreeding periods.

Discussion

Our longitudinal study of interbreeding movements in Northern gannets across 2006-2015 showed a marked, gradual decline in return rates of GLS-equipped birds, which questions the inter-annual survival probabilities of adult birds and the resilience of their breeding colony on Rouzic Island. Also, we identified a strong fidelity to wintering sites, and at some of them gannets are exposed to threats, through accidental, or even intentional bycatch; This is notably the case off West Africa, which is a hotspot for Illegal, Unreported and Unregulated (IUU) fisheries (Agnew *et al.*, 2009; Grémillet *et al.*, 2015). Even if 30% of the individuals deployed in 2014 were seen without their GLS ring (smaller than the other years) in 2015, we are confident that a methodological artefact (massive loss of the loggers) could not explain the observed pattern. Also, the strong decline in return rate since 2015, a period during which adequate rings were used, make us confident that our findings are not technically biased. Deployment of GLS is a common way to track seabird migration in the

longer term (e.g. Grémillet *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2006; Frederiksen *et al.*, 2016) and effects on survival or even body condition have never been reported. Reduced inter-annual resighting/recapture rates of GLS-equipped birds may imply two nonexclusive issues: 1) Northern Gannets from Rouzic Island face early breeding failure and rapidly choose to favors their condition over their reproduction, spending more time at sea to recover. 2) At-sea casualties occur and gannet survival rate is affected. Both of these two issues may directly or indirectly arise from challenging inter breeding conditions.

Our study confirms strong seabird fidelity to wintering sites (Phillips *et al.*, 2005, 2006). This trait is widespread in marine top predators (e.g. cetaceans, Calambokidis *et al.*, 2001; pinnipeds, Bradshaw *et al.*, 2004; sharks, Jorgensen *et al.*, 2009) as this strategy allow access to predictable resources (Bradshaw *et al.*, 2004; Weimerskirch, 2007). However, wintering site fidelity may become detrimental in perturbed environment, or even deadly as for seabirds caught by pirate fisheries off West Africa (Agnew *et al.*, 2009; Grémillet *et al.*, 2015). Regionally differential mortality should enhance area-differentiate return rates (Chapman *et al.*, 2011; Hebblewhite and Merrill, 2011). Therefore, if a change in mortality rates had occurred, it may have change globally. This may be coherent with observed bycatches both in Mediterranean (Belda and Sanchez, 2001; Barcelona *et al.*, 2010) and European (Oliveira *et al.*, 2015) seas, and induced by other threats such as windfarms.

In contrast, stable isotopic analyses focused on $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 3.b) showed an upward trend in multi-annual trophic level of gannet winter diet. This strongly suggests that birds fed less often on small pelagic fish, such as sardines, anchovies and anchovetas, in recent years; These results are important in the context of the overfishing of small pelagic fish stocks both off West Africa and in the Mediterranean (Pauly and Zeller, 2016), and of the enhanced food competition between industrial fisheries and seabirds (Cury *et al.*, 2011). Shortage of natural prey during the inter-breeding period may jeopardize subsequent breeding attempts (Bearhop *et al.*, 2004; Inger *et al.*, 2008; Sorensen *et al.*, 2009; Hoye *et al.*, 2012), and may also contribute to the recent decline of the Rouzic gannet colony .

Overall, our study demonstrated strong reduction in the return rate of GLS-equipped gannets to the Rouzic breeding colony in the spring, which is pointing to deteriorating conditions at their wintering sites in the North Atlantic, the Mediterranean and off West Africa. Such deterioration may be attributed to enhanced mortality of adults through interactions with fishing vessels, and of reduced availability of their preferred pelagic prey through competition with fisheries. Strong wintering site fidelity across years, as recorded in our study, is predicted to amplify these detrimental effects, with gannet behavioural resilience potentially contributing to the observed population decline.

Bibliography

- Agnew, D. J., Pearce, J., Pramod, G., Peatman, T., Watson, R., Beddington, J. R., and Pitcher, T. J. 2009. Estimating the Worldwide Extent of Illegal Fishing. *PLOS ONE*, 4: e4570.
- Anderson, O. R., Small, C. J., Croxall, J. P., Dunn, E. K., Sullivan, B. J., Yates, O., and Black, A. 2011. Global seabird bycatch in longline fisheries. *Endangered Species Research*, 14: 91–106.
- Barcelona, S. G., de Urbina, J. M. O., de la Serna, J. M., Alot, E., and Macias, D. 2010. Seabird bycatch in Spanish Mediterranean large pelagic longline fisheries, 2000–2008. *Aquatic Living Resources*, 23: 363–371.
- Bearhop, S., Hilton, G. M., Votier, S. C., and Waldron, S. 2004. Stable isotope ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271: S215–S218.
- Belda, E. J., and Sanchez, A. 2001. Seabird mortality on longline fisheries in the western Mediterranean: factors affecting bycatch and proposed mitigating measures. *Biological Conservation*, 98: 357–363.
- Bradshaw, C. J., Hindell, M. A., Sumner, M. D., and Michael, K. J. 2004. Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour*, 68: 1349–1360.
- Calambokidis, J., Steiger, G. H., Straley, J. M., Herman, L. M., Cerchio, S., Salden, D. R., Jorge, U. R., et al. 2001. Movements and population structure of humpback whales in the North Pacific. *Marine Mammal Science*, 17: 769–794.
- Calenge, C. 2006. The package ‘adehabitat’ for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological modelling*, 197: 516–519.
- Chapman, B. B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å., and Hansson, L.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120: 1764–1775.
- Croxall, J. P., Butchart, S. H. M., Lascelles, B., Stattersfield, A. J., Sullivan, B., Symes, A., and Taylor, P. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International*, 22: 1–34.
- Cury, P. M., Boyd, I. L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R. J., Furness, R. W., Mills, J. A., et al. 2011. Global seabird response to forage fish depletion—one-third for the birds. *Science*, 334: 1703–1706.
- Fort, J., Pettex, E., Tremblay, Y., Lorentsen, S.-H. akon, Garthe, S., Votier, S., Pons, J. B., et al. 2012. Meta-population evidence of oriented chain migration in northern gannets (*Morus bassanus*). *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10: 237–242.
- Grémillet, D., Peron, C., Provost, P., and Lescroel, A. 2015. Adult and juvenile European seabirds at risk from marine plundering off West Africa. *Biological Conservation*, 182: 143–147.
- Hebblewhite, M., and Merrill, E. H. 2011. Demographic balancing of migrant and resident elk in a partially migratory population through forage-predation tradeoffs. *Oikos*, 120: 1860–1870.
- Hoye, B. J., Hahn, S., Nolet, B. A., and Klaassen, M. 2012. Habitat use throughout migration: linking individual consistency, prior breeding success and future breeding potential. *The Journal of Animal Ecology*.
- Inger, R., Gudmundsson, G. A., Ruxton, G. D., Newton, J., Colhoun, K., Auhage, S., and Bearhop, S. 2008. Habitat utilisation during staging affects body condition in a long distance migrant, *Branta bernicla hrota*: potential impacts on fitness? *Journal of Avian Biology*, 39: 704–708.

- Jorgensen, S. J., Reeb, C. A., Chapple, T. K., Anderson, S., Perle, C., Van Sommeran, S. R., Fritz-Cope, C., *et al.* 2009. Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*: rspb20091155.
- Le Bot, T., Lescroël, A., and Grémillet, D. 2018. A toolkit to study seabird–fishery interactions. *ICES Journal of Marine Science*.
- Lewison, R. L., Crowder, L. B., Read, A. J., and Freeman, S. A. 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 598–604.
- Nel, D. C., Nel, J. L., Ryan, P. G., Klages, N. T. W., Wilson, R. P., and Robertson, G. 2000. Foraging ecology of grey-headed mollymawks at Marion Island, southern Indian Ocean, in relation to longline fishing activity. *Biological Conservation*, 96: 219–231.
- Nelson, B. 1978. *The Gannet*. T. & A. D. Poyser, Hertfordshire.
- Oliveira, N., Henriques, A., Miodonski, J., Pereira, J., Marujo, D., Almeida, A., Barros, N., *et al.* 2015. Seabird bycatch in Portuguese mainland coastal fisheries: An assessment through on-board observations and fishermen interviews. *Global Ecology and Conservation*, 3: 51–61.
- Pauly, D., Belhabib, D., Blomeyer, R., Cheung, W. W., Cisneros-Montemayor, A. M., Copeland, D., Harper, S., *et al.* 2014. China's distant-water fisheries in the 21st century. *Fish and Fisheries*, 15: 474–488.
- Pauly, D., and Zeller, D. 2016. Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nature communications*, 7: 10244.
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., Afanasyev, V., and Briggs, D. R. 2004. Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 266: 265–272.
- Phillips, R. A., Silk, J. R., Croxall, J. P., Afanasyev, V., and Bennett, V. J. 2005. Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology*, 86: 2386–2396.
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., and Afanasyev, V. 2006. Year-round distribution of white-chinned petrels from South Georgia: Relationships with oceanography and fisheries. *Biological Conservation*, 129: 336–347.
- Pikitch, E. K. 2015. Stop-loss order for forage fish fisheries. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 6529–6530.
- Sorensen, M. C., Hipfner, J. M., Kyser, T. K., and Norris, D. R. 2009. Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 78: 460–467.
- Tasker, M. L., Camphuysen, C. J., Cooper, J., Garthe, S., Monteverchi, W. A., and Blaber, S. J. M. 2000. The impacts of fishing on marine birds. *Ices Journal of Marine Science*, 57: 531–547.
- Weimerskirch, H. 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54: 211–223.
- Wilson, R. P. 1992. Estimation of location: global coverage using light intensity. *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. <http://ci.nii.ac.jp/naid/10018066932/>.
- Wood, A. G., Naef-Daenzer, B., Prince, P. A., and Croxall, J. P. 2000. Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to albatross locations. *Journal of avian biology*, 31: 278–286.

Résumé. Les oiseaux marins sont des espèces emblématiques. Passeuses de frontières, de la mer à la terre, de l'air à l'eau, des pays du nord au pays du sud, elles créent un lien entre les différents sociaux- écosystèmes marins de notre planète. Du fait de leur ubiquité, elles sont exposées à de nombreuses menaces autour du monde. Parmi elles, les interactions avec les pêcheries représentent la part de risque la plus importante pour ces espèces lorsqu'elles sont en mer. Leur statut de conservation est affecté, et des actions prioritaires visant à réduire ces impacts doivent être mis en place. Ces espèces bénéficient de l'intérêt, voir de la sympathie des populations et le grand public est sensible au sort de leurs populations. Mettre en place des stratégies et des outils permettant la conservation des populations d'oiseaux marins répond donc à une demande sociétale urgente.

Le fou de Bassan (*Morus bassanus*) est une espèce emblématique de la conservation des oiseaux marins en France métropolitaine. Au sein de la Réserve Naturelle Nationale de l'archipel des Sept-Îles, la seule colonie de reproduction Française de cette espèce bénéficie d'un statut de protection fort. Malgré cela, au cours de la dernière décennie, notre étude a mis en évidence une inversion de la dynamique de la population et une baisse du succès reproducteur. La mise en place d'un suivi biotélémétrique nous a alors permis de chercher à comprendre et expliquer ces changements. Nous avons notamment mis en évidence, que durant la saison de reproduction, les fous des Sept-Îles souffraient de la diminution de leurs proies naturelles et se rabattaient alors sur des rejets de pêche. La consommation de ces subsides anthropiques affecte les efforts de recherche alimentaire, la condition des individus et finalement leur reproduction. De plus, nous avons montré que durant la période interuptiale, ils étaient exposés à de forts risques de captures accidentnelles et à une diminution globale de leurs proies préférentielles, affectant les taux de retours à la colonie et expliquant potentiellement la baisse observée de la taille de la population.

Ces travaux nous amènent à conclure que la bonne conservation des fous des Sept-Îles, comme celle de toute la mégafaune marine, ne pourra se faire qu'en adoptant une approche écosystémique des pêches. Particulièrement, le partage de certaines ressources entre prédateurs supérieurs et pêcheries devra être pris en compte dans la gestion des stocks, la diminution des rejets de pêche devra être favorisée et des aires marines protégées pélagiques excluant les activités de pêche, dessinées à partir des zones d'intérêt pour les oiseaux marins, devront être mise en place.

Abstract. Seabirds are flagship species, boundary objects linking air and water, oceans and continents, Northern and Southern countries, binding a great variety of socio-ecosystems across the planet. Due to their ubiquity, they are exposed to numerous global threats. Among them, interactions with fisheries might be the main risk for seabirds at sea. The conservation status of seabirds is thereby affected, and priority actions due to reduce these impacts have to be established. Indeed, seabirds catch the attention of all stakeholders and of the general public, who are sensitive to the fate of their populations. Implementing tools and strategies allowing seabird conservation is therefore an urgent societal request. The Northern gannet (*Morus bassanus*) is emblematic of seabird conservation in metropolitan France, with a single breeding colony under strict protection within the Réserve Naturelle Nationale de l'archipel des Sept-Îles. Despite all conservation efforts, colony size and breeding success have been declining in recent years. A decadal biotelemetry study allowed us to test hypotheses linked to this decline. Notably, we showed that, during the breeding season, gannets shifted from feeding on natural prey, to taking fisheries waste. The consumption of these anthropogenic subsides affects foraging effort, adult body condition and reproductive output. Further, we showed that, during the inter-breeding period, gannets were exposed to enhanced bycatch risk and competition with fisheries for small pelagic fish. This had a strong impact on adult inter-annual return rates to the colony, potentially explaining the recent decline of the Sept-Îles gannetry. Overall, we conclude that an integrated conservation plan for Northern gannets, as well as for the marine megafauna in general, is only possible through ecosystem-based fisheries management. Specifically, the joint use of fish stocks by marine predators and fisheries should be taken into account by management schemes, at-sea dumping of fishery wastes should be reduced, and marine protected areas including true no-take zones should be designed, also by taking into account the spatial ecology of the marine megafauna such as seabirds.