



Vulnérabilité des raies capturées dans la pêche palangrière ciblant la légine australe dans les ZEE de Crozet et Kerguelen

Johanna Faure

► To cite this version:

Johanna Faure. Vulnérabilité des raies capturées dans la pêche palangrière ciblant la légine australe dans les ZEE de Crozet et Kerguelen. *Ecologie, Environnement*. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2023. Français. NNT : 2023MNHN0012 . tel-04965649

HAL Id: tel-04965649

<https://theses.hal.science/tel-04965649v1>

Submitted on 25 Feb 2025

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.



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

École Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2023

N°attribué par la bibliothèque

|||||

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Écologie marine

Présentée et soutenue publiquement par

Johanna Faure

Le 27 novembre 2023

Vulnérabilité des raies capturées dans la pêche palangrière ciblant la légine australe dans les ZEE de Crozet et Kerguelen

Sous la direction de : **Monsieur Duhamel Guy, Professeur, et Madame Péron
Clara, Maître de conférences**

JURY :

M. Gascuel, Didier
M. Duhamel, Guy
Mme. Péron, Clara
M. Marchal, Paul
M. Gascuel, Didier
M. Beaulier, Loïc
M. Iglésias, Samuel
M. Thiébaut, Eric

Professeur, AgroCampus Rennes (035)
Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)
Maître de conférences, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)
Directeur de recherche, Ifremer, Boulogne-sur-Mer (062)
Professeur, AgroCampus Rennes (035)
Chargé de recherche, Ifremer, Lorient (056)
Maître de conférences, Muséum national d'Histoire naturelle, Concarneau (029)
Professeur, Sorbonne Universités, Roscoff (029)

Président
Directeur de Thèse
Co-directrice de Thèse
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur

Remerciements

Je prends un peu de recul ici pour me remémorer les trois dernières années et c'est non sans émotion que je me lance dans la rédaction de ces quelques lignes.

Je commencerais naturellement par remercier Clara Péron pour avoir cru en moi depuis le début et même avant. Merci de m'avoir permis d'être ici et toujours accompagnée de plus ou moins près, parfois de plus ou moins loin. Merci d'avoir su me laisser évoluer à mon rythme en te rendant disponible quand j'en avais besoin ; c'est un sacré équilibre qui, je pense, a rendu ces dernières années très productives.

Merci à toute l'équipe du Programme d'Observation Écosystémique des Pêcheries Australes de m'avoir accompagnée pendant ces années de thèse. Merci de m'avoir accueilli, aidée, donné confiance et payé beaucoup de cafés et de bières ! Evidemment je n'oublie pas Guy Duhamel, que je remercie pour ses précieux conseils. Plus largement je remercie Tarik Méziane, directeur de l'UMR BOREA et Philippe Keith, responsable de l'équipe BIOPAC, de m'avoir accueillie au laboratoire pour réaliser ce travail de thèse ainsi que tous les membres de l'équipe pour ces années passées si vites, rythmées par les repas du midi, les petits-déjeuners du mardi et les pots de Noël !

Je souhaite également remercier les membres de mon Comité de Suivi Individuel et toutes les personnes avec qui j'ai pu collaborer, en particulier Y. Cherel, T. Barreau, J-M Caraguel, J. Cleeland et M. Authier ainsi que X. Dabrin et J. Silhol, les stagiaires qui ont travaillé avec moi. Et parce que moi aussi un jour, j'ai été stagiaire, je souhaitais remercier P. Tixier, L. Clavareau et C. Guinet. Les stages ne sont pas toujours déterminants, le mien l'a été.

Partons maintenant à La Réunion où je remercie les TAAF et la Fondation d'entreprises des mers Australes pour avoir financé cette thèse. Un merci tout particulier à A-G. Verdier, S. Fournier et M. Guene qui ont, à un moment ou à un autre, permis l'existence de cette thèse et sa réussite. Merci également à D. Ciolek et les membres du SARPC qui se sont impliqués dans le pilotage de cette thèse ainsi qu'à L. Gardes, S. Lenoir et la DPQM. Merci à tous les contrôleurs des pêches, aux agents scientifiques des TAAF, M. Leménager, J. Caquelard et C. Biechy, et aux équipages qui ont mis en œuvre mes protocoles et sont à la base de tout mon travail. Merci pour les échanges et le partage d'expérience qui ont grandement participé à l'aboutissement de ce projet. Enfin, un merci tout particulier à Cap Bourbon et Tugdual Poirier de m'avoir permis d'embarquer sur le *Cap Kersaint*, merci à son capitaine Olivier et tout son équipage. Cet embarquement a été une réelle épreuve grandement améliorée par la gentillesse des matelots et officiers, et la cuisine du chef ! Merci de m'avoir permis de réaliser un rêve que je n'avais jamais osé faire : voir Kerguelen !

De retour en métropole, je souhaite remercier mes amis d'avoir rendu ma vie à Paris moins grise : Adrien, Arthur, Reyan, Clémence, Valentine ; amis d'enfance, d'école ou d'ailleurs, le hasard a fait que nos vies ont convergées ici et j'ai été chanceuse de pouvoir compter sur vous.

Enfin, je pense à ma famille. A mes parents et mon frère d'abord. Merci de m'avoir laissée tracer mon chemin et faire le tour de France et du monde. Depuis ma chambre de bonne à Paris ou l'océan Austral, votre soutien sans faille m'a été très précieux ; et votre fierté, mon unique motivation. Et puis, si je ne devais garder qu'une seule chose de ces années de thèse, ce serait toi, Thomas. Embarquer sur EVHOE a été la meilleure décision que je n'ai même pas prise ! Merci d'être à mes côtés. *Evohé* et l'Océan nous attendent maintenant...

Table des matières

CHAPITRE 1	1
I. LES CAPTURES ACCESSOIRES.....	3
1. Définitions et tendances globales	3
2. Conséquences écologiques.....	6
3. Conséquences économiques.....	7
II. LES CAPTURES ACCESSOIRES DE CHONDRICHTYENS : ENJEUX SOCIETAUX ET CONSERVATION.....	8
1. Généralités	8
2. La pêche : principale menace	8
3. Prise de conscience et accroissement des programmes de recherche	10
4. Initiatives globales pour la conservation et la gestion	12
5. Connaître pour protéger	14
5.1. Evaluation de la vulnérabilité : concept et définitions.....	14
5.2. Le rôle des gestionnaires	15
III. KERGUELEN ET CROZET : DES ECOSYSTEMES RICHES ET PRODUCTIFS	16
1. Contexte océanographique	16
2. Écosystèmes	19
3. L'exploitation des ressources marines.....	20
4. Suivi scientifique et collecte de données dans les pêcheries de Kerguelen et Crozet	22
IV. LES CAPTURES ACCESSOIRES DE RAIES DANS LA PECHE PALANGRIERE A LA LEGINE AUSTRALE	23
1. Les trois espèces principalement capturées	23
2. Quantification des captures	24
3. Les mesures de gestion spécifiques aux raies en vigueur.....	27
3.1. La RNN des Terres australes françaises (2006)	27
3.2. Les mesures de gestion et le plan de gestion de la pêche de légine (2019-2025)	28
V. OBJECTIFS DE LA THESE	31
CHAPITRE 2	33
I. INTRODUCTION	35
1. Paramètres qui permettent de déterminer la productivité	35
1.1. Paramètres démographiques	35
1.2. L'écologie alimentaire	39
II. SYNTHESE DES RESULTATS ACQUIS SUR LES PARAMETRES DE PRODUCTIVITE.....	39
III. COMPARAISONS INTRA ET INTERSPECIFIQUES	46
1. Croissance, longévité et maturité : une productivité plus élevée qu'attendue	46
2. Sex-ratio et taille à éclosion : une fécondité potentiellement élevée mais difficile à quantifier	49
3. A table, les raies jouent des coudes avec la légine.....	49

IV. CONCLUSION	50
CHAPITRE 3	53
I. INTRODUCTION	55
1. Paramètres qui influencent la propension à la capture	55
1.1. La capturabilité.....	55
1.2. La probabilité de rencontre	57
1.3. La sélectivité	58
1.4. La résistance.....	58
2. Les caractéristiques de la pêcherie palangrière de légine australe.....	60
II. SYNTHÈSE DES RESULTATS ACQUIS SUR LES PARAMETRES DE PROPENSION A LA CAPTURE	64
III. COMPARAISONS INTRA ET INTERSPECIFIQUES	68
1. Disponibilités élevées	68
2. Sélectivité : entre évitement des juvéniles et attraction à la ligne.....	70
3. A Kerguelen, les raies vivent, à Crozet, elles survivent	70
IV. CONCLUSION	72
CHAPITRE 4	75
I. INTRODUCTION	77
1. La Productivité	79
2. La Propension à la capture	80
II. ESTIMATION DE LA VULNERABILITE	82
III. DISCUSSION	84
1. La vulnérabilité des raies à Kerguelen et Crozet	84
2. Incertitudes et enjeux de connaissances	85
3. Limites de la méthode PSA	86
4. Vers une quantification de l'impact de la pêche	88
IV. CONCLUSION ET PERSPECTIVE	90
CHAPITRE 5	93
I. INTRODUCTION	95
II. REDUIRE LA CAPTURABILITE GRACE A DES SOLUTIONS OPERATIONNELLES	95
1. L'évitement spatio-temporel des zones de fortes densités de raies.....	95
2. La modification de l'engin de pêche.....	97
3. L'utilisation d'appâts plus sélectifs.....	98
4. L'utilisation de répulsifs sur les engins de pêche.....	99
III. LIMITER LA MORTALITE DES INDIVIDUS CAPTURES	99
1. La pratique du cut-off pour minimiser la mortalité immédiate.....	100
2. Amélioration des consignes du cut-off pour minimiser la mortalité différée.....	101

IV. CONCLUSION	102
CONCLUSION GENERALE	103
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	109
ANNEXES.....	129
ANNEXE 1:.....	131
ANNEXE 2 :	173
ANNEXE 3 :	199
ANNEXE 4 :	215
ANNEXE 5 :	231
ANNEXE 6 :	245
ANNEXE 7 :	275
ANNEXE 8 :	289
ANNEXE 9 :	319
ANNEXE 10:	333
ANNEXE 11 :	367

Abréviations

CCAMLR = Convention pour la conservation de la faune et de la flore marine antarctique

CITES = Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction

CMR = Capture-Marquage-Recapture

COPEC = Contrôleur des pêches de la zone de Kerguelen et Crozet

CPUE = capture par unité d'effort

ERA = Évaluation des risques écologiques (En anglais : *Ecological Risk Assessment*)

ERAEF = Évaluation des risques écologiques pour les effets de la pêche (En anglais : *Ecological Risk Assessment for Effects of Fishing*)

FAO = Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture

HIMI = Les îles de Heard et McDonald

MNHN = Muséum national d'Histoire naturelle

MSC = Marine Stewardship Council

ONG = Organisation non gouvernementale

ORGP = Organisations régionales de gestion de la pêche

RNN = Réserve naturelle nationale

TAAF = Terres australes et antarctiques françaises

TAC = Totaux admissibles de capture

UICN = Union internationale pour la conservation de la nature

WG-FSA = Groupe de travail « Fish Stock Assessment » de la CCAMLR

Liste des articles publiés, soumis ou en préparation

- Faure, J.**, Gasco, N., Bonillo, C., Munaron, J.-M., Cherel, Y., Péron, C., 2023. Feeding ecology of two deep-sea skates bycaught on demersal longlines off Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 194, 103980 (**Annexe 4**).
- Faure, J.**, Authier, M., Massiot-Granier, F., Plard, F., Péron, C., 2023. Post-release survival of Whiteleg skate (*Amblyraja taaf*) caught as bycatch on demersal longlines in deep waters of the Southern Ocean (Crozet Archipelago). **Soumis** à *ICES Journal of Marine Science* (**Annexe 8**).
- Faure, J.**, Jones, R., Grima, M., Péron, C., Gasco N., Lamb, T., Ziegler, P., Cleeland, J. A condition assessment and handling guidelines for skate (Rajiforms) bycatch in longline fisheries: Lessons from the Southern Indian Ocean. **En préparation** pour *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* (**Annexe 10**).
- Faure, J.**, Cleeland, J., Lamb, T., Ziegler, P., Gasco, N., Péron, C. Distribution and spatial variability of life-history traits of demersal skates from fishery data across the Kerguelen Plateau, Southern Ocean: implications for vulnerability assessment. **En préparation** pour *Progress in Oceanography* (**Annexe 1**).

Liste des rapports

- Faure, J.**, Caraguel, J.M., Péron, C., 2023. Age and growth of the subantarctic skates *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* in Kerguelen and *Amblyraja taaf* in Crozet through the use of the vertebrae centrum. [WG-FSA-2023/11]. CCAMLR (**Annexe 2**).
- Faure, J.**, Péron, C., 2023. Length at maturity of the subantarctic skates *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* in Kerguelen and *Amblyraja taaf* in Crozet. [WG-FSA-2023/35]. CCAMLR (**Annexe 3**).
- Faure, J.**, Jones, R., Grima, M., Péron, C., Gasco N., Lamb, T., Ziegler, P., Cleeland, J., 2022. A condition assessment and handling guidelines for skate (Rajiforms) bycatch in longline fisheries: Lessons from the Southern Indian Ocean. [WG-FSA-2022/19]. CCAMLR.
- Faure, J.**, Caraguel, J.M., Péron, C., 2022. Preliminary study on the use of the vertebrae centrum in the age determination of skates in Crozet and Kerguelen waters. [WG-FSA-2022/20]. CCAMLR

Liste des communications

- Faure, J.** Vulnerability of skates bycaught in the French longline fisheries in the Southern Ocean, *ICES Annual Science Conference 2023*, 11-14 septembre 2023, Bilbao, Espagne.

Faure, J. Post-release survival of the Whiteleg skate (*Amblyraja taaf*) captured in the Crozet toothfish fishery, *EURING Analytical Meeting & Workshop*, 17-21 Avril 2023, Montpellier, France.

Co-organisation de l'atelier de travail "Southern Ocean Skate Workshop", 21 octobre 2022, Hobart, Australie.

Faure, J. Ecologie alimentaire de deux espèces de raies capturées comme prises accessoires de la pêche à la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) sur le Plateau de Kerguelen au sud de l'océan Indien, 8^{ème} *Rencontres de l'Ichtyologie en France*, 14-18 mars, Paris. Présenté par N. Gasco.

Faure, J. Diet of *Bathyrāja eatonii* and *Bathyrāja irrasa* in Kerguelen waters, *Fisheries Science Observer Workshop*, Australian Fishery Management Authority (AFMA) and Australian Antarctic Division (AAD), 2 février 2022, Hobart, Australie.

Liste des activités de diffusion/vulgarisation scientifique

Faure, J., (2023). Le régime alimentaire des raies. *Bulletin scientifique des pêches australes*, n°6, Ed : N. Gasco, ISBN 2777-8282.

Faure, J., (2022). Harmonisation du « cut-off » de raies. *Bulletin scientifique des pêches australes*, n°5, Ed : N. Gasco, ISBN 2777-8282.

Faure, J., (2021). Premières recaptures de raies. *Bulletin scientifique des pêches australes*, n°3, Ed : N. Gasco, ISBN 2777-8282.

Les Petits Reporters des Sciences à la découverte des fonds marins. *Les Petits Reporters des Sciences*, Podcast, 2 mai 2023. 17 minutes 42¹

Interview Johanna Faure, Lauréate 2020 OSF (2021), *MSC* ²

Un partenariat inédit pour la sauvegarde des raies dans les mers australes (2021). *OUTRE-MER grandeur Nature*, n°3, p22³

¹ <https://audioblog.arteradio.com/blog/181159/podcast/210689/les-petits-reporters-des-sciences-a-la-decouverte-des-fonds-marins>

² <https://www.msc.org/fr/espace-presse/actualites/2021/11/19/interview-johanna-faure-laureate-2020-osf>

³ https://issuu.com/oceindia/docs/omgn_avril_2021

Avant-propos

Le 14 août 2023, alors que je rédige ma thèse à l'ombre d'un pommier au bord du Golfe du Morbihan, le téléphone ne cesse de sonner. Là-bas, dans mon Sud natal, un incendie ravage le village où j'ai grandi. La maison de mes parents et leur vie sont assujetties aux flammes attisées par un vent violent, par les chaleurs qui ne descendent guère en dessous des 35 degrés ces derniers temps et par la sécheresse qui sévit depuis le mois de février. Au 20h de TF1, c'est la stupeur. Paris s'étonne de ce petit point sur la carte en train de disparaître, pourtant si prévisible. Si prévisible.

La sécheresse et la canicule sont devenues la norme et on le prédisait déjà il y a 50 ans. Or, les pouvoirs publics de l'époque ne se sont pas saisis du sujet, préférant poursuivre la croissance à court terme au détriment d'un futur viable. Les sciences de l'environnement sont ainsi nées. Du besoin d'être réactifs plutôt que proactifs. Répondre au cri d'alarme de Rachel Carson sur l'utilisation des pesticides, répondre au cri d'alarme de Daniel Pauly sur la surpêche. Répondre. Trouver des solutions aux problèmes existants, courir après le train du développement, toujours plus rapide. Pendant qu'une poignée de scientifiques testent l'impact de quelques pesticides sur l'environnement, une armée d'industriels en développe des centaines d'autres. Alors qu'on étudie l'effondrement des stocks de morue en Atlantique Nord, les pêcheurs surexploitent le thon en Méditerranée, faisant pressentir un nouvel effondrement dont on s'occupera plus tard. Les sciences de l'environnement sont devenues le faire-valoir des États qui subventionnent (aussi) les industries.

La moitié de mon village est parti en fumée et peut-être que ça ne sert à rien de courir. La bataille contre les changements globaux, ne serait-elle pas perdue d'avance ? N'est-il pas vain de se battre contre nous-même, quand le bien commun ne vaut jamais mieux que la croissance à tout prix ? Je n'ai pas la réponse à cette question qui, je vous l'accorde, s'écarte un peu de l'objet de mes recherches. Cependant, mon caractère optimiste m'amène à penser que, malgré tout, cette bataille vaut la peine de se battre, d'essayer au moins. Et pour cause, ma thèse est un contre-exemple parfait. En 2019, les Terres australes et antarctiques françaises ont établi un plan de gestion pour la pêche à la légine à Kerguelen et Crozet dont l'un des objectifs était de réduire, voire même supprimer, les captures accessoires de raies et de requins. Un objectif ambitieux, me direz-vous, alors même qu'aucun signe n'indiquait un quelconque impact de la pêche sur ces populations.

D'ailleurs, et si cet impact était négligeable ?

CHAPITRE 1

Introduction générale



Source : Johanna Faure

I. Les captures accessoires

1. Définitions et tendances globales

Les activités humaines affectent les océans depuis des siècles, directement par le prélèvement des ressources (pêche, chasse sous-marine) mais aussi indirectement par la modification des habitats, la pollution, l'introduction de nouvelles espèces ou encore l'émission de gaz responsables du dérèglement climatique (Hamblen & Canney, 2013; Pauly et al., 2002). Certains de ses effets, comme la pêche ou la modification des habitats, sont caractérisés par des changements environnementaux rapides (visibles sur une décennie) et une augmentation du risque d'extinction des espèces (Dulvy et al., 2021). L'industrialisation et l'intensification de la pêche associés à l'augmentation de la population humaine au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, a causé une forte et rapide augmentation du risque d'extinction global des espèces marines (McCauley et al., 2015). En effet, depuis le milieu du siècle dernier, l'exploitation mondiale de ressources issues de la pêche a été multipliée par quatre atteignant 85 millions de tonnes d'organismes capturés par an en 2018 (Pons et al., 2022) ; elle est ainsi devenue une menace majeure pour la biodiversité marine (Jennings, 2004; Yan et al., 2021).

Une grande partie des pêcheries mondiales est multispécifique et est opérée au chalut alors que certaines pêcheries ciblent une espèce en particulier. On parle par exemple de « pêche au thon » dans l'océan Indien ou de pêche à la crevette dans l'océan Pacifique. Pour ces pêcheries en particulier, un engin de pêche spécifique est optimisé pour maximiser les rendements, ainsi le thon est souvent pêché à la palangre pélagique ou à la senne tournante et les crevettes au chalut de fond (Gilman, 2011; Stobutzki et al., 2002). Cependant, une large part des captures est représentée par des espèces non-ciblées partageant les mêmes habitats que les espèces ciblées (Kelleher, 2005; Pauly & Zeller, 2016). On regroupe sous le terme « capture accessoire » (en anglais : *bycatch*), à la fois les captures d'espèces non-ciblées et les captures d'individus appartenant aux espèces ciblées mais non commercialisées pour des raisons économiques ou réglementaires (abimés ou de taille inférieure à la taille minimale de capture autorisée ; Alverson, 1994). Les captures accessoires peuvent être valorisées, mais une part importante est rejetée par manque de marché, de valeur ou par obligation légale (Catchpole et al., 2014;

Hall, 1996; Zeller et al., 2018). Dans les années 1980, les captures accessoires globales représentaient jusqu'à 27 millions de tonnes de captures annuelles et leur limitation et/ou valorisation est devenu un des enjeux principaux de l'industrie de la pêche (Alverson, 1994; Hall & Mainprize, 2005; Pauly & Zeller, 2016).

A partir de cette décennie, poussés par l'augmentation de l'intérêt scientifique sur les captures accessoires (Figure 1.1), des outils de référence pour la mise en place de politiques publiques ont été établis par la FAO, l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (Hall & Mainprize, 2005; Kirby & Ward, 2014). La Convention des Nations Unies sur le droit de la mer (1982) et le Code de conduite pour une pêche responsable (1995) ont instauré des normes internationales requérant notamment la prise en compte des effets écosystémiques de la pêche par les États et en particulier les effets sur les captures accessoires ; incitant ainsi le développement de programmes d'observation embarqués. Dans les pêcheries mondiales, ces programmes ont, entre autres, permis de collecter des données sur les captures accessoires (Rochet et al., 2014; Suuronen & Gilman, 2020) comme par exemple en Australie (Koopman et al., 2008). Cependant, ces données peuvent être limitées dans leur couverture spatiale et résolution taxonomique (Jubinvill et al., 2021; Lewison et al., 2004), et malgré l'émergence d'outils de gestion écosystémique des pêches dans les années 2000 (Garcia & Cochrane, 2005; Pikitch et al., 2004), l'étude des impacts de la pêche reste souvent centrée sur les espèces ciblées par l'exploitation (Costello et al., 2012; Hilborn et al., 2020). La capacité à se saisir de l'enjeu que représente les captures accessoires a aussi été gênée par le manque de sensibilisation et d'implication de l'industrie de la pêche et le besoin d'introduire des mesures de régulation et de mitigation plus robustes (Lewison et al., 2011). Ainsi, le volume total des prises accessoires à l'échelle mondiale reste encore aujourd'hui une problématique majeure, estimé entre 7 et 10 millions de tonnes de captures par an entre 2000 et 2010 et associé à des enjeux éthiques (considérés comme du gaspillage ; (Alverson, 1994; Savoca et al., 2020), économiques (perte de revenus potentiels ; Catchpole et al., 2005), mais aussi écologiques (Kelleher, 2005; Savoca et al., 2020).

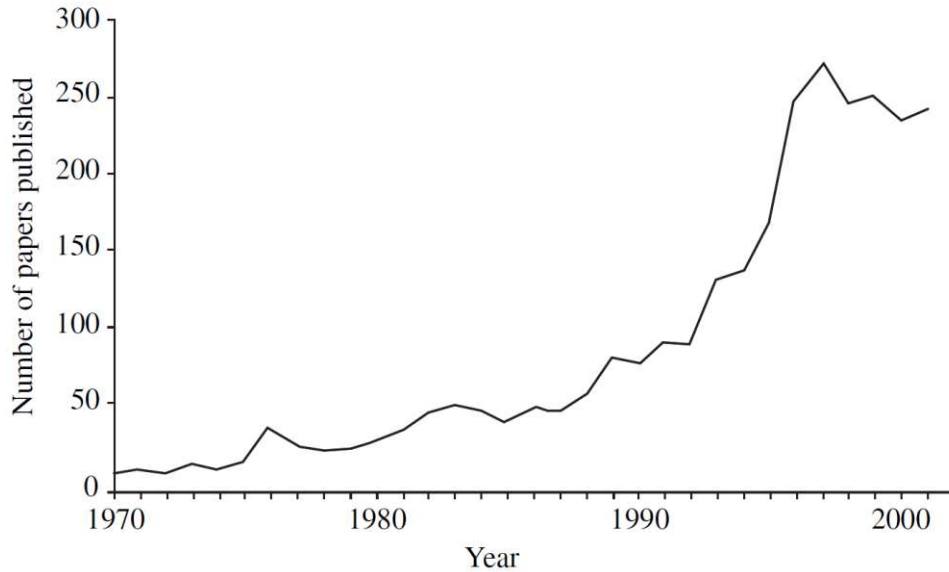


Figure 1.1 Série temporelle du nombre d’articles scientifiques sur le thème « captures accessoires ». Source : Hall & Mainprize (2005).

Parmi les exemples de captures accessoires, on compte principalement des invertébrés marins (des échinodermes, éponges et gastéropodes) comme dans la pêche Argentine à la coquille St Jacques (*Zygochlamys patagonica* ; Escobar et al., 2009), plusieurs espèces de poissons téléostéens comme le flétan du Pacifique (*Hippoglossus stenolepis*) dans la pêche palangrière de poissons de fonds de la côte ouest américaine (Lomeli et al., 2021) et des poissons chondrichthyens comme le requin peau bleu (*Prionace glauca*) sur les palangres pélagiques ciblant l’espadon dans l’océan Indien (Selles et al., 2014). On compte aussi des oiseaux (Gladics et al., 2017; Kock, 2001), des mammifères et des tortues marines (Lewison et al., 2004).

Pour limiter les captures accessoires, plusieurs solutions opérationnelles ont été proposées comme l’évitement spatial ou temporel des zones de forte abondance (Davis, 2002), la modification des engins de pêche avec l’augmentation de la maille des chaluts pour éviter la capture des immatures (Savoca et al., 2020), l’ajout de dispositif d’échappement dans les chaluts pour permettre aux mammifères marins et tortues de s’échapper (Walker, 2005) ou le lestage des palangres pour limiter la possibilité pour les oiseaux de s’en approcher (Gladics et al., 2017; Robertson et al., 2007). La plupart des efforts fournis se sont principalement focalisés sur les captures d’oiseaux ou de mammifères marins, espèces emblématiques et bien

connues du grand public (Lewison et al., 2004, 2011), laissant de côté les captures accessoires de téléostéens et de chondrichthyens (Baum et al., 2003; Godin et al., 2012; Jannot & Holland, 2013). En 2015, les pouvoirs publics européens se sont saisis du sujet et ont introduit dans la réglementation européenne l'obligation de conservation à bord et de débarquement de toutes les captures (Uhlmann et al., 2019). Totalement appliquée depuis janvier 2019, le but de cette mesure est de réduire les rejets en incitant les pêcheurs à une pêche plus sélective en limitant les captures accessoires.

2. Conséquences écologiques

Les captures accessoires peuvent avoir de multiples implications autant au niveau populationnel qu'au niveau écosystémique et lorsque le niveau de capture est faible, les effets peuvent être difficilement visibles (Crowder & Murawski, 1998). Or, même limités, ces effets peuvent être suffisants pour induire une réduction de la diversité spécifique en provoquant des extinctions locales (Catchpole et al., 2005; Gilman, 2011). En outre, les captures accessoires sont impliquées dans plusieurs cas de déclin de populations de tortues marines, de marsouins dont le Vaquita (*Phocoena sinus*), d'oiseaux marins dont le Grand albatros (*Diomedea exulans*; Lewison et al., 2004).

La diminution de l'abondance relative des populations peut également produire des modifications dans les interactions trophiques (Crowder & Murawski, 1998), par ailleurs responsables de la majorité des modifications qui surviennent dans un écosystème (Pikitch et al., 2004; Uhlmann et al., 2019). Les grands vertébrés marins sont considérés comme des prédateurs supérieurs et sont, par conséquent, susceptibles de jouer un rôle clé dans la chaîne trophique et la structuration de l'écosystème. Les captures accessoires peuvent donner lieu à des changements écologiques en cascade (Lewison et al., 2004).

Par ailleurs, le rejet fréquent des captures accessoires, peut être responsable de multiples changements écosystémiques. En effet, un certain nombre d'études montrent que les rejets sont rapidement réintégrés à la chaîne alimentaire comme source majeure de nourriture pour les oiseaux marins par exemple (Grémillet et al., 2008; McInnes et al., 2017; Oro et al., 2013). Ils favorisent également les animaux

détritivores vivant sur le fond (Catchpole et al., 2005). Dans un contexte écosystémique, l'étude des interactions trophiques *via* la consommation de matière organique a reçu moins d'attention que les interactions prédateurs-proies. Or, il est évident que les rejets sont une ressource importante de nourriture pour les détritivores marins (Bellido et al., 2011; Uhlmann et al., 2019).

Ces enjeux écologiques, pourtant bien connus des scientifiques qui s'intéressent aux effets de la pêche, sont cependant souvent ignorés lorsqu'il s'agit de captures accessoires (Crowder & Murawski, 1998; Pikitch et al., 2004).

3. Conséquences économiques

Les intérêts économiques à court terme des quelques espèces de poissons commercialisées ont souvent tendance à prévaloir sur les intérêts de conservation à long-terme des captures accessoires et de l'écosystème (Dulvy et al., 2000). Dans le Golfe de Californie, le vaquita était une capture accessoire dans les pêcheries de crevettes et de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) opérant au filet maillant. Malgré l'implication des scientifiques et des organisations non gouvernementales (ONG) qui a permis la mise en place de mesures interdisant l'utilisation des filets maillants, les pêcheries illégales pour ces espèces à très forte valeur commerciale ont été responsables de la persistance des captures qui ont mené cette espèce au bord de l'extinction (Gulland et al., 2020). Par ailleurs, au début des années 2000, alors que plus de 90% des captures de marlin blanc étaient des captures accessoires de la pêche palangrière au thon et à l'espadon sur les côtes américaines, la demande de lister le marlin blanc parmi les espèces « en danger » sur la liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) a menacé l'industrie qui rapportaient plus de deux milliards de dollars annuellement (Pikitch et al., 2004).

En outre, les captures accessoires sont souvent considérées comme dommageables, créant d'une part, une baisse des rendements de pêche et une perte d'appâts (Catchpole et al., 2005; Gilman et al., 2005), et d'autant plus dans le cas d'interdiction des rejets car les ces derniers doivent être conservés en cale, au détriment des espèces ciblées. D'autre part les captures accessoires peuvent créer des dommages aux engins de pêche ou des risques de manipulation pour les équipages (Gilman et al., 2008). D'autres mesures de gestion peuvent également avoir des implications économiques comme lorsqu'il existe un TAC (totaux

admissibles de captures) sur les captures accessoires déterminant l'arrêt de l'exploitation (Boyce, 1996) ou lorsqu'il existe des mesures d'évitement spatial, impliquant des coûts de déplacements. Les programmes de certification et les écolabels sont une source incitative à la mise en œuvre de mesures de mitigation des captures accessoires par les industries, assurées d'acquérir des bénéfices économiques par ailleurs (Gilman et al., 2005)

II. Les captures accessoires de chondrichthyens : enjeux sociétaux et de conservation

1. Généralités

Les raies, requins et chimères font partie du clade des Chondrichthyens qui se distingue principalement des autres clades de poissons, les Agnathes (comme la lamproie) et les Ostéichthyens ('poissons vrais') par leur squelette cartilagineux et la présence d'un système électro réceptif très développé, les ampoules de Lorenzini, utilisé notamment pour la recherche de nourriture (Raschi, 1986). Bien qu'ils ne représentent que 3,5% des poissons en nombre d'espèce, ils sont, avec plus de 1 298 espèces, une des plus anciennes radiations des vertébrés (420 millions d'années ; Dulvy et al., 2017; Weigmann, 2016).

Sur le plan écologique, les chondrichthyens regroupent essentiellement des espèces prédatrices. Ils occupent une place clé dans les chaînes trophiques et sont susceptibles d'influencer les communautés par l'augmentation ou la diminution de la pression de prédation créant parfois des connections entre les habitats et les écosystèmes (Cortés, 1999; Heupel et al., 2014). On retrouve des chondrichthyens dans tous les habitats marins : des eaux côtières aux eaux profondes, et des régions tropicales aux régions polaires. Quelques espèces sont mêmes présentes dans les systèmes d'eau douce (White et al., 2022).

2. La pêche : principale menace

Un quart des espèces de chondrichthyens sont présentes sur la liste rouge de l'UICN, faisant de ce groupe le plus menacé des vertébrés marins (Dulvy et al., 2021; Régnier et al., 2021; Stevens et al., 2000). Globalement menacés par la pêche, le déclin des populations de chondrichthyens est aussi causé, dans une moindre mesure,

par la dégradation de leurs habitats sous l'effet du développement urbain sur le littoral, du tourisme et de la pollution (Dulvy et al., 2014; Fowler et al., 2021 ; Figure 1.2).

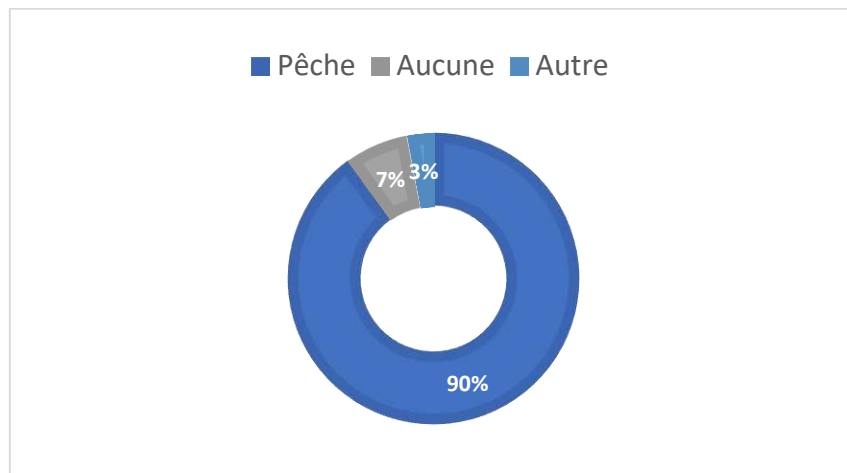


Figure 1.2 Les principales menaces auxquelles font face les chondrichthyens. La catégorie « Autre » comprend le développement urbain, la pollution, la modification des habitats, l'aquaculture, les changements climatiques et l'exploitation de ressources minières et énergétiques (gaz, pétrole). Issu de Fowler et al. (2021).

L'augmentation globale de l'effort de pêche et de la demande de produits issus des chondrichthyens (chair, ailerons, foie) a impliqué une augmentation globale des captures ciblées et accessoires dans la deuxième moitié du XXe siècle (Clarke et al., 2006; Dulvy et al., 2014; Worm et al., 2013 ; Figure 1.3). Les ailerons en particulier sont devenus l'un des produits de la mer les plus lucratifs représentant un chiffre d'affaire compris entre 400 et 550 millions de dollars par an (S. Clarke et al., 2007). Les chondrichthyens sont donc parfois valorisés (J. D. Stevens et al., 2005) mais restent principalement capturés en tant qu'espèces accessoires (Gallagher et al., 2014; Molina & Cooke, 2012; Oliver et al., 2015; Stevens et al., 2000). Ainsi, au début des années 2000, les captures accessoires représentaient 50% des captures totales de chondrichthyens (Stevens et al., 2005) et plus de 70% des espèces connues étaient concernées (Gallagher et al., 2014).

Les captures de chondrichthyens sont souvent non ou mal identifiées et rejetées (Bonfil, 1994; Cedrola et al., 2005; Stevens et al., 2000), limitant ainsi l'acquisition de données (40% des espèces sont classées en manque de données par l'UICN ; Dulvy et al., 2021). En raison de ce manque de données, de la complexité

des politiques publiques, ainsi que des enjeux socio-économiques associés, et malgré l'augmentation des captures, les chondrichthyens n'ont pas fait l'objet d'une gestion particulière jusque dans les années 2000 (Clarke et al., 2006; Cortés et al., 2015; Crowder & Murawski, 1998; Dulvy et al., 2000; Kirby & Ward, 2014).

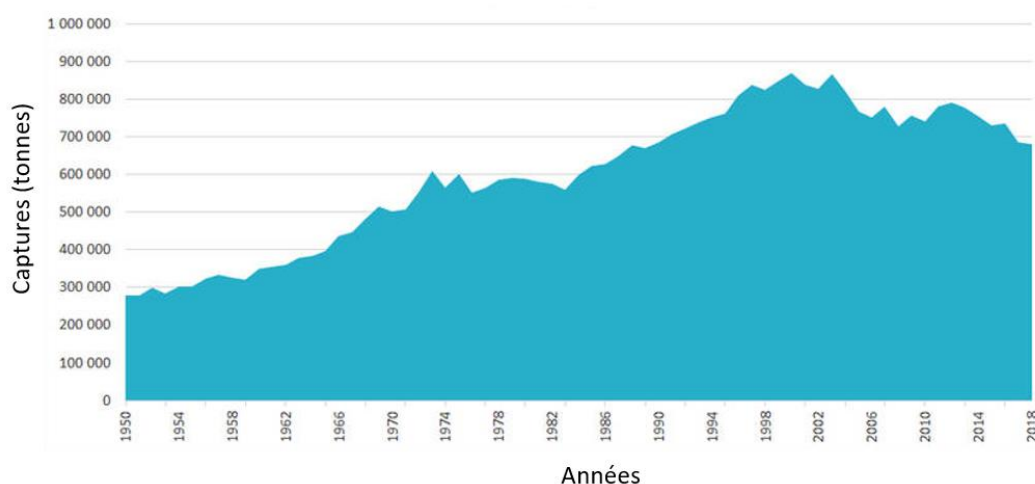


Figure 1.3 Captures mondiales de chondrichthyens entre 1950-2018 (Statistiques de pêche et d'aquaculture). Source : FAO (2020) : <https://www.fao.org/ipoa-sharks/background/fr/>.

3. *Prise de conscience et accroissement des programmes de recherche*

Les chondrichthyens sont caractérisés par un ensemble de paramètres biologiques (croissance lente, maturité tardive, fécondité faible) qui leur confèrent un taux d'accroissement de population relativement faible. Leurs populations sont par conséquent intrinsèquement sensibles à des mortalités élevées pouvant entraîner un effondrement des populations, même lorsqu'il s'agit de faibles niveaux de captures (Dulvy et al., 2014; Ferretti et al., 2010; Rigby & Simpfendorfer, 2015).

Avec le déclin global de leurs populations et la prise de conscience des scientifiques et gestionnaires (Baum et al., 2003), les captures de chondrichthyens sont devenues une préoccupation majeure dans les pêcheries mondiales donnant lieu à une augmentation significative des études sur ce sujet depuis le début des années 2000 (Hedeholm et al., 2021; Worm et al., 2013 ; Figure 1.4).

Plusieurs études se sont intéressées à l'impact des captures accessoires sur les populations de chondrichthyens et ont mis en évidence que les populations

concernées pouvaient être affectées à court terme (moins d’une génération) avec des effets propres à l’espèce et à l’engin de pêche (Gallagher et al., 2014). Certains engins de pêche, comme la palangre ou les filets maillants, sont plus sélectifs que le chalut par exemple et présentent un niveau de captures accessoires moindre avec une plus faible diversité spécifique (Oliver et al., 2015).

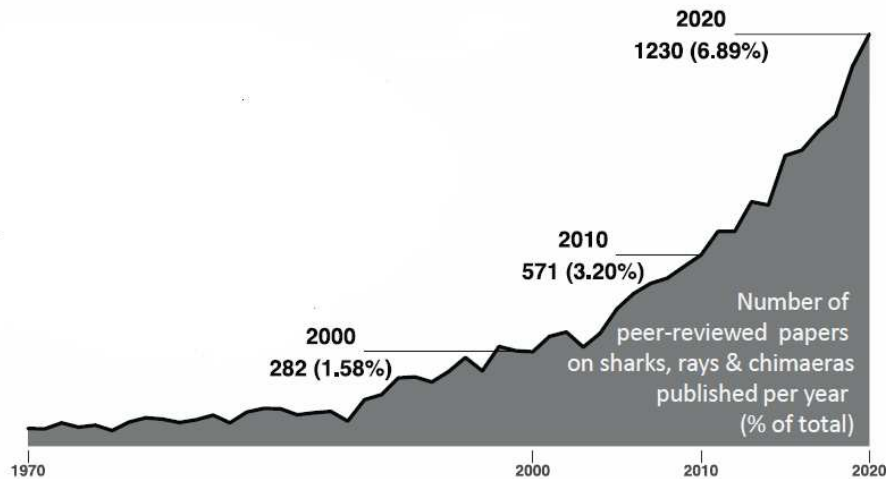


Figure 1.4 Croissance exponentielle du nombre d’articles scientifiques publiés dans des revues à comité de lecture sur les chondrichthyens entre 1970 et 2020. Adapté de Dulvy et al. (2021).

Cependant, 50% des requins capturés mondialement sont capturés en tant que captures accessoires dans les pêcheries palangrières pélagiques (Bonfil, 1994; Oliver et al., 2015 ; Figure 1.5 et Figure 1.6a). Parmi les espèces capturées le plus fréquemment en tant que captures accessoires de la palangre, on compte des espèces de requins pélagiques comme le requin peau bleu (*Prionace glauca*), le requin soyeux (*Carcharhinus falciformis*), le requin taupe (*Lamna nasus*) et le requin mako (*Isurus oxyrinchus*), (Baum & Myers, 2004; Bonfil, 1994; S. Campana et al., 2009; S. E. Campana et al., 2016; Dapp et al., 2016; Gallagher et al., 2014; Gilman et al., 2016; Guida et al., 2017), et des espèces de raies comme la raie pastenague violette (*Pteroplatytrygon violacea* ; (Dulvy et al., 2008; Gilman et al., 2016; Piovano et al., 2010).

Par ailleurs, les espèces benthiques, dont une majorité de raies, capturées au chalut de fond (Figure 1.6b ; Morgan & Carlson, 2010; Nowara et al., 2017) et à la palangre démersale (Figure 1.6c ; Enever et al., 2009; Mandelman et al., 2013) ont reçu moins d’intérêt. En effet, les raies ont souvent été négligées dans les plans de

gestion (Barnett et al., 2013; Bizzarro et al., 2014; Davidson et al., 2016) alors que les activités de pêche démersale ont été identifiées comme étant la cause principale du déclin de ces espèces et de la dégradation de leur habitat (Elliott et al., 2020).

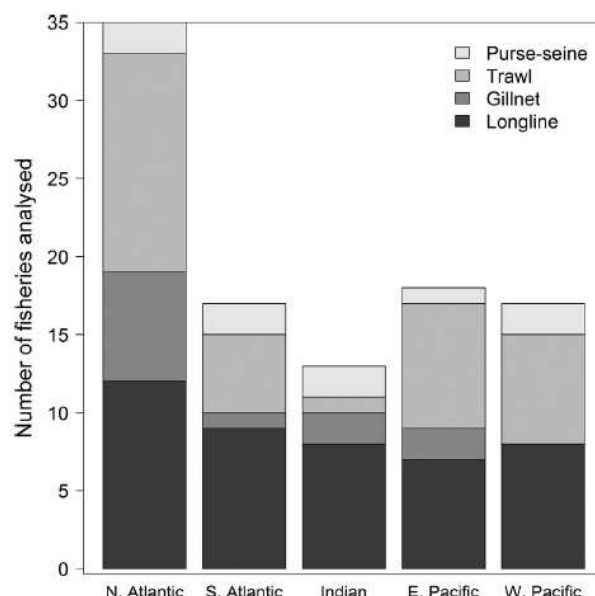


Figure 1.5 Nombre de pêcheries analysées dans une méta-analyse des captures accessoires de raies et de requins, synthétisés par bassin océanique et engin de pêche. Issu de Oliver et al. (2015).

4. Initiatives globales pour la conservation et la gestion

L'abondance des requins océaniques a diminué de 71% entre 1970 et 2018 (Pacoureau et al., 2021), il semble donc essentiel de comprendre la réponse des populations aux différents niveaux de capture et les risques de diminution de l'abondance dans un cadre de gestion et de conservation de la biodiversité marine (Barrowclift et al., 2023). Dans ce contexte, la FAO a établi un Plan d'action International pour la Conservation et la Gestion des Requins (PAI-REQUINS) en 1999 dans le but d'assurer la conservation et la gestion des requins et leur utilisation durable (dans ce document, le terme « requin » englobe l'ensemble des chondrichthyens ; Fischer et al., 2012). Par ailleurs, la participation des Etats à ce plan étant facultative, ce sont surtout les organisations régionales de gestion des pêches (ORGP) qui ont instauré des mesures pour tenter de réduire les captures accessoires de chondrichthyens, notamment *via* l'établissement de Plans d'Action (Lewison et al., 2011 ; Figure 1.7). En outre, d'autres outils, non issus de la

régulation de la pêche comme la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES), peuvent jouer un rôle dans la gestion nationale et régionale des chondrichthyens qui font l'objet de commerce international (Vincent et al., 2014).

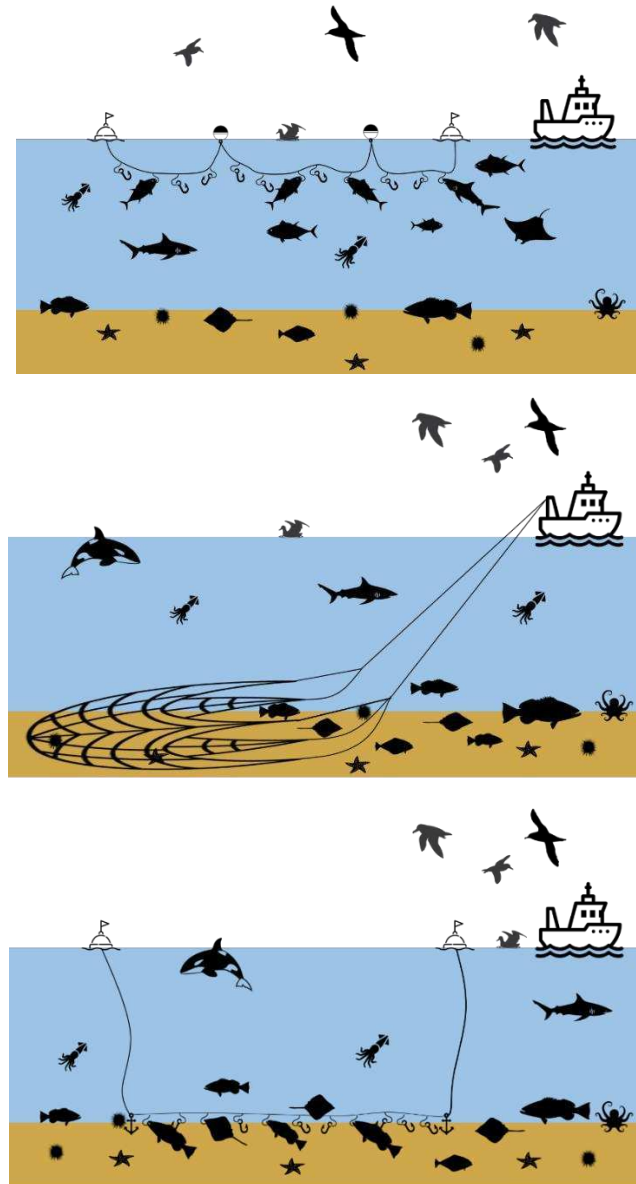


Figure 1.6 Représentation schématique des trois engins de pêche impliqués dans la majorité des captures accessoires de chondrichthyens : a) palangre pélagique, b) chalut de fond et c) palangre démersale.

Ainsi, les captures d'espèces listées dans les annexes de la CITES sont parfois interdites à la pêche (Fowler et al., 2021), les zones de pêche sont régulées

(Molina & Cooke, 2012) et les individus capturés vivants doivent être relâchés (Fischer et al., 2012; Gilman, 2011). Cependant, ces solutions opérationnelles mises en place pour réduire les captures se sont souvent avérées inefficaces à cause du manque général de données sur l'écologie des espèces (Booth et al., 2020; Davidson et al., 2016; Hammerschlag et al., 2011; Molina & Cooke, 2012; Pikitch et al., 2004) et du défi que représente l'établissement de stratégies d'atténuation des captures accessoires en maintenant des niveaux constants d'exploitation commerciale (O'Keefe et al., 2014). En effet, mettre en place des programmes d'atténuation des captures accessoires efficaces nécessite une compréhension aigüe de la vulnérabilité à la pêche auxquels font face les espèces mais aussi des impacts socio-économiques de ces programmes.

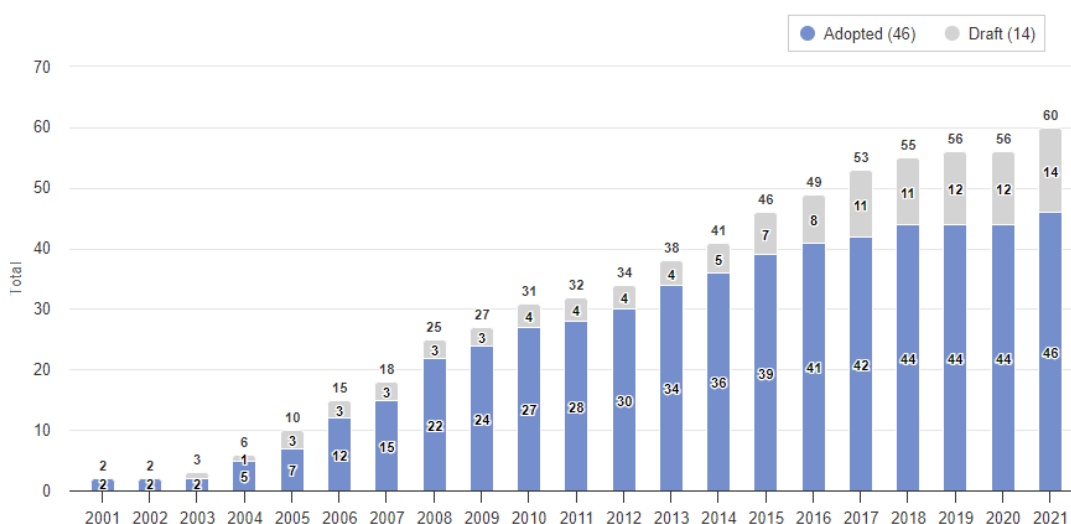


Figure 1.7 Nombre de plans d'actions nationaux et régionaux. Source : FAO.

5. Connaître pour protéger

5.1. Evaluation de la vulnérabilité : concept et définitions

La conservation efficace d'une population ou, à plus grande échelle, d'une espèce, passe généralement par des mesures de gestion ou de conservation ciblées. Pour comprendre les enjeux auxquels font face les populations, il faut d'abord comprendre les mécanismes associés : par quels moyens la pression de pêche affecte une population ?

Le terme de vulnérabilité est largement utilisé dans un grand nombre de disciplines comme en santé publique ou en économie (Walker et al., 2021). La

vulnérabilité des systèmes naturels est cependant un domaine d'étude relativement nouveau qui a principalement émergé du besoin de comprendre et d'anticiper les effets du changement climatique et des activités anthropiques sur les hommes et la biodiversité (Brooks, 2003). Dans la littérature, l'utilisation assez large du terme 'vulnérabilité' a créé de la confusion sur les termes et les concepts employés pour le définir. En effet, en fonction des disciplines et des applications, les processus qui entrent en jeu dans la vulnérabilité sont différents, de même que l'échelle étudiée (individu, population, globale, etc...).

En écologie (et dans cette thèse), la vulnérabilité à la pêche est définie comme la probabilité que la biomasse d'une population diminue au-delà des fluctuations naturelles attendues associées aux interactions directes et/ou indirectes avec la pêche (Griffiths et al., 2017). Elle dépend donc de la capacité d'une population à se rétablir après une déplétion (la productivité de la population ; Patrick et al., 2009) et de la probabilité qu'elle subisse des effets négatifs liés à la capture, c'est-à-dire la propension des espèces à être capturées (en anglais : *Susceptibility to capture*) et de subir de la mortalité par la pêche (de Juan et al., 2020; Griffiths et al., 2017).

Etudier la vulnérabilité consiste donc à étudier les capacités d'une population à se renouveler et à comprendre comment la pêche impacte sa dynamique.

5.2. *Le rôle des gestionnaires*

Les captures accessoires ont souvent lieu dans les ZEE nationales ou dans des eaux régies par des ORGP (Lewison et al., 2011). Les gestionnaires de la pêche ont donc une place centrale dans la gestion de ces enjeux écosystémiques en lien avec les recommandations des instances internationales (FAO par exemple). Les plans de gestion sont d'ailleurs l'un des outils principaux pour fixer les objectifs de la pêche, spécifier les règles et les régulations qui s'appliquent à l'exploitation⁴. Les plans de gestion permettent d'encadrer la conservation et l'utilisation durable des

⁴ <https://www.fao.org/3/W4230E/w4230e08.htm>

ressources marines. Dans ce cadre, les gestionnaires peuvent appliquer les mesures de gestion propres aux captures accessoires.

L'évaluation de la vulnérabilité à la pêche des captures accessoires est une étape importante pour prioriser les efforts et les moyens nécessaires à la gestion écosystémique des pêches (Barría et al., 2018; Dulvy et al., 2000; Gallagher et al., 2014). Elle est essentielle pour déterminer les stratégies de gestion les plus bénéfiques à mettre en place et nécessite une étroite collaboration entre les scientifiques, les gestionnaires et les industries (Gallagher et al., 2014). Par ailleurs, pour combler d'éventuels déficits de connaissances, la mise en place de programmes d'acquisition de données *via* des programmes d'observation des pêches ou des campagnes scientifiques est nécessaire et souvent coordonnées par les gestionnaires et/ou les administrations publiques.

III. Kerguelen et Crozet : des écosystèmes riches et productifs

1. Contexte océanographique

Les îles de Kerguelen et de Crozet se trouvent dans le secteur indien de l'océan Austral, quatrième océan mondial en termes de superficie qui trouve ses limites au nord par la convergence subantarctique et au sud par le continent Antarctique (Figure 1.8).

Les îles de Kerguelen (49°S - 69°E) forment le plus grand archipel émergé de l'océan Austral (d'une taille similaire à celle de la Corse de plus de 7000 km²). Elles partagent avec les îles australiennes Heard et MacDonald (HIMI) un grand plateau péri-insulaire (de la côte à 500 m de profondeur) isolé, le plateau de Kerguelen, abritant plusieurs espèces endémiques comme *Harpagifer kerguelensis* ou *Bathyrāja irrasa* (Figure 1.9).

L'archipel de Crozet (46°S – 51°E) qui se trouve à plus de 1200 km au nord-ouest de Kerguelen est composé de plusieurs groupes d'îles d'une superficie totale de 360 km² (Figure 1.9). Le plateau péri-insulaire autour de Crozet est très restreint et les îles les plus proches sont les îles sud-africaines de Marion et Prince-

Edward à 900 km à l'ouest. Plusieurs bancs sous-marins se trouvent autour de Crozet et notamment le banc Kara-Dag, faisant partie de l'ensemble de la ride Del Caño, au nord et les bancs plus isolés de la ride Conrad, Ob et Léna au sud. Un autre banc sous-marin se trouve au sud du Plateau de Kerguelen, le banc Elan.



Figure 1.8 La zone gris foncé représente l'océan Austral, au sud du Front Subantarctique. Adapté de Rogers (2007).

La circulation du courant circumpolaire antarctique (CCA), caractérisée par la mise en place de plusieurs fronts dirige la dynamique de l'océan Austral (Orsi et al., 1995; Sokolov & Rintoul, 2009). Kerguelen et Crozet se trouvent dans cette zone particulière et la position du Plateau de Kerguelen crée notamment une barrière topographique à la circulation du courant, engendrant d'importantes implications pour la productivité primaire et l'écosystème autour du plateau (Chapman et al., 2020). Au nord, le front subantarctique traverse le Plateau de Crozet par le passage Del Cano-Crozet et continue vers l'est en passant au nord du Plateau de Kerguelen. Le front polaire, passe au sud du Plateau de Crozet et traverse le Plateau de Kerguelen en passant entre les îles Kerguelen et Heard puis en s'infléchissant vers le nord sur le flanc est de Kerguelen avant de reprendre une route sud-est vers

47°30' S (Park & Vivier, 2011; Pauthenet et al., 2018). Le front sud du CCA passe au sud du Plateau de Kerguelen (65°S ; Figure 1.10).

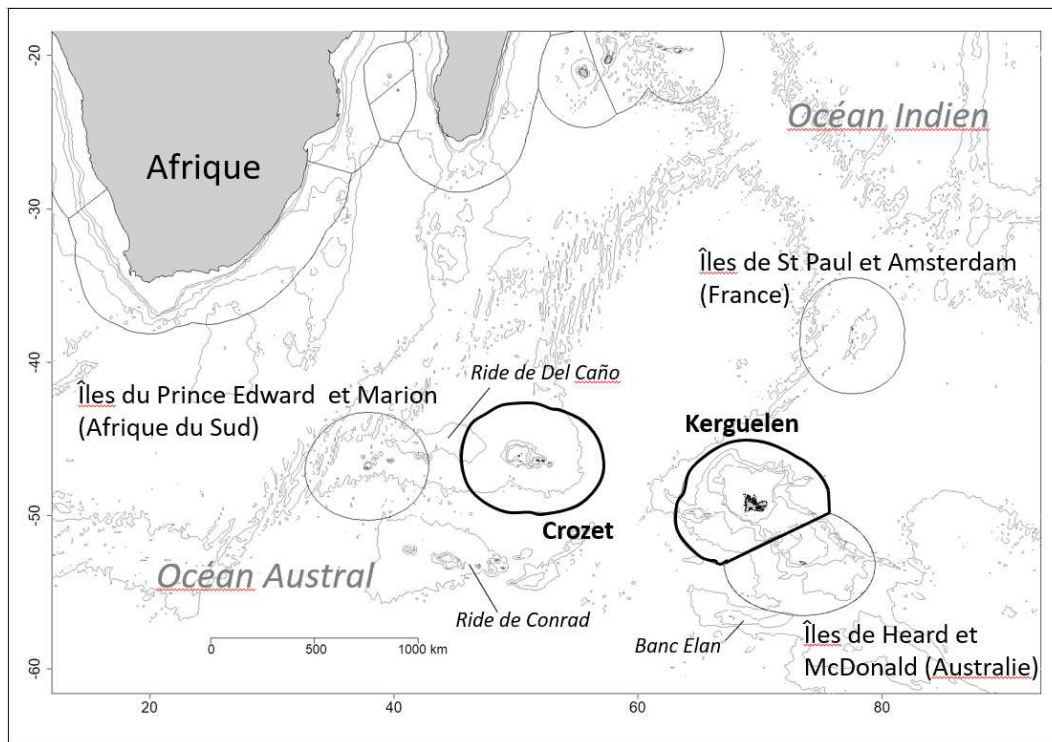


Figure 1.9 La partie indienne de l'océan Austral. Adapté de Beaman & O'Brien (2011).

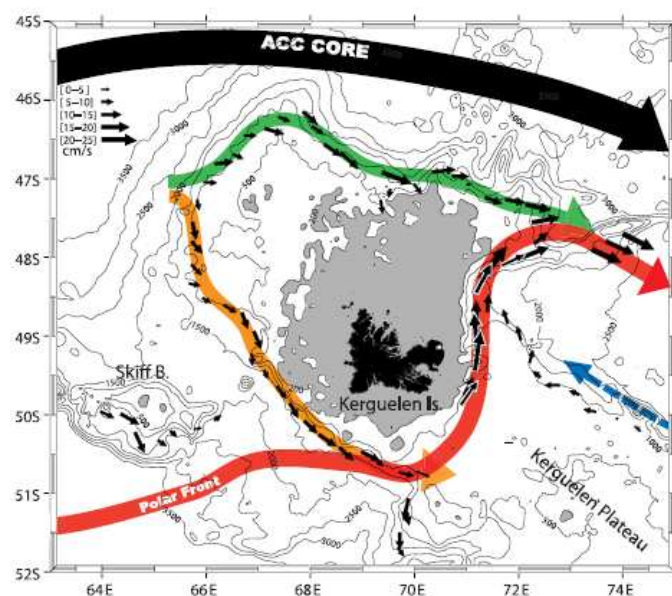


Figure 1.10 Courants autour des Iles de Kerguelen estimés par les données de dérive des palangres. La zone grisée représente les fonds < 200 m. La localisation du front polaire (rouge). Source : Park et al. (2008).

2. Écosystèmes

Longtemps resté inexplorée, la faune de l'océan Austral a connu un intérêt grandissant pour son étude à la suite des grandes expéditions d'exploration scientifique antarctiques du milieu du XIX^{ème} siècle, comme celle du *Challenger* (1873-1874). Les premières espèces de poisson dans cette zone ont été découvertes et décrites lors des grands travaux de systématique descriptive entrepris pendant ces expéditions (Gon & Heemstra, 1990).

Depuis, le Plateau de Kerguelen en particulier, a fait l'objet d'un grand nombre d'études, notamment sur la productivité primaire et les écosystèmes benthiques et pélagiques. En comparaison, les écosystèmes du plateau de Crozet ont reçu moins d'attention (Duhamel et al., 2005). Les résultats des campagnes d'échantillonnage ont d'ailleurs montré une différence dans la diversité spécifique et l'abondance du macro zooplancton entre Crozet et Kerguelen (Yang et al., 2022). Le Plateau de Kerguelen est une zone très productive qui connaît des efflorescences de phytoplancton (augmentation de la biomasse) importantes au printemps créant une grande variabilité spatio-temporelle dans l'apport de matière organique présent dans la colonne d'eau (Blain et al., 2008; Dragon et al., 2011; Mongin et al., 2009). Ces efflorescences saisonnières de phytoplancton structurent de manière significative le fonctionnement de l'écosystème en générant l'énergie nécessaire pour nourrir une grande biomasse et diversité d'espèces de prédateurs marins (Clavareau et al., 2020; Duhamel et al., 2019). Les poissons-lanternes myctophidés, constituent par ailleurs une part majeure de la biomasse mésopélagique et semblent être un maillon crucial des réseaux trophiques de l'écosystème de Kerguelen en créant notamment un lien à travers la colonne d'eau au cours de leurs migrations nycthémerales (Caccavo et al., 2021; Cherel et al., 2010). La biomasse totale est donc largement régulée par la saisonnalité de la production primaire qui affecte directement le zooplancton, principale ressource directe des méso prédateurs (le necton) comme les myctophidés ou les céphalopodes et indirecte des prédateurs comme les oiseaux et les mammifères marins (Schaafsma et al., 2018). Les pics de production primaire sont donc suivi par des pics d'abondance de méso prédateurs et plus tard de prédateurs de niveaux trophiques supérieurs (Hunt et al., 2021; Mayzaud et al., 2011; Subramaniam et al., 2020, 2022). Le nombre important

d'études menées sur la biodiversité et l'écosystème, notamment de Kerguelen ont été principalement menées grâce à des campagnes océanographiques (chalut mésopélagique, acoustiques) et à l'étude du régime alimentaire de prédateurs terrestres qui se nourrissent en mer (oiseaux et mammifères marins) (Cherel et al., 2004, 2010, 2017; Cherel & Weimerskirch, 1995; Duhamel et al., 2019; Ridoux, 1994). Ces études ont permis de comprendre le fonctionnement des écosystèmes côtiers et pélagiques (Améziane et al., 2011; Féral & Poulin, 2011) mais apportent peu de connaissances sur les écosystèmes profonds (espèces, diversité, abondance, fonctionnement), qui constitue, pourtant, une part importante de la zone d'étude. A Kerguelen et Crozet, une large part des connaissances de la faune présente au-delà de 500 m de profondeur provient des données de pêche commerciale et de campagnes halieutiques (Duhamel et al., 2019; Gasco, 2011).

3. L'exploitation des ressources marines

A Kerguelen et Crozet, l'exploitation des poissons a débuté dans les années 1970, après une période de forte exploitation des mammifères marins (XVIIIème – XXème siècles ; Duhamel & Williams, 2011; Jouventin et al., 1982). Une flotte de chalutiers soviétiques a opéré, surtout sur le Plateau de Kerguelen, et ciblait principalement trois espèces : le poisson des glaces, *Champsocephalus gunnari* ; le Colin de Kerguelen, *Notothenia rossii* ; et le Colin Austral, *Lepinotothen squamifrons*. Cette exploitation sans restriction a conduit à la mise en place des Zones Économiques Exclusives françaises de Kerguelen et Crozet en 1978, gérées par l'Administration des Terres australes et antarctiques françaises (TAAF) et des premiers contrôles et régulations de la pêche avec l'embarquement de contrôleurs des pêches (COPEC) dès 1979 (Duhamel et al., 2005). A Kerguelen, la pêche a perduré au chalut d'abord, puis à la palangre à partir 1991, principalement opérée par des navires de l'URSS puis ukrainiens (Duhamel & Williams, 2011). Dès 1993, après la découverte d'un stock abondant d'une autre espèce dans les eaux profondes de Kerguelen, la légine australe (*Dissostichus eleginoides* ; Figure 1.11) de nouveaux chalutiers, cette fois français, sont apparus sur les zones de pêche. A Crozet, le fond abrupt et accidenté n'étant pas favorable au chalut de fond, il n'y a eu que peu de pêche au chalut jusqu'en 1996 et le début de l'exploitation de la légine australe s'est faite essentiellement à la palangre de fond. A l'intérêt

grandissant des armements français pour la légine, s'est ajoutée une importante période de pêche illégale (dite INN soit Illicite, Non déclarée et Non réglementée) entre 1997 et 2004 à Kerguelen comme à Crozet (Duhamel et al., 2005).



Figure 1.11 Légine australe, *Dissostichus eleginoides*. Source : Nicolas Gasco

La pêcherie à la palangre ciblant la légine australe à Kerguelen et Crozet est, depuis 2004, constituée de sept palangriers (huit, depuis 2023). Cette pêcherie est particulièrement sélective puisque la légine représente plus de 70% des captures en poids. Les captures accessoires sont surtout composées de poissons, le grenadier (*Macrourus carinatus*), l'antimora (*Antimora rostrata*) et plusieurs espèces de raies et requins (Duhamel et al., 2005).

Les raies sont des captures accessoires régulières depuis le début de l'exploitation palangrière à la légine australe en 1991 à Kerguelen et 1996 à Crozet mais l'acquisition de données sur les captures n'a débuté qu'en 2006 (Kock et al., 2007; Nowara et al., 2017). Par ailleurs, les données relatives à la pêche INN (chalut et palangre) qui a principalement eu lieu à Crozet en 1996 et à Kerguelen entre 1996 et 2004 ont montré un impact de la pêche sur la légine mais peu de données sont disponibles sur les captures de raies (CCAMLR Secretariat, 2014; Duhamel & Williams, 2011; Nowara et al., 2017). L'exploitation historique au chalut qui a eu lieu à Kerguelen entre 1971 et 2001 a dû également engendrer des captures de raies, dont les reports statistiques ne sont pas disponibles.

Toutes ces informations suggèrent que les populations de raies de Kerguelen comme de Crozet sont des captures accessoires régulières depuis plus de 50 ans (Kerguelen), la pêche opérant tantôt sur les parties hautes du Plateau de Kerguelen (pêche historique au chalut), tantôt sur les pentes (pêche palangrière) avec une exposition différente (Figure 1.12). A Crozet, l'exploitation est plus récente (25 ans) et s'est concentrée sur les pentes.

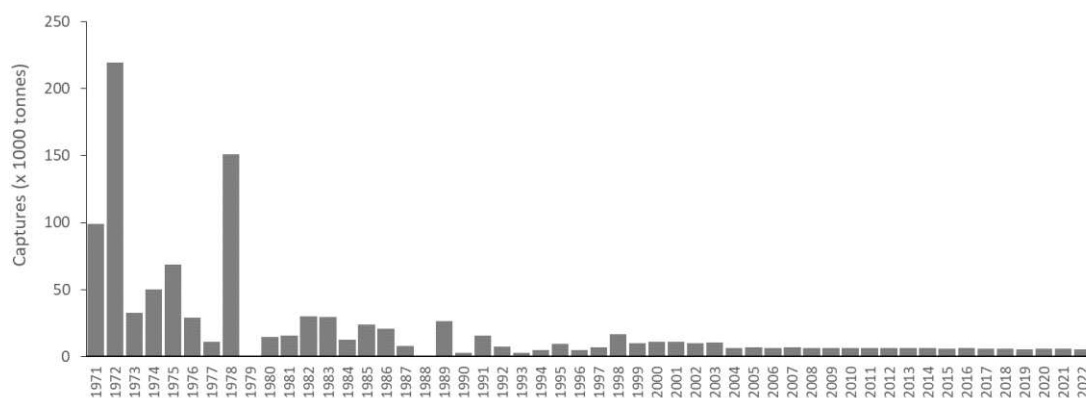


Figure 1.12 Historique de l’exploitation des poissons de fond (chalut de fond et palangre démersale) sur le plateau de Kerguelen depuis 1971. Source : Duhamel & Williams (2011).

4. *Suivi scientifique et collecte de données dans les pêcheries de Kerguelen et Crozet*

Plusieurs campagnes d’évaluation des ressources ont été mises en place comme SKALP (au chalut) en 1987/88 à Kerguelen ou Anyo-Maru 22 (palangre) en 1996 et 1997 à Kerguelen et Crozet, permettant d’acquérir progressivement des connaissances sur les espèces ciblées, jusqu’ici inconnues (Duhamel, 1993; Duhamel et al., 2005). Cependant, peu d’information sur les captures accessoires (oiseaux marins, poissons, invertébrés marins) ont été collectées. A partir de 2006, la mise en place des campagnes scientifiques POKER (« Poissons de Kerguelen ») sur le plateau de Kerguelen, visant à évaluer la biomasse de toute l’ichtyofaune et l’amélioration du suivi scientifique en routine à bord des navires ont permis d’augmenter la quantité de données récoltées sur les raies (Duhamel et al., 2019).

Le Programme d’Observation Écosystémique des Pêcheries Australes (POEPA) a été créé dès la mise en place de la pêcherie palangrière de légine avec pour principal objectif d’étudier les ressources biologiques. Il s’appuie sur l’acquisition d’observations et de données par les contrôleurs des pêches (COPEC), embarqués sur 100% des navires opérant à Kerguelen et Crozet, dans le but de gérer les stocks exploités par la pêcherie. Le deuxième objectif de ce programme d’observation écosystémique est d’étudier le milieu et les interactions entre les ressources exploitées et leur environnement pour comprendre et étudier les impacts de la pêche sur l’écosystème. C’est en majorité dans ce cadre que des données sur les raies ont été collectées, et ce, avec précision depuis 2006. Parmi les données

récoltées par les COPEC, nous disposons du nombre de raies capturées sur 25% de chacune des lignes mises à l'eau et leur devenir (relâchées ou conservées à bord) et des données biométriques incluant des mesures de poids, de longueur totale (LT) et d'envergure sur un sous-échantillonnage des captures. Par ailleurs, les raies sont généralement sexées et la maturité est parfois reportée.

Depuis 2020, les TAAF ont mis en place des Plans de Campagnes Expérimentales (PCE) visant à atténuer l'impact des activités de pêche sur l'environnement. Cela a permis d'intensifier la collecte de données biométriques et biologiques sur les raies et de faire des prélèvements d'échantillons et des expérimentations à bord pour répondre aux objectifs de cette thèse. Six protocoles ont été conçus, réalisés et coordonnés entre 2020 et 2023. Toutes les données collectées par le programme POEPA et les protocoles scientifiques PCE du MNHN sont validés et archivés dans la base de données halieutiques 'PêcheKer' hébergée et gérée par le MNHN (Martin et al., 2021).

IV. Les captures accessoires de raies dans la pêche palangrière à la légine australe

1. Les trois espèces principalement capturées

Les Rajiformes constituent 45% des espèces de raies dans le monde dont les deux principales familles sont les Rajidae (hardnose skates, en anglais) et les Arynchobatidae (softnose skates, en anglais). Ces espèces sont benthiques et présentes en particulier sur les zones de pente jusqu'à des profondeurs pouvant atteindre 4000 m (White et al., 2022).

Parmi ces espèces, six sont présentes dans le secteur indien de l'océan Austral (White et al., 2022). Parmi elles, trois espèces appartenant au genre *Bathyraja* (Arynchobatidae) ont été décrites à Kerguelen : la raie d'Eaton, *B. eatonii* (Günther, 1876), la raie de Murray, *B. murrayi* (Günther, 1880) et la raie rugueuse, *B. irrassa* (Hureau & Ozouf-Costaz, 1980). A Crozet, seule la raie épineuse (Rajidae), *Amblyraja taaf* (Meissner, 1987) a été décrite mais au moins deux espèces du genre *Bathyraja*, différentes de celles présentes à Kerguelen, restent non-identifiées (Iglésias et al., 2013). *B. irrassa* et *B. murrayi* sont endémiques du Plateau de

Kerguelen (White et al., 2022) et de récents travaux de systématiques ont montré que les spécimens identifiés comme *B. eatonii* aux îles Shetland du Sud et en mer de Ross étaient génétiquement différents de l'holotype de *B. eatonii* provenant du Plateau de Kerguelen suggérant ainsi que cette dernière soit aussi endémique du Plateau de Kerguelen (Goodall-Copestake et al., 2018; Stehmann, 2021; White et al., 2022). La raie épineuse, *A. taaf*, est principalement présente autour des îles de Crozet et plus largement autour des bancs Ob, Lena, Elan et Kara-Dag sur la ride Del Cano (CCAMLR Secretariat, 2014; Péron et al., 2019; Stehmann & Bürkel, 1990).

2. Quantification des captures

Les espèces de raies capturées à Kerguelen et Crozet ont peu d'intérêt commercial par rapport à la légine australe et sont peu souvent valorisées (1% des captures de raies valorisées en 2022). A Kerguelen, les captures accessoires, toutes espèces confondues, représentent 12% des captures totales (ciblées et non ciblées) en poids. *Bathyraja eatonii* et *Bathyraja irrasa* (Figure 1.13a et Figure 1.13b) sont les captures accessoires les plus abondantes après les grenadiers (Figure 1.14a). Facilement identifiables, *B. eatonii* et *B. irrasa* sont déclarées à l'espèce par les capitaines lorsqu'elles sont mises à bord (mises en cale ou rejetées mortes) mais pas toujours lorsqu'elles sont remises à l'eau vivantes. En revanche, elles sont toujours identifiées à l'espèce par les COPEC et représentent, en 2021, 2 et 5% des captures, respectivement (des Clers & Deleau, 2022). Cela représente 26 tonnes mises à bord (valorisées ou rejetées mortes) et 60 386 individus relâchés à la mer pour cette même année (CCAMLR Secretariat, 2023b).

D'après les estimations des campagnes POKER, la biomasse de raies du plateau de Kerguelen était de 17 953 tonnes en 2017 entre 100 et 1000 m de profondeur (dont 12 298 tonnes de *B. eatonii* et 4 931 tonnes de *B. irrasa*) et constitue une part majeure de la biomasse benthique à Kerguelen (Duhamel et al., 2019). Récemment, *Bathyraja eatonii* a été classée comme une espèce de « Préoccupation mineure » sur la liste rouge de l'UICN et *B. irrasa* classée comme une espèce « Vulnérable » (Dulvy et al., 2020).

A Crozet, *Amblyraja taaf* (Figure 1.13c), représentait en moyenne 9% des captures totales en poids en 2021 devant les grenadiers (7% ; Figure 1.14b). Cela représente 5 tonnes de raies mises à bord et 21 942 raies relâchées à la mer (CCAMLR Secretariat, 2023a). *Amblyraja taaf* n'est pas classée sur la liste rouge de l'UICN par manque de données (Pollom et al., 2020).

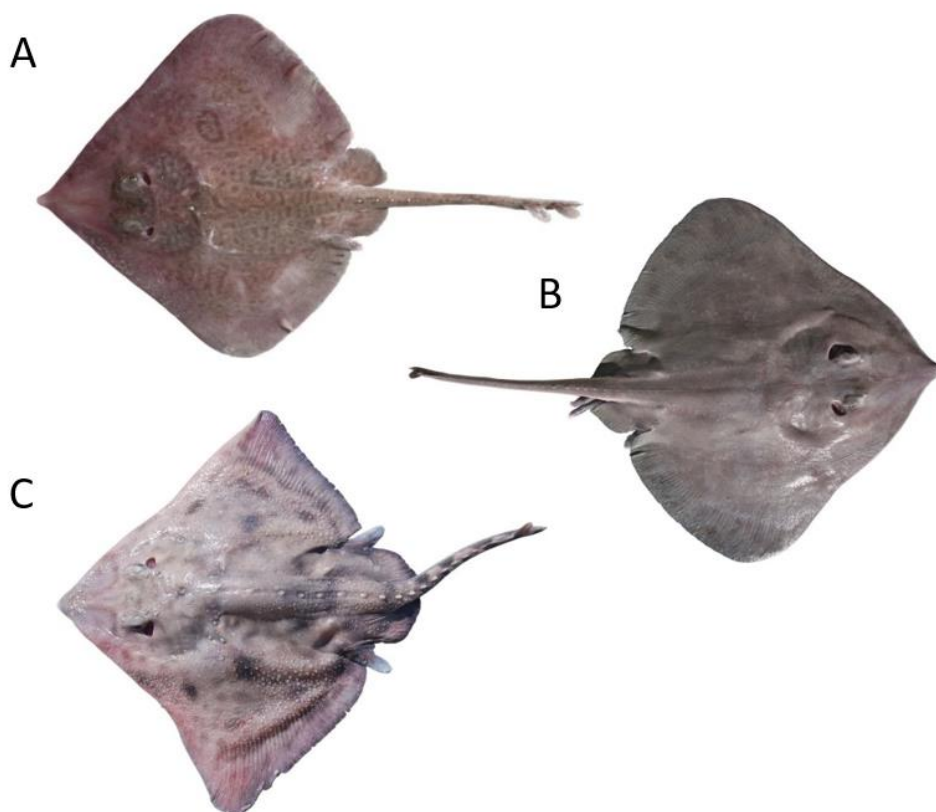


Figure 1.13 a) La raie d'Eaton (*Bathyraja eatonii*), b) la raie rugueuse (*Bathyraja irrasa*) et c) la raie épineuse (*Amblyraja taaf*). Source : Nicolas Gasco

Les pêcheries françaises à la légine australe ont été labélisées pêcheries durables (*Marine Stewardship Council* ; MSC) en 2013 à Kerguelen et 2017 à Crozet. Les critères de certification MSC portent sur trois principes dont le « Principe 2 – Minimiser les impacts environnementaux ». Le processus de certification est conçu de façon à encourager la progression des pêcheries vers plus de durabilité et de valorisation. Il comprend plusieurs indicateurs de performance et l'obtention d'une note minimale de 60 sur 100 pour chaque indicateur est nécessaire pour obtenir la certification. Si la note est comprise entre 60 et 79, l'obtention de la certification se fait sous condition de mettre en place des moyens pour améliorer les performances de la pêche relative à l'indicateur concerné.

Le MSC considère deux types d'espèces, les espèces primaires, qui représentent les espèces ciblées et les espèces secondaires qui regroupent les espèces non-ciblées. Parmi les espèces secondaires, il y a deux catégories, les espèces secondaires mineures et les espèces secondaires majeures, qui représentent plus de 5% des captures totales en poids, ou 2% des captures totales en poids si les espèces sont considérées moins résilientes.

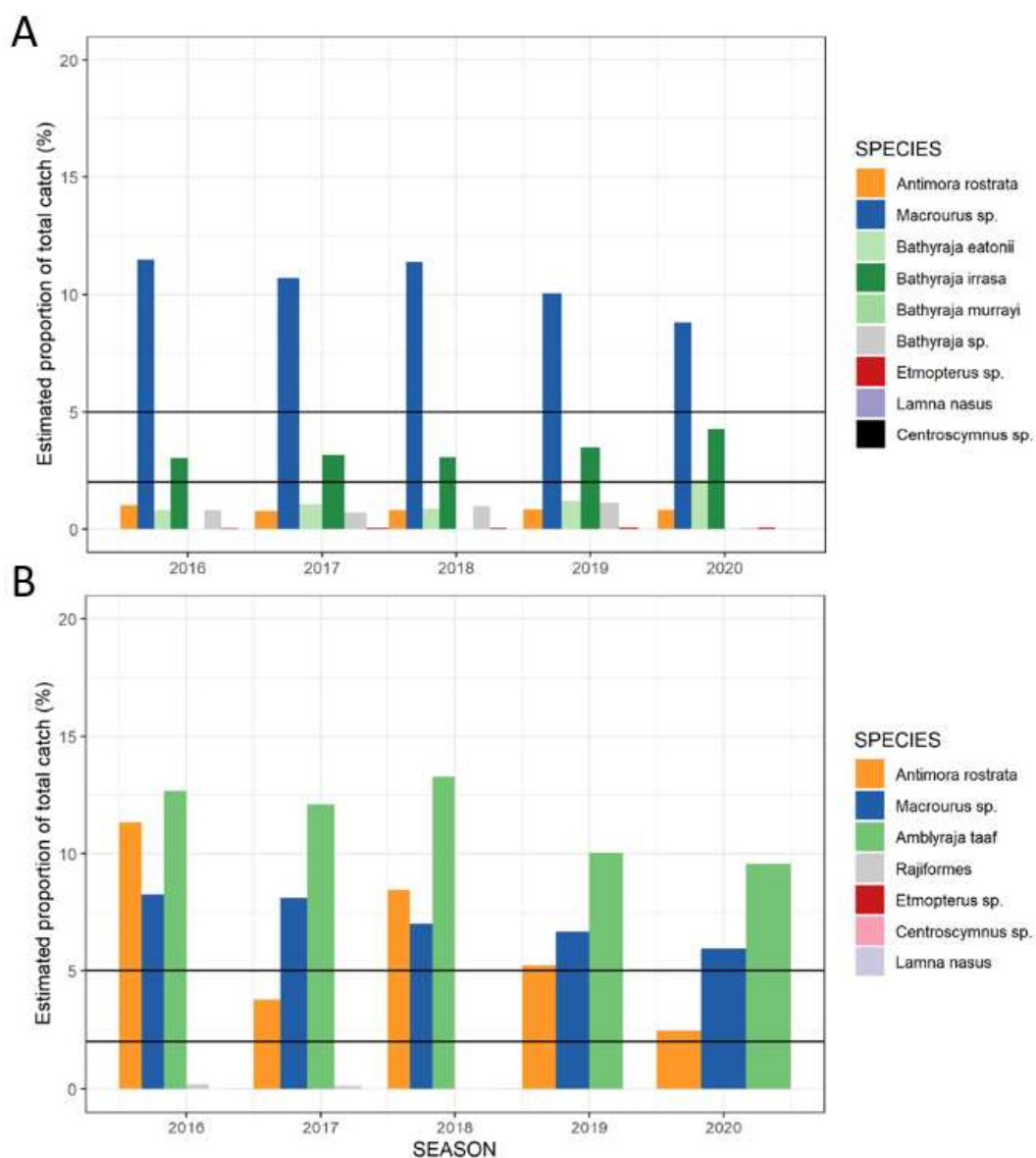


Figure 1.14 Proportion des captures accessoires estimées dans les captures totales à a) Kerguelen et b) Crozet entre 2016 et 2020. Source : Rapport MSC : Péron (2021)

En 2018, les auditeurs du MSC ont relevé que les captures de raies dépassaient le seuil des 2%, si l'on considère toutes les raies capturées, y compris celles relâchées

en mer en bon état (9% des captures en 2021 pour *A. taaf* à Crozet par exemple ; Figure 1.14). La pêcherie a donc obtenu la note de 75 sur l'indicateur de performance « Stratégie de gestion des espèces secondaires » impliquant la mise en place d'une condition sur cet indicateur incitant à la mise en place de moyens et d'études pour déterminer la survie post-capture des raies relâchées en mer et réduire les captures (des Clers & Deleau, 2022).

3. Les mesures de gestion spécifiques aux raies en vigueur

Les territoires de Kerguelen et Crozet ne dépendent pas de l'Union Européenne et par conséquent, les mesures de gestion européennes en vigueur, ne s'appliquent pas aux pêcheries qui y opèrent. La France, et en particulier l'Administration des TAAF, est seule gestionnaire souveraine en ce qui concerne la pêche et sa gestion dans les ZEE de Kerguelen et Crozet. Par ailleurs, la France est membre de la Convention pour la conservation de la faune et la flore marines de l'Antarctique (CCAMLR) depuis sa création, en 1982. Cette convention a pour but la conservation de la vie marine en Antarctique qui comprend l'utilisation rationnelle des ressources exploitées et la minimisation des risques de modifications de l'écosystème marin notamment (Article II). La ZEE de Kerguelen fait partie de la division statistique 58.5.1 et celle de Crozet de la sous-zone 58.6. La plupart des mesures de conservation établies par la CCAMLR sont appliquées dans les ZEE françaises, mais pas nécessairement (alinéa « Déclaration du président »). Par ailleurs, en 2006 a été créée puis étendue la réserve naturelle nationale (RNN) des Terres australes françaises englobant les ZEE françaises et plusieurs dispositions ont été prises pour y encadrer la pêche au titre du Code de l'Environnement. Le modèle de gestion des TAAF constitue le socle d'une approche de gestion écosystémique des pêches. Il permet de répondre aux engagements nationaux pris dans le cadre de la RNN mais aussi aux engagements internationaux qui découlent notamment des mesures de conservation de la CCAMLR et des obligations liées à la certification de pêche durable MSC.

3.1. La RNN des Terres australes françaises (2006)

Le décret n°2006-1211 modifié du 3 octobre 2006, définit des objectifs de gestion spécifiques aux pêcheries et renforce le principe selon lequel la pêche devrait être

conduite dans le souci de préserver les habitats et les écosystèmes dans lesquels cette activité se déploie. Parmi les mesures se trouvent plusieurs interdictions, dont :

« La mise en œuvre « délibérée » de techniques et pratiques présentant le plus d'impacts sur l'environnement, en particulier concernant [...] les raies et requins. »

« La pêche ciblée aux requins et aux raies »

Par ailleurs, la RNN des Terres australes françaises dispose d'un plan de gestion (2018-2027) qui vise notamment à « mettre en œuvre les plans de gestion des pêcheries ».

3.2. Les mesures de gestion et le plan de gestion de la pêche de légine (2019-2025)

A Kerguelen et Crozet, plusieurs mesures de gestion spécifiques aux raies figurent dans les prescriptions techniques de la pêche. Il s'agit notamment de règles de déplacement pour éviter les zones de fortes abondances des raies et la remise à l'eau des raies en bonne condition (appelé *cut-off*) :

« Dans le cas où le contrôleur de pêche comptabilise au cours de son échantillonnage [...] plus de 50 raies pour 1 000 hameçons, le capitaine est tenu à l'issue du virage de sa ligne de ne pas filer à moins de 2 milles marins d'une ligne droite tirée entre le point de début de virage et le point de fin de virage, et ce pour une durée de 10 jours. »

(Annexe II 1/b de l'arrêté n°2022-128 prescrivant les règles encadrant l'exercice de la pêche à la légine australe dans les ZEE de Kerguelen et Crozet).

« Toute capture de raie doit donner lieu à la procédure suivante, en prenant toutes les mesures nécessaires pour assurer la sécurité du personnel :

- Arrêt de la ligne avant le passage de l'individu dans tout rouleau ;*
- Coupure de l'avançon ;*
- Extraction précautionneuse de l'hameçon*
- Diagnostic de l'état de l'individu (voir critères en appendice 2 de l'annexe II) :*

- Si son état est satisfaisant (cf. états 1 et 2 décrits à l'appendice 2) : remise à l'eau immédiate ;
- Si son état n'est pas satisfaisant (cf. états 3 et 4) : mise en production ou mise en cuve à déchets après pesée »

(Annexe II 4/ de l'arrêté n°2022-128 prescrivant les règles encadrant l'exercice de la pêche à la légine australe dans les ZEE de Kerguelen et Crozet).

En 2019, un nouveau plan de gestion de la pêcherie de légine australe de Crozet et Kerguelen a été établi (TAAF, 2019). Il vise notamment à : « Garantir un **niveau d'impact minimal** sur les espèces non ciblées (dont les raies), en disposant de mesures réglementaires et incitatives pour réduire le nombre de captures et en s'appuyant sur l'amélioration des connaissances pour adopter des engins et pratiques de pêche plus sélectifs ».

La répartition des totaux admissibles de captures (TAC) de légine en quotas est effectuée chaque année et contient un sous-quota variable, équivalent à 40% des TAC. Il est attribué pour chaque armement et navire en prenant en compte les antériorités et le respect de la réglementation (10%) et les initiatives tendant à la protection de la ressource de l'environnement (30%). Ce dernier critère prend notamment en compte le sous-critère « captures de raies » (55%) dont l'objectif est l'incitation à réduire les captures accessoires de raies (Figure 1.15).

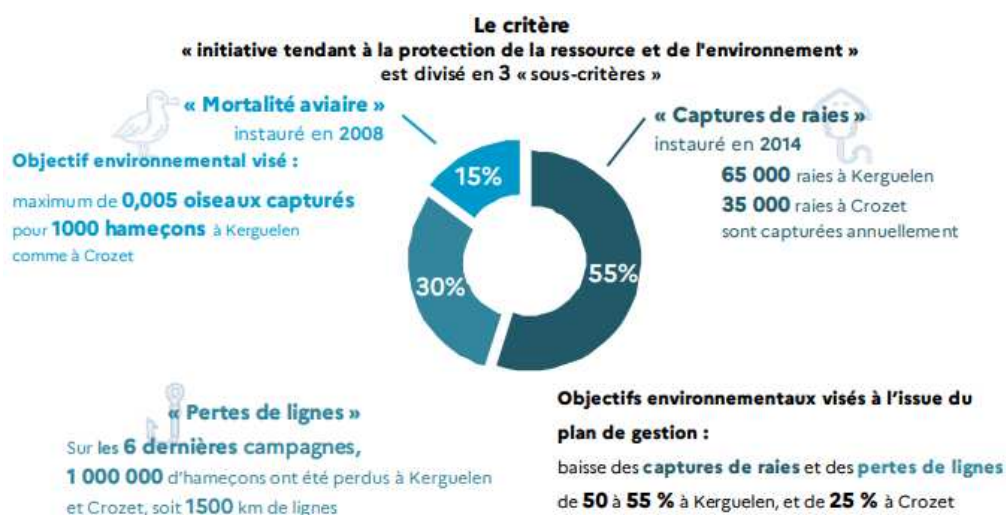


Figure 1.15 Le critère « initiative tendant à la protection de la ressource et de l'environnement » comptant pour 40% des quotas attribués. Source : Bilan d'activité RNN TAAF 2019-2020

Ce sous-quota est déterminé chaque année par le taux de capture de raies sur la dernière campagne de pêche de chaque navire et dépend de l'atteinte des objectifs fixés par le plan de gestion :

A Kerguelen, l'objectif est de **50% de baisse du taux de capture moyen annuel à l'échelle de la flotte en six ans** :

- Objectif de référence pour la première année : taux de capture des trois meilleurs navires sur la saison précédente (campagne 2018-2019) : 11,37 raies/tonne brute de légine pêchée (soit 2,9 raies pour 1000 hameçons sur la base des rendements de la campagne considérée);
- Objectifs pour les années suivantes : réduction de 20% du taux de capture tous les deux ans.

A Crozet, l'objectif est de **25% de baisse du taux de capture moyen annuel à l'échelle de la flotte en six ans** :

- Objectif de référence pour la première année : taux moyen de la flotte sur la saison précédente (campagne 2018-2019) : 33,99 raies/tonne brute de légine pêchée (soit 5,1 raies pour 1000 hameçons sur la base des rendements de la campagne considérée)
- Objectifs pour les années suivantes : réduction de 5% du taux de capture tous les ans (voir précisions ci-après). »

Depuis 2020, 100 tonnes du TAC sont réservées au critère « Participation à des campagnes expérimentales (PCE) visant à atténuer l'impact des activités de pêche sur l'environnement ». La part relative à la participation aux PCE est attribuée chaque année aux couples armement-navire sous forme de quotas compensatoires pour la mise en œuvre des protocoles.

En parallèle du plan de gestion, et en accord avec le plan de gestion de la RNN, des mesures complémentaires visant à réduire les captures accessoires font l'objet d'un plan d'action « raies » rédigé par les armements du SARPC, les TAAF et le MNHN pour répondre à la condition « raies » de l'audit « MSC ».

Pour accompagner les armements dans ces objectifs de limitation des captures, le MNHN et les TAAF ont collaboré et mis à jour le Guide de Bonnes

Pratiques environnementales, qui a été distribué aux armements en 2020 (MNHN & TAAF, 2020). Ce guide identifie les zones de forte densité des espèces accessoires et précise des sous-secteurs de pêche à éviter pour inciter les capitaines des navires de pêche à limiter les captures.

V. Objectifs de la thèse

Les raies capturées à Kerguelen et Crozet représentent donc un enjeu écologique et économique fort pour les pêcheries.

Cette évaluation, indispensable pour assurer le maintien d'une pêche durable avec des impacts écosystémiques limités, est également essentielle à la priorisation et au développement de mesures d'atténuation des pressions adaptées.

Pour pouvoir mettre en place une méthode semi-quantitative d'évaluation des risques, l'acquisition de données et de connaissances sur les espèces et leur interaction avec la pêche était donc nécessaire. Ce travail de thèse a donc consisté à acquérir les connaissances biologiques et écologiques des raies d'une part et comprendre les interactions entre les raies et la pêche d'autre part afin d'évaluer leur vulnérabilité et proposer des solutions opérationnelles pour réduire les pressions.

Une synthèse des résultats acquis sur les traits d'histoire de vie des raies et leur écologie et sur leur propension à capture est présentée dans les chapitres 2 et 3. Ces deux premiers chapitres constituent une base de connaissances inédites et essentielles à la caractérisation de la vulnérabilité présentée et discutée dans le chapitre 4. Enfin le chapitre 5 s'attachera à discuter des solutions potentielles pour réduire la pression sur les populations de raies en présentant quelques solutions mises en place dans le cadre de cette thèse.

Dans cette thèse, la priorité a été donnée à la synthèse des résultats qui peuvent servir au processus d'évaluation de la vulnérabilité et aux implications en termes de gestion. Ainsi, certaines méthodes ne sont que brièvement présentées pour faciliter la lecture du manuscrit (Fiche méthode, encart bleu). En revanche, le détail

de toutes les méthodes est disponible dans les articles ou rapports présentés en annexes, citées et référencées dans chacun des chapitres.

CHAPITRE 2

La productivité : une caractéristique intrinsèque



Source : Charles Cayeux

I. Introduction

La résilience d'une population renseigne sur sa capacité à retrouver son niveau d'abondance initial après une diminution importante et est généralement définie par sa **productivité** ou son taux de renouvellement d'une population ou le taux d'accroissement (r) de sa biomasse (Hutchings et al., 2012). Concrètement, le taux d'accroissement d'une population dépend des paramètres démographiques de l'espèce et de trois mécanismes en particulier, la croissance somatique, la mortalité et la reproduction, souvent difficilement quantifiables en milieu marin (Hoenig & Gruber, 1990; Rigby et al., 2014).

1. Paramètres qui permettent de déterminer la productivité

1.1. Paramètres démographiques

La croissance

Le taux de croissance des individus est positivement corrélé avec leur productivité (Cortés, 2000). Cependant, il peut être variable et chez les élasmobranches il décroît au cours du temps notamment à partir de l'acquisition de la maturité sexuelle quand l'allocation d'énergie est principalement dirigée vers la reproduction (Frisk et al., 2001; Hoenig & Gruber, 1990). Le coefficient de croissance (g/k en fonction des fonctions utilisées) permet d'estimer le degré de la courbure de la courbe de croissance et ainsi de déterminer le niveau auquel la croissance diminue au cours du temps (Hoenig & Gruber, 1990).

L'établissement d'une courbe de croissance dépend essentiellement de la capacité à connaître l'âge des individus. Chez les poissons, des pièces osseuses, comme les otolithes (pièces calcifiées de l'oreille interne) qui grandissent avec le poisson et renferment des stries de croissance sont couramment utilisées pour estimer l'âge indépendamment de la taille et ainsi estimer la croissance (Campana, 2001; Frisk et al., 2001). Cependant, chez les raies, et les élasmobranches en général, la détermination de l'âge est rendue complexe par l'absence d'otolithes mais la présence de minuscules statolithes non exploitables en sclérochronologie (Meunier, 1992). A défaut d'otolithes chez les élasmobranches on utilise les vertèbres comme support pour la sclérochronologie. Les vertèbres des élasmobranches sont susceptibles de présenter une alternance de bandes opaques et

translucides le long de leur plan de croissance (Cailliet et al., 2006; Matta et al., 2017). Elles sont utilisées de manière conventionnelle pour la détermination de l'âge chez les chondrichthyens. Les estimations d'âge obtenues sont, néanmoins, rarement validées (Arrington et al., 2021; Barnett et al., 2013), c'est-à-dire que la périodicité annuelle des marques n'est pas confirmée par des méthodes de mesures des incrémentations marginales, de marquage chimique ou de datation par la mesure du carbone 14 (Cailliet et al., 2006; Cailliet & Goldman, 2004; Campana et al., 2002; Mohan et al., 2018). Pour beaucoup d'espèces, surtout en eaux profondes, les méthodes conventionnelles de lecture d'âge ne sont de plus, pas applicables à cause du faible contraste des marques de croissance sur les vertèbres (Cailliet, 2015; Cailliet & Goldman, 2004; Rigby et al., 2014). D'autres pièces calcifiées sont parfois étudiées comme les épines caudales, mais peu d'études ont pu aller jusqu'à la validation des résultats (Cailliet, 2015).

Dans l'océan Austral, le taux de croissance individuel a été estimé entre 10 et 15 mm/an pour *B. eatonii* à HIMI pour les plus jeunes individus (Francis & Gallagher, 2009; van Wijk & Williams, 2005) et entre 14 et 26 mm/an pour *A. georgiana* en mer de Ross (Francis & Gallagher, 2009; Francis & Maolagáin, 2005).

La mortalité

Le taux de mortalité naturelle des populations reflète directement leur productivité puisque celles qui ont un taux de mortalité élevé requièrent un niveau de productivité élevé pour maintenir une biomasse constante (Frisk et al., 2001). La longévité ($A_{\max}$ ou A_{∞}), négativement corrélée au taux de mortalité, peut être un bon indicateur de la productivité (Francis et al., 2001) mais dépend essentiellement de la capacité à déterminer l'âge des individus. La taille maximale ($L_{\max}$) des individus, considérée fortement corrélée avec la mortalité naturelle, est souvent utilisée comme proxy de la mortalité naturelle (Cailliet et al., 2005; Hoenig & Gruber, 1990).

Les Rajiformes peuvent atteindre des tailles supérieures à 150 cm avec une longévité estimée entre 9 et 24 ans (Arkhipkin et al., 2008; Cailliet & Goldman, 2004). En mer de Ross, *A. georgiana* atteindrait un âge de 14 ans pour une taille

maximale de 70 cm d'après les lectures d'âge réalisées sur les vertèbres (Francis & Maolagáin, 2005). Une étude plus récente réalisée sur les épines de cette même espèce suggère une longévité de 37 ans (Francis & Gallagher, 2009), bien supérieure aux estimations de longévité de Cailliet & Goldman (2004). Cependant, aucune des estimations n'a été validée jusqu'à présent. A HIMI, la taille maximale rencontrée pour *B. eatonii* et *B. irrasa* est d'environ 120 cm LT pour des âges maximum estimés à 9 et 19 ans respectivement (Wong et al., 2022). Les tailles maximales échantillonnées à Kerguelen sont de 114 cm LT pour *B. eatonii* et 130 cm LT pour *B. irrasa* alors que *A. taaf* sont de 113 cm à Crozet (Duhamel et al., 2005).

La reproduction

Les caractéristiques reproductives sont essentielles lorsque l'on cherche à connaître la productivité d'une espèce. La fécondité comprend notamment l'âge à la première maturité sexuelle, le nombre de descendants obtenus par cycle de reproduction et la fréquence des cycles.

L'âge à la première maturité sexuelle ou âge à maturité (A_{50}) correspond à l'âge à partir duquel 50% des individus sont capables de se reproduire et apparaît comme l'un des paramètres les plus importants pour la productivité (Cailliet et al., 2005). Les modèles de dynamique de populations indiquent que les espèces de poissons qui mûrissent à un plus jeune âge ont une meilleure résilience face à l'exploitation que ceux qui mûrissent plus tardivement (Francis & Duffy, 2005). En absence de données sur l'âge et la croissance des individus, la taille à maturité (L_{50}) est généralement utilisée.

Les différentes stratégies de reproduction peuvent apporter des informations sur le nombre de descendants annuels (Stehmann, 2002). Alors que les élaémobranches présentent différents modes de reproduction (ovipares, vivipares ou ovovivipares), les Rajiformes sont généralement ovipares (Musick & Ellis, 2005). Cette stratégie reproductrice correspond à une fécondité plus de dix fois supérieure à celle des chondrichthyens vivipares ou ovovivipares comme les Myliobatiformes (ordre comprenant les raies pastenagues ou raies mantas ; Barrowclift et al., 2023; Goodwin et al., 2002). Le système reproducteur des femelles étant composé d'une paire d'appareils reproducteurs, les oothèques sont formées par paires successives tout au long du cycle de reproduction. Le nombre total de descendants apparaît donc

fortement lié à l'abondance de femelles reproductrices dans la population et donc au sex-ratio (Ellis et al., 2008; Hoenig & Gruber, 1990). Par ailleurs, il existe naturellement un compromis dans l'allocation d'énergie, de sorte que la taille des descendants et celle des femelles reproductrices sont inversement corrélées avec la fécondité (Cortés, 2000; Goodwin et al., 2002). Une espèce moins féconde aurait, par conséquent, des descendants de plus grande taille. Cela suggère que la taille à l'éclosion et la taille totale pourraient être des proxys de la fécondité (Denéchère et al., 2022; Ebert, 2005).

Plusieurs fécondations successives sont possibles pendant quelques semaines à quelques mois après l'accouplement (Walker, 2020). La durée du cycle peut donc varier entre les espèces ainsi que sa fréquence, influençant fortement le nombre total de jeunes produits par an (Kyne & Simpfendorfer, 2010; T. I. Walker, 2020).

Chez les élasmobranches, la maturité est généralement atteinte à des tailles comprises entre 75 et 90 % de la taille maximale observée (Ebert, 2005). En général, l'âge à maturité est estimé entre 4 et 13 ans chez les Rajiformes (Cailliet & Goldman, 2004) et peut atteindre 15 ans chez certaines espèces en eaux froides (Stehmann, 2002). Les raies ovipares produisent entre 40 et 140 oothèques (œufs) par an (Stehmann, 2002) et les espèces de profondeurs ne présentent généralement pas de cycle de reproduction synchrone au sein de la population dû au manque de variations saisonnières dans leur environnement (García et al., 2008; Kyne & Simpfendorfer, 2010). Cette caractéristique suggère l'absence d'agrégation temporelle des femelles pour l'oviposition en eaux profondes (Wearmouth & Sims, 2008).

Dans l'océan Austral, l'âge à maturité d'*A. georgiana* en mer de Ross a été estimé à 6-7 ans pour les mâles et 8-11 ans pour les femelles (Francis & Maolagáin, 2005). Aux îles Malouines, les tailles à l'éclosion de *Bathyraja brachyurops* et *B. griseocauda* ont été déterminées à 15 et 21 cm pour les femelles, respectivement (Arkhipkin et al., 2008). Les tailles à éclosion ont été estimées à 17,8 cm pour *B. eatonii* et entre 17,8 et 21,4 cm pour *B. irrasa* à Kerguelen et à environ 17 cm pour *A. taaf* à Crozet (Duhamel et al., 2005). A HIMI, la maturité a récemment été estimée à 5-6 ans pour 102 cm TL pour *B. eatonii* et 6-7 ans pour 112 cm TL pour *B. irrasa* (Wong et al., 2022). La taille à éclosion de *B. irrasa* y est estimée entre 17,8 et 23,0 cm (White et al., 2022).

1.2. L'écologie alimentaire

La croissance et les capacités reproductives d'un organisme sont directement liées à son apport en énergie (Hoenig & Gruber, 1990). Le niveau trophique estimé à partir de l'écologie alimentaire (composition et diversité des proies), en renseignant sur cet apport énergétique ainsi que sur les interactions avec d'autres organismes, peut ainsi être considéré comme un indicateur de la productivité des espèces. Par ailleurs, le niveau trophique est aussi négativement corrélé avec la mortalité puisque les espèces de niveau trophique élevé (prédateurs) ont souvent elles-mêmes peu de prédateurs et donc une mortalité naturelle relativement faible (Abesamis et al., 2014).

Le niveau trophique est généralement estimé à partir de la composition du régime alimentaire et sa valeur augmente quand le réseau trophique se complexifie (Hobson & Welch, 1992). Par ailleurs, la position trophique relative d'un prédateur dans un réseau trophique peut être estimée à partir de la signature isotopique en azote ($\delta^{15}\text{N}$) mesurée dans ses tissus. En effet, les tissus d'un prédateur sont enrichis en $\delta^{15}\text{N}$ par rapport à sa proie (Cherel & Hobson, 2007; Hussey et al., 2012).

Les raies consomment généralement une large diversité de proies allant des crustacés amphipodes aux poissons et sont souvent considérées comme des prédateurs supérieurs présentant un niveau trophique élevé mais peu d'étude ont estimé le niveau trophique des espèces (Braccini & Perez, 2005; Cortés, 1999; Ebert & Bizzarro, 2007). Le niveau trophique de *B. brachyurops* présente sur le Plateau des Malouines a été estimé entre 4.12 et 4.14 en fonction de la classe de taille considérée (Belleggia et al., 2008).

II. Synthèse des résultats acquis sur les paramètres de productivité

Bathyraja eatonii

L'échantillonnage de 9 869 *B. eatonii* entre 2006 et 2022 (dont 3 357 femelles et 5 514 mâles) révèle que la longueur totale (LT) dans les captures varie entre 18,3 et 124 cm sans qu'aucun dimorphisme sexuel lié à la taille ne soit mis en évidence.

Les tailles minimales et maximales observées varient donc de 18,3 à **124 cm LT** pour les mâles et de 18,5 à **123 cm LT** pour les femelles (Figure 2. 1a).

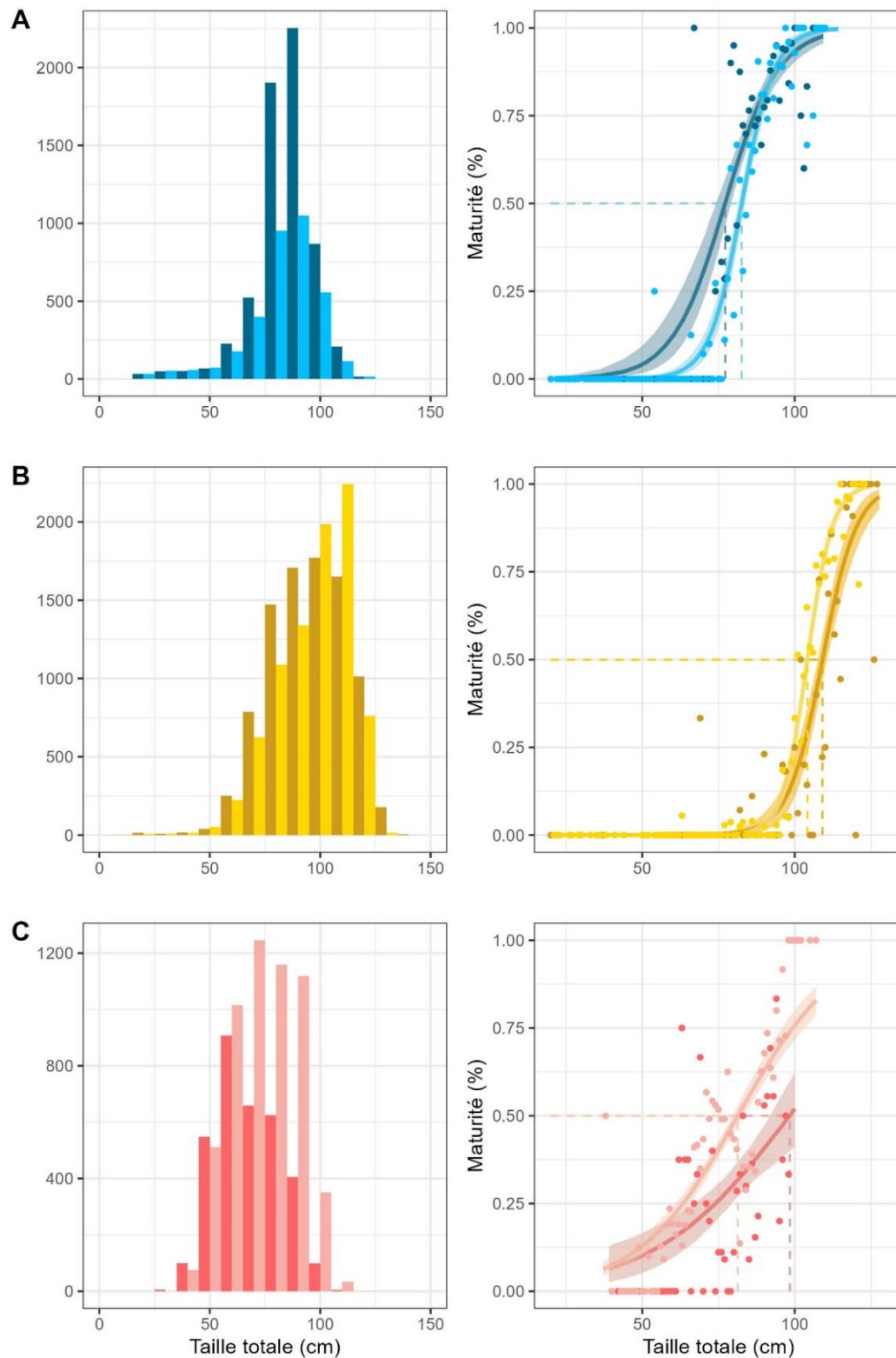


Figure 2. 1 Effectifs par classes de taille (gauche) et taille à maturité estimés en cm (droite) pour a) *B. eatonii*, b) *B. irrasa* et c) *A. taaf*. Les couleurs foncées représentent les femelles et les couleurs claires, les mâles. Les points représentent le pourcentage d'individus matures à chaque classe de taille de 1 cm.

Le sex-ratio a été estimé à partir de 16 030 individus (**Annexe 1**) et indique une proportion de femelles dans la population de **0.66** (Figure 2.2a).

L'échantillonnage d'individus de tailles comprises entre 54,1 cm et 108,3 cm LT a permis de réaliser une clé taille-âge à partir de 95 vertèbres (voir détail de la méthode en **Annexe 2** et **Fiche Méthode A**). Les individus les plus jeunes avaient 2,5 ans pour une taille moyenne de 67,5 cm [54,1 – 79,0] alors que les plus âgés avaient 6 ans pour une taille moyenne de 94,9 cm [89,8 – 100,0] (voir Table A2 dans l'**Annexe 2**).

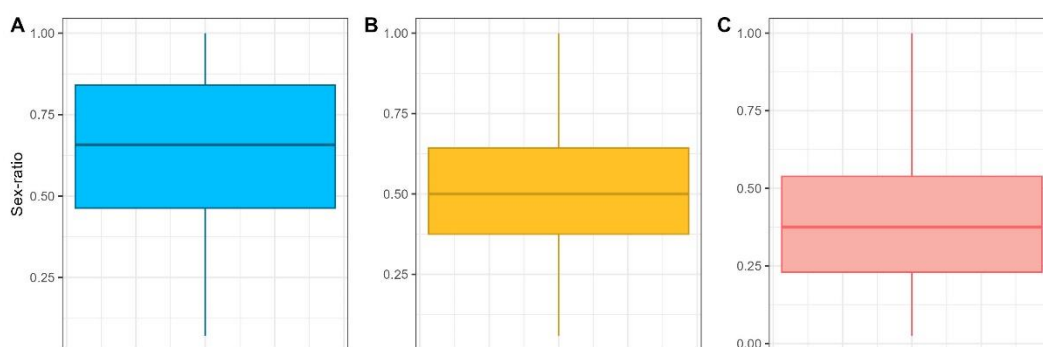


Figure 2.2 Sex-ratio (proportion de femelles) estimé à partir de toutes les données de biométrie collectées par les COPEC entre 2006 et 2022 pour A) *Bathyraja eatonii*, B) *B. irrasa* et C) *A. taaf*.

Les mesures de la vertèbre embryonnaire ont permis de déterminer une taille à éclosion moyenne $L_0 = 17,9 \text{ cm LT} \pm 0,22 \text{ (SD)}$ en utilisant la 10^{ème} vertèbre (**Annexe 2**). Une courbe de croissance logistique a été estimée à partir de ce jeu de données (Figure 2.3a et **Annexe 2**) et indique $L_\infty = 102,6 \text{ cm} \pm 2,60 \text{ cm}$, $g = 0,93 \pm 0,04$. Bien que la validation des lectures d'âge ne soit pas établie, cette première estimation indiquait une longévité **d'au moins 6 ans** pour *B. eatonii*.

L'analyse des stades de maturité (**Annexe 3**) a montré que la taille à maturité (L_{50}) était proche pour les femelles et les mâles, **77,2 cm** [74,2 – 79,1 ; 95% CI] (n=695) et **82,6 cm** [81,5 – 83,7 ; 95% CI] (n=800), respectivement (Figure 2. 1a). Ce qui équivaut, suivant la courbe de croissance à un âge à maturité (A_{50}) de **3 ans** pour les deux sexes.

L'analyse des contenus stomacaux de *B. eatonii* (Faure et al., 2023, **Annexe 4**) a montré que son régime alimentaire présentait une grande diversité spécifique

de proies (poissons, crustacés, céphalopodes, annélides). Cependant, il était principalement composé de crustacés (53% en nombre, Tableau 2-1) et en particulier d'isopodes (32%) dont l'espèce la plus fréquente était *Ceratoserolis trilobitoides*. Les poissons étaient en seconde position (35%) et en particulier les myctophidés et les paralépididés (**Annexe 4**).

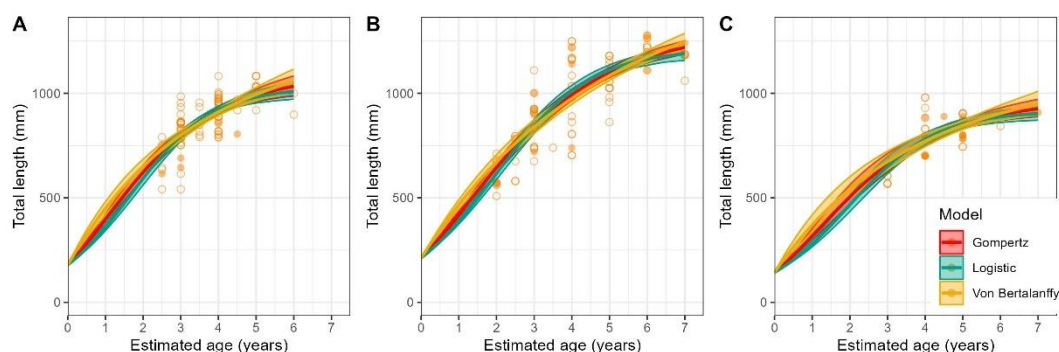


Figure 2.3 Courbes de croissance réalisées à partir des clés taille-âge pour a) *Bathyrhaja eatonii*, b) *B. irrasa* et c) *A. taaf*. Les fonctions de von Bertalanffy, logistiques et Gompertz ont été testées. Les cercles pleins représentent les données de références présentes dans l'annexe.

L'analyse des signatures isotopiques (Faure et al. 2023, Annexe 4) a montré que *B. eatonii* présentait une signature moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ de $-19,1 \pm 0,6\text{‰}$ et de $11,1 \pm 0,8\text{‰}$ en $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 2.4). L'estimation du niveau trophique indique une valeur de **4,03** pour tous les individus confondus à Kerguelen (**Fiche méthode B**).

Tableau 2-1 Niveau trophique de chaque catégorie de proies j (NT_j) et proportion en nombre dans le régime alimentaire de *B. eatonii* (P_j) d'après Faure et al. (2023).

	NT_j	n	P_j
Poissons	3,24	77	0,35
Céphalopodes	3,2	20	0,09
Crustacés	-	-	-
Amphipodes/Isopodes	3,18	69	0,32
Euphausiacés	2,25	0	0,00
Décapodes	2,52	33	0,15
Autres crustacés	2,4	14	0,06
Polychètes	2,6	5	0,02
Total		218	1

Bathyraja irrasa

L'échantillonnage de 17 424 *B. irrasa* (dont 8 919 femelles et 8 366 mâles) entre 2006 et 2022 a révélé que les captures varient entre 10,0 et **139 cm LT** spécifiquement pour les femelles et entre 13,2 et **132 cm LT** pour les mâles (Figure 2. 1b). Le sex-ratio estimé à partir de 24 391 individus (**Annexe 1**) indique une proportion similaire de femelles et de mâles dans les captures (sex-ratio = **0,50** ; Figure 2.2b).

La collecte de vertèbres provenant d'individus de tailles comprises entre 50,8 cm et 127,7 cm LT a permis de réaliser une clé taille-âge à partir de 101 vertèbres (voir méthode en **Annexe 2** et **Fiche Méthode A**). Les individus les plus jeunes sont estimés à 2 ans pour une taille moyenne de 60,8 cm [50,8 – 71,0] alors que les plus âgés avaient 7 ans pour une taille moyenne de 117,5 cm [106,0 – 124,1] (voir Table A3 dans l'**Annexe 2**). Les mesures de la vertèbre embryonnaire ont permis de déterminer une taille à éclosion moyenne $L_0 = 21,5 \text{ cm LT} \pm 0,38 \text{ (SD)}$ en utilisant la 10^{ème} vertèbre (**Annexe 2**). Une courbe de croissance logistique a été estimée à partir de ce jeu de données (Figure 2.3b et **Annexe 2**) et indique $L_\infty = 121,13 \text{ cm} \pm 2,75 \text{ cm}$, $g = 0,79 \pm 0,03$. Bien que la validation des lectures d'âge ne soit pas établie, cette première estimation indiquait une longévité **d'au moins 7 ans** pour *B. irrasa*.

Tableau 2-2 Niveau trophique de chaque catégorie de proies j (NT_j) et proportion en nombre dans le régime alimentaire de *B. irrasa* (P_j) d'après Faure et al. (2023)

	NT_j	n	P_j
Poissons	3,24	44	0,06
Céphalopodes	3,2	20	0,03
Crustacés	-	-	-
Amphipodes/Isopodes	3,18	455	0,57
Euphausiacés	2,25	0	0,00
Décapodes	2,52	72	0,09
Autres crustacés	2,4	21	0,03
Polychètes	2,6	184	0,23
Total		796	1

L'analyse des stades de maturité (**Annexe 3**) a montré que la taille à maturité (L_{50}) était supérieure pour les femelles 109,1 cm [107,5 – 110,6 ; 95% CI] (n=585) que pour les mâles 104,2 cm [103,6 – 104,8 ; 95% CI] (n=2082). Ce qui équivaut, suivant la courbe de croissance à un âge à maturité (A_{50}) de **5 ans** pour les mâles et les femelles.

Le régime alimentaire de *B. irrasa* était composé d'une grande diversité de proies (crustacés, annélides, céphalopodes, annélides) mais les crustacés étaient majoritaires (69% en nombre, Tableau 2-2) par rapport aux annélides (23%) et aux poissons (6% ; Faure et al., 2023, **Annexe 4**). L'analyse des signatures isotopiques a montré que *B. irrasa* présentait une signature moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ de $-19,2 \pm 0,8\%$ et de $12,3 \pm 0,8\%$ en $\delta^{15}\text{N}$ (**Annexe 4**, Figure 2.4). Son niveau trophique a été estimé à **3,97** (Fiche Méthode B).

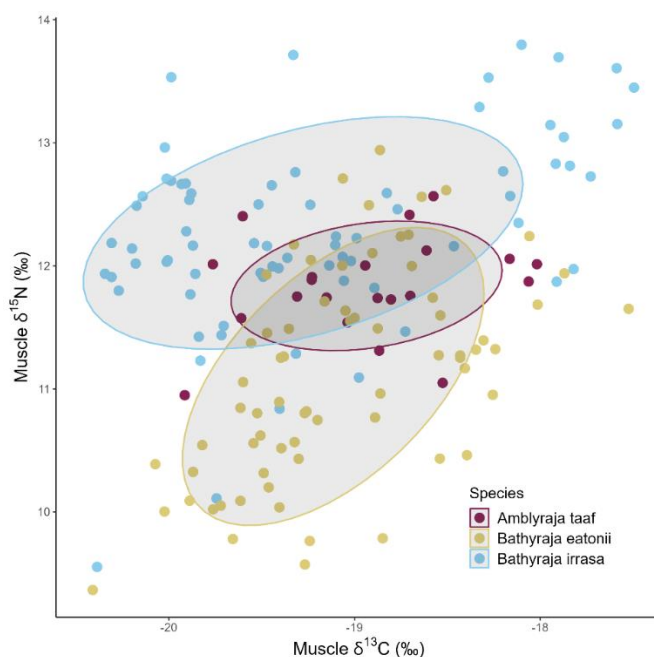


Figure 2.4 Signatures isotopiques en carbone stable et azote stable des raies. *Bathyraja eatonii* est en jaune, *B. irrasa* en bleu et *A. taaf* en violet.

Amblyraja taaf

L'échantillonnage de 9 027 *A. taaf* (dont 3 357 femelles et 5 514 mâles) entre 2006 et 2022 a révélé que la longueur totale (LT) dans les captures varie entre 30 et 121,5 cm et que les mâles présentaient des tailles minimales et maximales supérieures. Les tailles observées varient donc entre 38 et **121,5 cm LT** pour les

mâles et entre 30 et **115 cm LT** pour les femelles (Figure 2. 1c). Le sex-ratio a été estimé à partir de 13 465 individus (**Annexe 5**) et indique une proportion inférieure de femelles dans la population (sex-ratio = **0,375** ; Figure 2.2c).

L'échantillonnage d'individus de tailles comprises entre 56,7 cm et 98,0 cm LT a permis de réaliser une clé taille-âge à partir de 102 vertèbres (voir méthode en Annexe 2). Les individus les plus jeunes avaient 3 ans pour une taille moyenne de 60,9 cm [56,7 – 67,5] alors que le plus âgé avait 7 ans pour une taille de 90,8 cm. Peu d'individus de 6 ans et plus ont été âgés (n=3) (voir Table A1 dans l'**Annexe 2**). Les mesures de la vertèbre embryonnaire ont permis de déterminer une taille à éclosion moyenne $L_0 = 14,3 \text{ cm LT} \pm 0,19$ en utilisant la 10^{ème} vertèbre (**Annexe 2**). Une courbe de croissance logistique a été estimée à partir de ce jeu de données (Figure 2.3c et **Annexe 2**) et indique $L_\infty = 91,26 \text{ cm} \pm 33,5$, $g = 0,86 \pm 0,06$. Bien que la validation des lectures d'âge ne soit pas établie, cette première estimation indiquait une longévité **d'au moins 7 ans** pour *A. taaf* à Crozet.

L'analyse des stades de maturité (**Annexe 3**) a montré que la taille à maturité (L_{50}) était supérieure pour les femelles **98.4 cm** [91.9 – 113.8 ; 95% CI] (n=373) que pour mâles **81.3 cm** [79.6– 83.3 ; 95% CI] (n=1687). Ce qui équivaut, suivant la courbe de croissance à un âge à maturité (A_{50}) de **3 ans** pour les mâles et **4 ans** pour les femelles.

L'analyse des contenus stomacaux de *A. taaf* réalisé sur 35 individus a révélé une diversité spécifique de proies moins importante qu'à Kerguelen composée de poissons, crustacés et céphalopodes (Annexe 6). Cependant, il était principalement composé de crustacés (53% en nombre, Tableau 2-3) et en particulier d'amphipodes (15%) dont *Themisto gaudichaudii* et d'euphausiacés (9%), notamment *Euphausia triacantha*.

Tableau 2-3 Niveau trophique de chaque catégorie de proies j (NT_j) et proportion en nombre dans le régime alimentaire de *A. taaf* (P_j) d'après Silhol (2023).

	NT_j	n	P_j
Poissons	3,24	31	0,26
Céphalopodes	3,2	14	0,12
Crustacés	-	-	-
Amphipodes/Isopodes	3,18	16	0,13
Euphausiacés	2,25	11	0,09
Décapodes	2,52	12	0,10
Autres crustacés	2,4	25	0,21
Polychètes	2,6	10	0,08
Total		119	1

Par ailleurs, les poissons (26%) et les céphalopodes (12%) étaient de seconde importance avec en particulier des poissons lanternes myctophidés et des calmars. L'analyse des signatures isotopiques a montré que *A. taaf* présentait une signature moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ de $-18,93 \pm 0,531\text{‰}$ et de $11,80 \pm 0,406\text{‰}$ en $\delta^{15}\text{N}$ (**Annexe 6**, Figure 2.4). L'estimation du niveau trophique indique une valeur de **3,83** pour les individus matures à Crozet (**Fiche Méthode B**).

III. Comparaisons intra et interspécifiques

1. Croissance, longévité et maturité : une productivité plus élevée qu'attendue

Les espèces de chondrichthyens de grandes profondeurs sont généralement caractérisés par une productivité plus faible (taux de croissance faible, maturité tardive et longévité élevée) en comparaison avec les espèces néritiques, de plateau ou les espèces pélagiques (García et al., 2008; Kyne & Simpfendorfer, 2010). A Kerguelen et Crozet, les raies ne semblent pourtant pas suivre cette tendance.

Parmi les trois types de modèles de croissance testés (Gompertz, logistique, von Bertalanffy), le modèle logistique fournissait le meilleur ajustement aux données (plus faible AIC, **Annexe 2**), pour les trois espèces. La taille à éclosion (L_0) a été fixée dans ces modèles en utilisant les estimations issues de micro mesures (Annexe 2) cohérentes avec celles fournies dans la littérature à partir de mesures de jeunes

individus (Duhamel et al 2005) et confortant la pertinence de leur utilisation pour l'estimation de la courbe de croissance. Les limites de l'utilisation des modèles de croissance sont discutées dans l'**Annexe 2**. Le coefficient de croissance g estimé par le modèle indique une croissance relativement rapide pour les trois espèces (entre 0.79 pour *B. irrasa* et 0.93 pour *B. eatonii*). Dans la zone voisine de HIMI, les valeurs de g estimées par Wong et al. (2022) sont différentes, inférieure pour *B. irrasa* (0.45) et supérieure pour *B. eatonii* (1.95) pour laquelle le manque de données d'âge implique de grandes incertitudes sur l'estimation de la croissance. La croissance somatique des individus étant principalement déterminée par la quantité d'énergie ingérée (Hoenig & Gruber, 1990), ces résultats suggèrent que les espèces présentes au nord du plateau de Kerguelen profitent d'une plus grande quantité d'énergie disponible dans leur environnement que celles présentes au sud, similaire à celle disponible à Crozet. La productivité de la partie nord du plateau de Kerguelen est bien documentée (Blain et al., 2008; Dragon et al., 2011; Mongin et al., 2009). Cette croissance rapide impliquerait *a priori* une longévité faible et une acquisition précoce de la maturité.

Parmi les trois espèces, l'âge maximum de 7 ans a été atteint par *A. taaf* à Crozet et *B. irrasa* à Kerguelen. Cette estimation est bien inférieure à celle faite à HIMI (19 ans ; Wong et al., 2022). Par ailleurs, des études menées dans l'hémisphère nord sur des espèces similaires ont toutes obtenues des estimations de la longévité supérieures (16 ans pour *Amblyraja radiata* (Sulikowski et al., 2005) et 15 ans pour *Raja rhina* (Arkhipkin et al., 2008) en Atlantique Nord par exemple). Etant donné que les échantillons utilisés pour fournir notre clé taille-âge ne recouvraient pas la totalité des gammes de tailles observées dans la pêcherie et reconnaissant la probable sous-estimation de l'estimation de l'âge des plus vieux individus, nous considérerons dans ce travail que l'âge maximal des trois espèces de raies est supérieur à 10 ans. Cependant, les tailles maximales, souvent considérées comme des proxys de la longévité sont supérieures à Kerguelen qu'à HIMI pour les deux espèces de *Bathyrāja* malgré l'utilisation d'engins de pêche similaires. Par ailleurs, aucun dimorphisme sexuel des tailles observées n'a été mis en évidence (White et al., 2022). Pourtant, chez les Rajiformes, les femelles ont généralement une taille bien supérieure à celle des mâles (Walker, 2020). Par exemple, dans les eaux subantarctiques des Malouines, au sud de l'océan Atlantique, les femelles *B.*

brachyurops ont une taille maximale de 125 cm LT alors que les mâles n'atteignent que 90 cm LT (Arkhipkin et al., 2008). Cette tendance pourrait notamment être liée à un manque de pression de sélection sur les femelles les poussant à atteindre une plus grande taille (Porcu et al., 2020). En effet, les femelles de plus grandes tailles sont supposées avoir une fécondité supérieure (nombre de descendant ; Ebert, 2005; Mabragaña et al., 2015).

Une autre hypothèse serait liée à la sélection d'individus à croissance rapide atteignant leur maturité sexuelle de manière plus précoce. Les tailles à maturité des trois espèces ont été estimées séparément pour les mâles et les femelles. Atteignant leur maturité entre 63% et 67% de leur taille maximum observée pour les femelles et les mâles respectivement, *B. eatonii* acquiert sa maturité à des tailles plus faibles (environ 70 cm LT) en comparaison aux deux autres espèces et notamment *B. irrassa*, qui atteint sa maturité à des tailles entre 78% et 79% pour les femelles et les mâles, respectivement (environ 100 cm LT) correspondant aux valeurs généralement observées (Ebert, 2005). Alors que les femelles mûrissent généralement à des tailles supérieures qu'à celles des mâles (Ainsley et al., 2011), les résultats obtenus pour *B. eatonii* montrent l'inverse (discuté dans l'**Annexe 3**). Pour les deux espèces de *Bathyraja*, les estimations de L_{50} sont inférieures à celles obtenues dans la zone voisine de HIMI et en particulier pour *B. eatonii* avec $L_{50} = 99.7$ cm et 108.4 cm pour les mâles et les femelles (Wong et al., 2022). Alors que les conditions environnementales sont connues pour influencer les traits d'histoire de vie des espèces (García et al., 2008), la différence de L_{50} observée, en particulier pour les femelles *B. eatonii* (30 cm), soulève beaucoup de questions concernant notamment l'impact de la pêche sur les traits d'histoire de vie (Walker, 2007) et la connectivité des populations (ces questions sont développées dans les **Annexes 1 et 3**). En utilisant les courbes de croissance, l'âge à maturité est estimé à des âges relativement faibles (entre 3 ans pour *B. eatonii* et 5 ans pour *B. irrassa*). Ces valeurs se trouvent dans la fourchette basse des âges à maturité possibles pour les Rajiformes (entre 4 et 13 ans ; Cailliet & Goldman, 2004) et bien en dessous des estimations faites pour *A. georgiana* en mer de Ross (entre 6 et 11 ans ; Francis & Maolagáin, 2005). Pour les espèces de Kerguelen, les estimations sont en-dessous des valeurs proposées à HIMI pour *B. eatonii* (5 – 6 ans) et *B. irrassa* (6 – 7 ans) ; Wong et al., 2022). Cependant, elles restent cohérentes et pourraient s'avérer sous-

estimées dû à l'incertitude autour de la lecture d'âge. La validation de la méthode de lecture sera nécessaire pour consolider ces résultats (**Annexe 2**).

2. *Sex-ratio et taille à éclosion : une fécondité potentiellement élevée mais difficile à quantifier*

Le sex-ratio (proportion de femelles dans les captures) est plus élevé pour *B. eatonii* (0,66) que pour *A. taaf* (0,37). Or, le sex-ratio des élasmobranches est généralement équilibré suggérant qu'une partie de la population n'est pas accessible à la pêche. Par conséquent, bien que la fécondité totale d'une population soit limitée par le nombre de femelles dans la population (Ellis et al., 2008; Hoenig & Gruber, 1990), il est difficile de tirer de déduire la fécondité à partir du nombre de femelles issues de données de pêche. Cependant, avec une taille à éclosion moyenne (L_0) inférieure à celle des autres espèces de raies, la fécondité des trois espèces de raies de notre étude pourrait être plus élevée que chez les autres Rajiformes (Denéchère et al., 2022; Goodwin et al., 2002). Finalement, les données acquises ne permettent pas de comprendre les cycles de reproduction des populations ni leur fécondité qui ne sera pas considérée dans le reste de ce manuscrit.

3. *A table, les raies jouent des coudes avec la légine*

Le régime alimentaire des trois espèces de raies a permis de confirmer que les raies faisaient partie des prédateurs supérieurs de leur écosystème et consomment une grande diversité de proies mobiles. Comme les espèces *B. brachyurops* et *B. griseocauda* dans l'Atlantique Sud, les trois espèces de raies de notre étude se nourrissent principalement de crustacés, de poissons et de calmars, mais en proportion différente (Brickle et al., 2003; Ruocco et al., 2009; Tschopp et al., 2020). *Amblyraja taaf* se nourrit également d'euphausiacés comme *A. georgiana* en mer de Ross (Main & Collins, 2011). Le niveau trophique estimé était supérieur pour les espèces de *Bathyraja* de Kerguelen par rapport à *A. taaf* et plus élevée pour *B. eatonii* que *B. irrassa* alors que les analyses isotopiques montraient une différence de la signature en ^{15}N plus élevée pour *B. irrassa* que pour *B. eatonii* suggérant des relations trophiques contraires. En revanche, la différence significative de la signature en ^{13}C indiquant des différences d'habitat entre les espèces rend la comparaison des positions trophiques plus complexe (discuté dans l'Annexe 4).

Globalement, le rôle de prédateur suggère des niveaux de mortalité par prédation faibles et une productivité par conséquent plutôt faible. A Kerguelen en particulier, les raies partagent les mêmes proies que la légine, qui par ailleurs est l'un des seul prédateur connu des raies (Troccoli et al., 2020). Elles possèdent des signatures isotopiques inférieures mais proches suggérant des interactions de compétition et de prédation (pour les juvéniles de raies en particulier) qui pourraient être liée à la productivité des raies moins faible qu'attendu.

IV. Conclusion

Les tendances de croissance des trois espèces de raies étudiées indiquent une croissance rapide et une maturité précoce en comparaison avec d'autres espèces de Rajiformes (Porcu et al., 2020). Relativement, il semble exister, entre les trois espèces, un gradient de productivité corrélé à la taille maximale observée. *B. irrasa* semble être l'espèce la moins productive avec une taille maximale et une longévité supérieure, une taille et un âge à maturité supérieur et une taille à éclosion plus grande. *A. taaf* et *B. eatonii* semblent avoir une productivité supérieure liée à leurs tailles maximales et longévité inférieures à celles de *B. irrasa*. *A. taaf* possède cependant un sex-ratio défavorable avec une majorité de mâles dans la population capturée. L'hypothèse selon laquelle la taille maximale des individus peut être un proxy de la productivité dans le cadre d'études avec des données très limitées serait donc confirmée par notre étude (Dulvy et al., 2000; Frisk et al., 2001; Walker & Hislop, 1998).

Les données limitées disponibles pour la détermination des traits d'histoire de vie et l'utilisation d'une méthode de lecture d'âge non validée apportent de l'incertitude sur les résultats présentés qui pourraient être améliorés (discuté dans le Chapitre 4, Partie ii – Section 2). Cependant, en absence d'information sur ces paramètres essentiels, ces résultats constituent le meilleur état de connaissance disponible aujourd'hui sur ces espèces de raies.

Fiche méthode A : Lecture d'âge non conventionnelle

La méthode de lecture d'âge utilisée classiquement chez les élasmobranches consiste au comptage de stries (alternance de bandes opaques et translucides) formées par des arrêts de croissance hivernaux au sein des vertèbres (*corpus calcareum* ; Figure A1).

Ces stries sont beaucoup moins lisibles/contrastées chez les espèces d'eaux froides et/ou d'eaux profondes en raison de la faible variabilité saisonnière de leur environnement et/ou de la faible calcification de leur squelette.

Grâce à une collaboration avec J-M Caraguel (MNHN), nous avons appliqué une méthode de lecture d'âge alternative basée sur le comptage des marques de croissance (bourrelets) sur la surface de la partie interne du cône des vertèbres, le *centrum* ; Figure A1). Ce travail a nécessité de nombreux développements, notamment le choix des vertèbres et les méthodes de conservation et nettoyage des vertèbres qui sont présentés plus en détail dans l'**Annexe 2**.

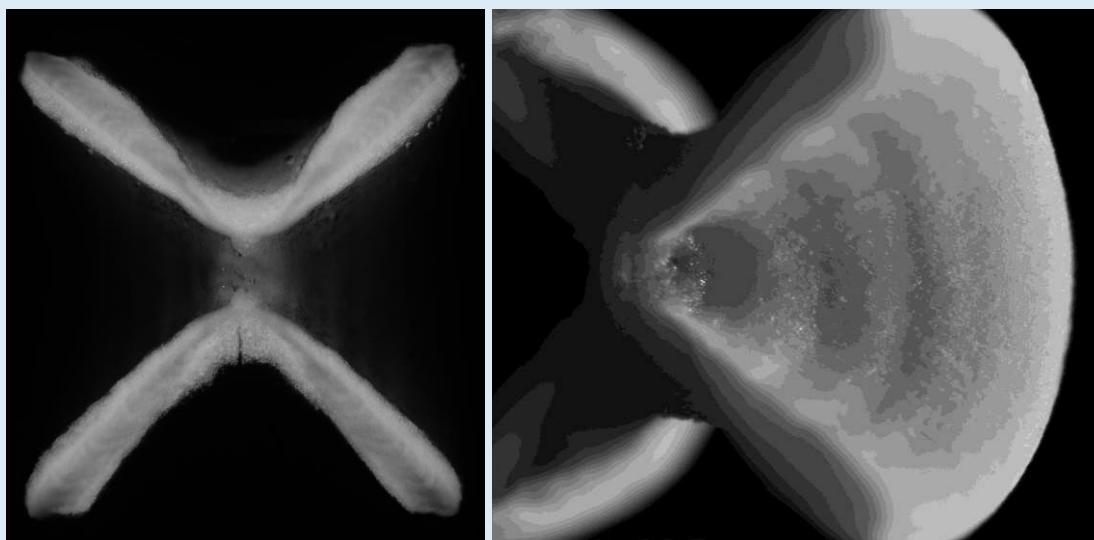


Figure A1. Vues sous loupe binoculaire équipée avec un appareil photo NIKON SMZ1000 de la vertèbre en coupe sagittale révélant le *corpus calcareum* (gauche) et le *centrum* (droite). Source : J.M. Caraguel

Fiche méthode B : Ecologie alimentaire et niveau trophique

L'étude de l'écologie alimentaire se fait généralement par l'étude des habitudes alimentaires et des interactions trophiques. Pour cela, les analyses de contenus stomacaux et d'isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) sont largement utilisées. La première informant sur la diversité spécifique des proies consommées et leur taille et la deuxième apporte des précisions sur l'origine géographique de la source de nourriture d'un consommateur ($\delta^{13}\text{C}$) et son niveau trophique. Ces méthodes sont détaillées dans l'**Annexe 4**.

Pour l'analyse de vulnérabilité, nous avons estimé le niveau trophique (NT) de chaque espèce et stade (mature/immature) dans la chaîne trophique selon la formule développée par Cortés (1999) :

$$NT_i = 1 + \left(\sum_{j=1}^n P_j \times NT_j \right)$$

Où, NT_j est le niveau trophique de chaque catégorie de proie j ,

P_j est la proportion de chaque catégorie de proies j dans le régime alimentaire (en utilisant le % en nombre) de chaque espèce i et

n est le nombre total de catégories de proies.

Les niveaux trophiques de chaque catégorie de proies (NT_j) sont issus de Ebert & Bizzarro, 2007. P_j et n sont issus des résultats des analyses de contenus stomacaux présentés en **Annexes 4 et 6**, en regroupant les différentes espèces en catégories taxonomiques (Poissons, Céphalopodes, Amphipodes/Isopodes, Euphausiacés, Décapodes, Autres crustacés et Polychètes).

CHAPITRE 3

Propension à la capture : le lien avec l'exposition à la pêche



Source : Marc Leménager

I. Introduction

Les données démographiques et biologiques des espèces sont utiles pour déterminer les effets des perturbations, comme la pêche, sur l'abondance de la population et le risque d'effondrement. En revanche, ces données seules ne sont pas suffisantes pour comprendre les effets de la pêche sur les populations et les mécanismes responsables de leurs trajectoires (Bradshaw et al., 2007). La **propension à la capture** tente de prendre en compte l'interaction entre les captures accessoires et la pêche en associant la probabilité pour un poisson d'être capturé, la **capturabilité**, et la probabilité pour un poisson capturé d'en subir des effets négatifs, la **résistance** (Griffiths et al., 2017; Stobutzki et al., 2002; Walker et al., 2021).

1. Paramètres qui influencent la propension à la capture

1.1. La capturabilité

La capturabilité, définie comme la probabilité pour qu'un poisson dans la population soit capturé pendant une unité de temps et par unité d'effort de pêche, dépend notamment de la **disponibilité** du poisson, c'est-à-dire des facteurs liés à la biologie ou l'écologie de la population susceptibles de modifier la probabilité d'être capturée par unité d'effort de pêche, et de la **puissance de pêche globale** qui quantifie la capacité du navire à capturer le poisson disponible (Gascuel, 2008).

La disponibilité

La disponibilité dépend concrètement de facteurs liés à la biologie et l'écologie des populations qui sont susceptibles de modifier la probabilité de capture des individus. De façon plus détaillée, elle dépend à la fois de **l'accessibilité** déterminée par la répartition spatio-temporelle de la population dans la zone de pêche, et de la **probabilité de rencontre** (*encounterability* en anglais) qui dépend généralement du comportement des poissons (Gascuel, 2008; Griffiths et al., 2017).

L'accessibilité

L'aire de répartition d'une population, c'est-à-dire la zone délimitant géographiquement la distribution d'une espèce, est un paramètre clé dans l'estimation de la disponibilité des individus à la capture (Patrick et al., 2009). L'accessibilité représente le degré de recouvrement entre la répartition d'une population et celle de l'effort de pêche. La zone de recouvrement est donc une **zone d'accessibilité** des poissons à la pêche (Figure 3.1). Par conséquent, plus cette

zone est importante relativement à la répartition totale de la population, plus la capturabilité de la population est importante (Patrick et al., 2009; Stobutzki et al., 2002). La part de l'aire de répartition des espèces qui se trouve en dehors de la zone de pêche peut être appelée **zone refuge**.

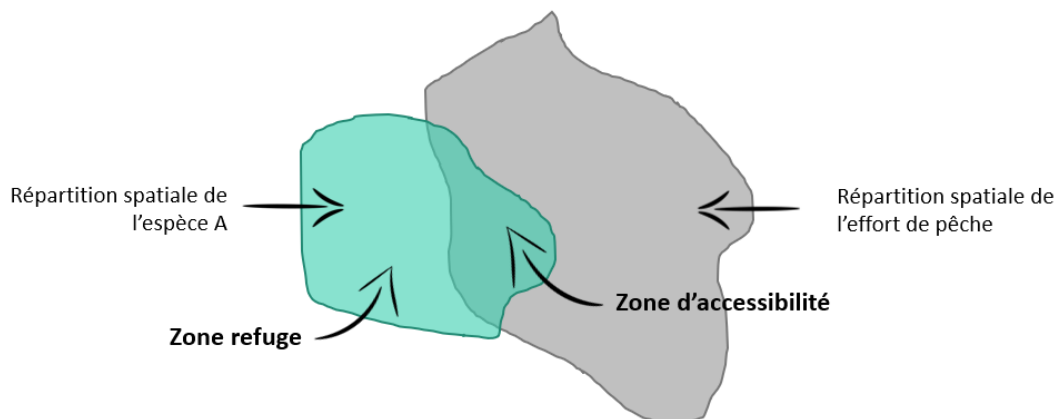


Figure 3.1 Représentation schématique du chevauchement des aires de répartition spatiale de la pêche et d'une espèce mettant en évidence la zone de recouvrement, zone d'accessibilité, et la zone refuge de l'espèce, hors de la zone de pêche.

La répartition spatiale d'une espèce est généralement difficile à observer directement et dans le cas d'espèces capturées par la pêche, la répartition connue est souvent limitée à la zone de pêche, limitant ainsi la mise en évidence de zone refuge. Par ailleurs, des variations spatio-temporelles de l'aire de répartition de l'espèce peuvent avoir lieu en fonction de comportements de migrations, liés à des comportements de reproduction ou la modification des besoins énergétiques au cours de la vie des individus (Bizzarro et al., 2014; Schlaff et al., 2014; Simpson et al., 2020). Ces variations peuvent modifier spatialement ou temporellement l'accessibilité des espèces.

Peu d'études menées sur les captures accessoires de Rajiformes ont traité et quantifié l'accessibilité à la pêche. En outre, les données sur les raies sont souvent liées aux activités de pêche. Cependant les raies ont généralement des répartitions spatiales assez vastes, occupant les zones côtières, les plateaux continentaux et les zones de pentes, souvent concomitantes avec des zones de pêche comme *B. brachyurops* sur le plateau de Patagonie (Belleggia et al., 2008) ou *Leucoraja fullonica* en Atlantique Nord-est (Bisch & Elliott, 2022). Elles ont aussi des répartitions bathymétriques plutôt larges. *B. eatonii* est présente jusqu'à 1100 m de profondeur à Kerguelen et jusqu'à 1500 à HIMI et *B. irrassa* entre 300 et 1 700 m (Duhamel et al., 2005;

Nowara et al., 2017). A Crozet, *A. taaf* est présente entre 150 m et au moins 1 850 m de profondeur (Duhamel et al., 2005)

1.2. La probabilité de rencontre

Ce paramètre peut être défini comme la position de la population dans la colonne d'eau (pélagique, démersale, benthique) par rapport à l'engin de pêche (Patrick et al., 2009). La position des poissons dans la colonne d'eau peut varier en raison de leur comportement (Andrews et al., 2009; Humphries et al., 2017; Simpson, 2018). Certains effectuent des migrations nycthérales pour échapper à leurs prédateurs et/ou pour leur recherche de nourriture en fonction des variations de paramètres environnementaux. La probabilité de rencontre entre les individus d'une espèce et les engins de pêche dépend donc de l'interaction entre l'habitat utilisé par le poisson et celui ciblé par l'engin de pêche.

La détermination de l'habitat des espèces est possible grâce à l'utilisation de marques électroniques comme des transmetteurs radio ou capteurs de pression (Wearmouth & Sims, 2008) qui permettent notamment de mettre en évidence des migrations verticales. Par ailleurs, ces variations dans l'utilisation de la profondeur étant souvent liés aux comportements alimentaires, l'étude du régime alimentaire peut être considéré comme un outil pour comprendre les interactions entre les poissons et l'engin de pêche (Stobutzki et al., 2001). Ainsi, une espèce qui se nourrit exclusivement d'organismes benthiques aurait une plus grande probabilité de rencontrer un chalut de fond qu'une espèce qui se nourrit dans la colonne d'eau (Stobutzki et al., 2002). De plus, il est possible que l'espèce ciblée par la pêche soit une proie de l'espèce capturée accessoirement augmentant d'autant plus la probabilité de rencontre avec l'engin de pêche.

Généralement affiliés à l'habitat benthique de par leur morphologie (Brickle et al., 2003; Humphries et al., 2017), le régime alimentaire des raies est principalement composé de crustacés et de poissons benthiques suggérant une probabilité de rencontre élevée avec une engin ciblant des poissons de fond (Barbini et al., 2018; Ebert & Bizzarro, 2007; Kyne & Simpfendorfer, 2010). L'étude du régime alimentaire des espèces de *B. albomaculata*, *B. griseocauda* et *B. brachyurops* présentes sur le Plateau des Malouines a montré des différences ontogénétiques du régime alimentaire présentant presque uniquement des proies benthiques chez les juvéniles (isopodes, annélides polychètes) avec une augmentation de la proportion de proies pélagiques chez les adultes (calmars, poissons ; Brickle et al., 2003) suggérant un

changement dans l'utilisation des habitats). Dans l'océan Austral, *A. georgiana* en mer de Ross se nourrit également d'annélides polychètes, de crustacés (dont euphausiacés), de poissons et de céphalopodes présents sur et près du fond (Main & Collins, 2011). Cependant, des variations dans l'utilisation de l'habitat ont été mis en évidence, notamment chez les principales espèces de Rajidae présentes dans la Manche qui effectuent des migrations verticales (Humphries et al., 2017).

1.3. La sélectivité

La **sélectivité** est une variable majeure qui affecte l'efficacité et les rendements de pêche des espèces ciblées, c'est aussi une variable essentielle permettant de déterminer les effets de la pêche sur les captures accessoires (Zhou et al., 2019). Elle dépend de plusieurs paramètres liés à la stratégie et à l'utilisation de l'engin de pêche, généralement optimisés pour la capture de l'espèce ciblée. Pour limiter les captures accessoires, certaines modifications peuvent-être apportées modifiant la sélectivité. Par exemple, la maille des chaluts peut être modifiée pour sélectionner des individus à partir d'une certaine taille et permettre la fuite d'autres (Gilman et al., 2022). En ce qui concerne la palangre, la modification de paramètres comme le type d'hameçon, sa taille ou encore le temps de trempe ou la profondeur peuvent diminuer les captures accessoires et modifier les gammes de tailles capturées (Gilman et al., 2022; Godin et al., 2012; Savoca et al., 2020).

L'utilisation des données de pêche peut être utile pour informer sur les classes de taille majoritairement capturées. Aussi, les tendances d'abondance dans les captures en fonction des différentes variables opérationnelles peuvent être examinées.

Chez les raies, peu d'études ont été menées sur les questions de sélectivité. Cependant, l'utilisation d'hameçons à large ouverture (*circle hooks* en anglais) de grande taille (6/0) plutôt que des hameçons droits à œil (*J-hooks*) a généré une réduction significative des captures de raies pastenague en Méditerranée (*Pteroplatytrygon violacea* ; Piovano et al., 2010).

1.4. La résistance

La résistance dépend principalement de la mortalité induite par la capture et est spécifique à chaque espèce et type d'engin (Ellis et al., 2017). Elle se décline en deux types de mortalité : la mortalité immédiate, qui représente la part des individus qui ne survit pas à l'évènement de capture (gardée à bord, broyée, rejetée morte) et, la mortalité différée, lorsque des individus

considérés vivants et en bonne condition sont remis à l'eau mais ne survivent pas dans les jours, semaines, mois qui suivent suite à des blessures ou dommages physiologiques (Campana et al., 2009; Ellis et al., 2017).

La mortalité immédiate peut être quantifiée relativement facilement en comptant ou pesant la part des individus capturés qui est valorisée commercialement ou rejetée alors que la mortalité différée, qui survient après la remise à l'eau est invisible et reste souvent inconnue (Dapp et al., 2016; Ellis et al., 2017). Cette part de mortalité non-considérée peut alors induire une sous-estimation de la mortalité totale liée à la pêche. Pour estimer la mortalité différée, ou la survie post-capture, la plupart des méthodes reposent sur l'estimation de la mortalité à court-terme avec l'utilisation de bacs de stabulation (quantification de la mortalité entre 24 et 72h après la capture ; Benoît et al., 2010; Endicott & Agnew, 2004; Knotek et al., 2018) ou par marquage électronique (Benoît et al., 2013; Ellis et al., 2017). Des indicateurs semi-quantitatifs ont aussi été développés à partir d'analyses comportementales en milieu contrôlé dans des bacs de stabulation, les tests de « réflexes » (Davis, 2010; Gallagher et al., 2014) ou physiologiques (Whitney et al., 2021) mais aussi à partir de l'évaluation de la condition des poissons à la relâche (Benoît et al., 2012; Enever et al., 2009). Ces indicateurs supposent qu'un individu qui présente de bons résultats à la capture, survit à la relâche à long-terme (Gallagher et al., 2014). Or, la corrélation entre les différentes analyses à bord et la survie à long terme n'a pas encore été montrée alors que le stress induit par la captivité a lui été reconnu pour les individus maintenus dans des bacs de stabulation (Ellis et al., 2017). Des méthodes basées sur l'utilisation de modèles de capture-marquage-recapture (CMR) ont aussi été développés pour l'estimation de la survie post-capture (King, 2012).

Le taux de mortalité immédiate est souvent faible pour les raies (< 0.15 ; Campana et al., 2009; Mandelman et al., 2013) et conduit à la remise à l'eau d'une part importante des captures. Des études ont montré que les raies présentaient une survie post-capture relativement élevée par rapport à d'autres groupes d'espèces, estimée entre 40% et 81% de survie selon les espèces et les engins de pêche (Benoît et al., 2013; Campana et al., 2009; Davis, 2002; Ellis et al., 2017; Endicott & Agnew, 2004; Enever et al., 2009; Laptivovsky et al., 2014). Cependant, la survie peut varier en fonction de variables de pêche comme le temps de trempe, la profondeur ou les manipulations à bord (Benoît et al., 2010; Skomal & Mandelman, 2012), et en fonction des caractéristiques des individus comme la taille et le sexe (Gilman et al., 2013). De plus, bien que les élasmobranches présentent des capacités de cicatrisation importantes (Womersley et al.,

2021), il a été montré qu'elles peuvent diminuer dans l'eau plus froide (Chin et al., 2015; Marra et al., 2017).

Dans l'océan Austral, les raies sont généralement capturées à de grandes profondeurs (> 1000 m) et dans des eaux froides ($< 3^{\circ}\text{C}$). Une étude menée autour de la Géorgie du Sud a révélé des taux de survie post-capture variant de 24% (< 1500 m) à 75% (> 1300 m) pour *Amblyraja* spp. (Endicott & Agnew, 2004) et a ainsi montré un effet de la profondeur de capture. Cette étude menée avec l'utilisation de bacs de rétention d'eau a cependant seulement révélé la survie à court terme ($< 48\text{h}$) des raies capturées par des chalutiers. Des protocoles de marquage conventionnel, mis en place en mer de Ross et à HIMI, ont révélé des taux de recapture très faibles ($< 2\%$; Finucci et al., 2022; Nowara et al., 2013) sans pouvoir conclure à une survie très faible car l'hypothèse d'une faible probabilité de détection liée à de fortes abondances n'a pas pu être écarté.

2. Les caractéristiques de la pêcherie palangrière de légine australe

Dans les ZEE de Kerguelen et Crozet, la pêche palangrière à la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) est autorisée dans les eaux dont la profondeur dépasse 500m et hors des zones de protection renforcée de la Réserve Naturelle Nationale (RNN) des Terres Australes Françaises qui englobe toutes les ZEE depuis 2022 (Figure 3.2 et Figure 3.3). L'effort de pêche se distribue donc le long des pentes des plateaux sous-marins entre 500 m et 2000 m de profondeur.

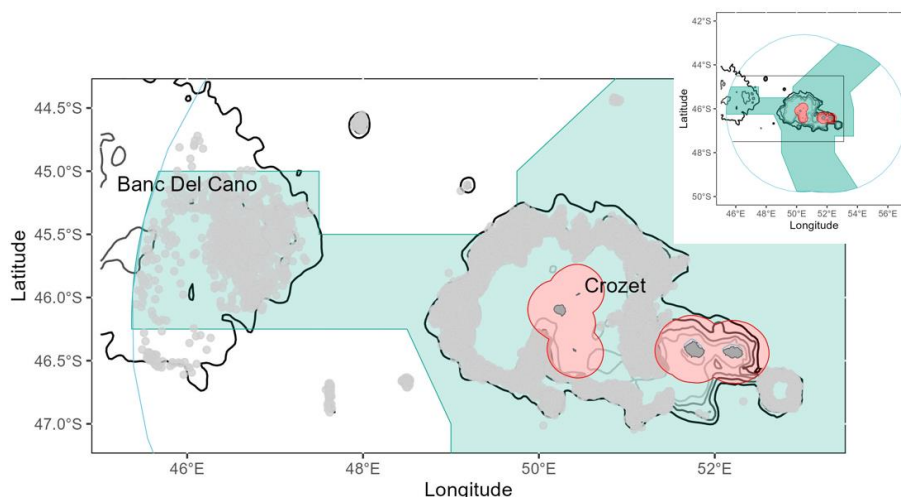


Figure 3.2 Zone de pêche dans la ZEE de Crozet (représentée par un rectangle noir). Les zones vertes représentent les zones de protection de la RNN (2006-2022, extension à toute la ZEE en 2022) et les zones rouges, les zones de protection renforcées où la pêche est interdite (2006-2023, pas de changement en 2022). Les isobathes 500, 1000, 1500 et 2000 sont représentés en teintes de gris. Les points gris représentent les points de pêche entre 2006 et 2022.

La flotte de pêche est composée de huit palangriers congélateurs depuis 2023 (sept auparavant). Ces navires, d'environ 60 m, réalisent plusieurs marées de trois mois par saison de pêche. En moyenne, chaque saison, se sont près de 22 millions d'hameçons qui sont mis à l'eau (filés par les navires de la flotte) à Kerguelen et plus de cinq millions à Crozet (Figure 3.3).

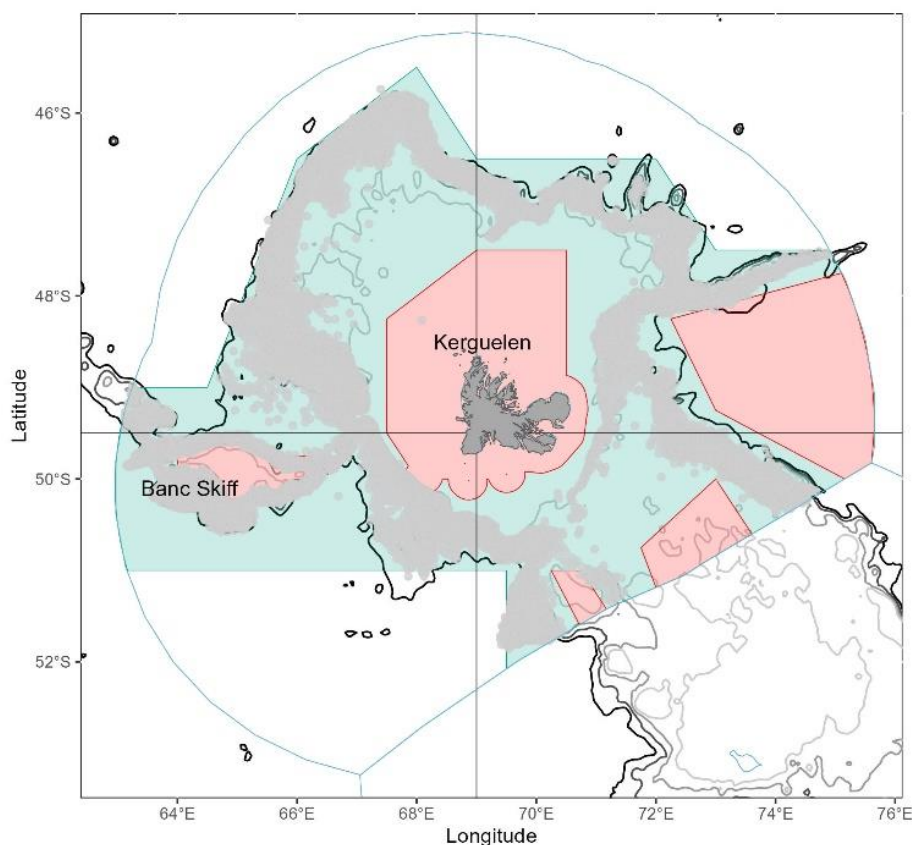


Figure 3.3 ZEE de Kerguelen. Les zones vertes représentent les zones de protection de la RNN (2006-2022, extension à toute la ZEE en 2022) et les zones rouges, les zones de protection renforcées où la pêche est interdite (2006-2023, pas de changement en 2022). Les isobathes 500 m, 1000 m, 1500 m et 2000 m sont représentés en teintes de gris. Les points gris représentent les points de pêche entre 2006 et 2022.

Le plus faible nombre d'hameçons filés à Crozet comparé à Kerguelen est lié à la taille de la zone de pêche et aux quotas de pêche de cette ZEE entre 800 et 1 000 tonnes de légine à comparer aux 5 000 tonnes de légine à Kerguelen (Figure 3.4). La pêche est autorisée pendant toute la saison de pêche (qui commence le 1^{er} septembre et fini le 31 août de l'année suivante) sauf pendant 1 mois et demi en été austral entre février et mars à Kerguelen.

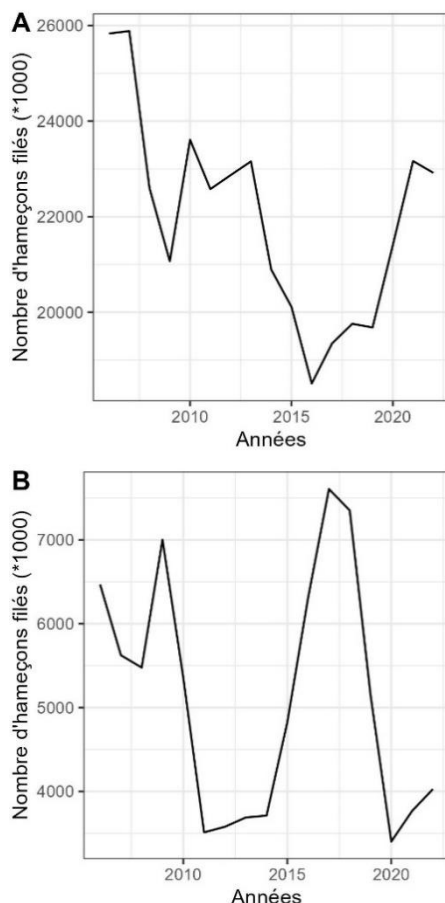


Figure 3.4 Effort de pêche annuel (en millier d'hameçons filés) à a) Kerguelen et b) Crozet entre les saisons de pêche 2006-07 et 2022-23.

Les palangres utilisées sont des palangres démersales auto-lestées (integrated weight longlines ou IWL). Leur caractéristique principale est qu'elles s'éloignent de la surface de façon quasi-linéaire (montée en chandelle minimale dans la turbulence de l'hélice) et s'enfoncent rapidement hors de la portée des oiseaux marins en quête de nourriture. Par conséquent, les lignes se posent directement sur le substrat. Elles sont composées de plusieurs parties dont les principales sont : la ligne mère (à lest intégré), sur laquelle sont fixés des avançons, sorte de ligne de pêche plus fine d'environ 50 cm de long, fixés à intervalle régulier tous les 120 cm et au bout desquels sont attachés un hameçon (Figure 3.6).

Cette période de fermeture est définie chaque année selon les éphémérides et permet de limiter la mortalité aviaire pendant le pic de nourrissage des pétrels à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*), l'espèce la plus fréquente dans les captures accidentelles (Delord et al., 2010). A Kerguelen, l'effort de pêche se répartit sur tous les mois de l'année à l'exception de cette période de fermeture. Il est cependant moins important pendant les mois d'hiver (juin, juillet, août) qui correspondent à la fin de la saison. A Crozet, l'effort de pêche est plus irrégulier dans l'année et culmine en février-mars, lorsque la pêche est interdite à Kerguelen (Figure 3.5).

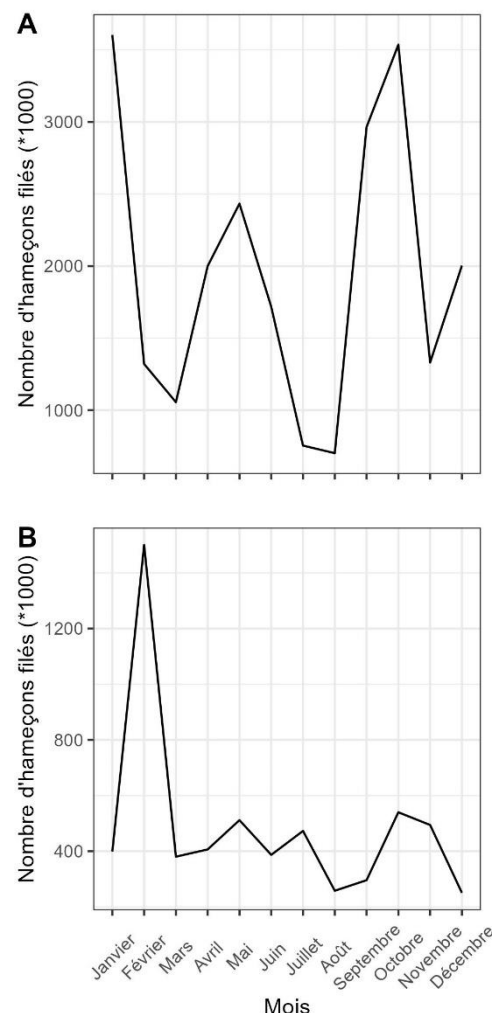


Figure 3.5 Effort de pêche mensuel moyen par an (en nombre d'hameçons filés) à a) Kerguelen et b) Crozet.



Figure 3.6 Avançon et hameçon appâté avec du maquereau fixés sur la ligne mère. Source : Luc Fargier

Les palangriers de la flottille utilisent principalement des hameçons à large ouverture de tailles nominales 14/0 ou 15/0 (Figure 3.7). Les lignes mises à l'eau sont composées en moyenne d'environ 7 000 hameçons à Kerguelen et 4 500 hameçons à Crozet pour une longueur moyenne d'environ 8.5 km et 5.5 km, respectivement. Les hameçons sont appâtés automatiquement et principalement avec du maquereau (*Scomber scombrus* ; 85%) ou du calmar (principalement d'espèce indéterminée ; 10%) préalablement décongelés.

Les lignes sont mises à l'eau (filées), laissées entre 6h et 72h (temps de trempé) et sont remontées (virées) par l'action du vireur, entraînant la ligne qui arrive à bord par le rouleau. La vitesse de filage est constante (195 hameçons par minute en moyenne) alors qu'elle varie au virage entre 20 et 60 hameçons par minute, notamment en fonction de la quantité de poisson présent sur les lignes et de la profondeur. Seule l'utilisation de palangres à lest intégré est rendue obligatoire par la réglementation, mais les caractéristiques des

palangres utilisées par la flotte de pêche sont assez homogènes. Les palangriers traditionnels (dits « à bunker ») ont commencé à être remplacés par des palangriers nouvelle génération (les palangriers à puit central, « *moon pool* ») avec le « Cap Kersaint » en 2016, « L'île de la Réunion II » en 2018 et le « Sainte-Rose » en 2023. Ces navires à *moon pool* détiennent l'avantage de permettre aux marins d'être plus abrités. En effet, alors que les lignes sont remontées par le bunker (porte coulissante sur le flanc du navire) sur les palangriers



Figure 3.7 Hameçon à large ouverture utilisé dans la pêche palangrière à la légine australe. Source : Marion Kauffmann

traditionnels, elles sont remontées par le *moon pool* (puit au centre du navire) sur les nouveaux bateaux (Figure 3.8).



Figure 3.8 Raie sur une ligne remontée par le bunker latéral (gauche) et par le *moon pool* (droite).
Sources photo : Christian Lemarchand et Johanna Faure

II. Synthèse des résultats acquis sur les paramètres de propension à la capture

Kerguelen

Les données de captures de raies collectées à Kerguelen entre 2006 et 2022 révèlent que *B. eatonii* et *B. irrasa* sont réparties sur les pentes du Plateau de Kerguelen et autour du banc Skiff à l'ouest délimitant ainsi l'accessibilité à la pêche de la population (Figure 3.9).

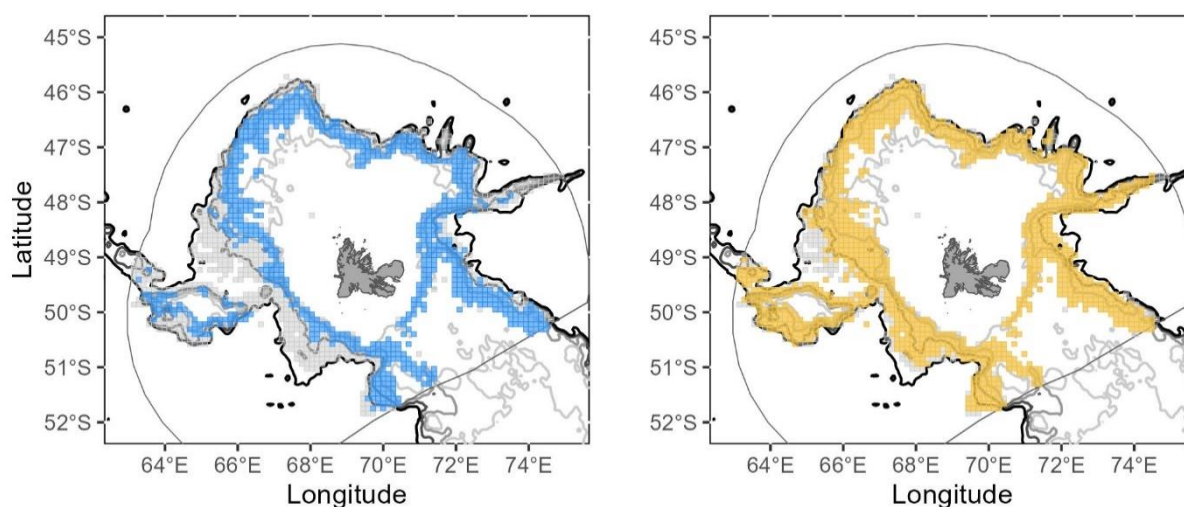


Figure 3.9 Recouvrement spatial des répartitions à Kerguelen pour a) *Bathyraja eatonii* et b) *Bathyraja irrasa*. Source : données déclaratives des capitaines, Pecheker

La répartition spatiale de *B. eatonii* et celle de *B. irrasa* recouvrent respectivement 54% et 85% de la répartition de l'effort de pêche.

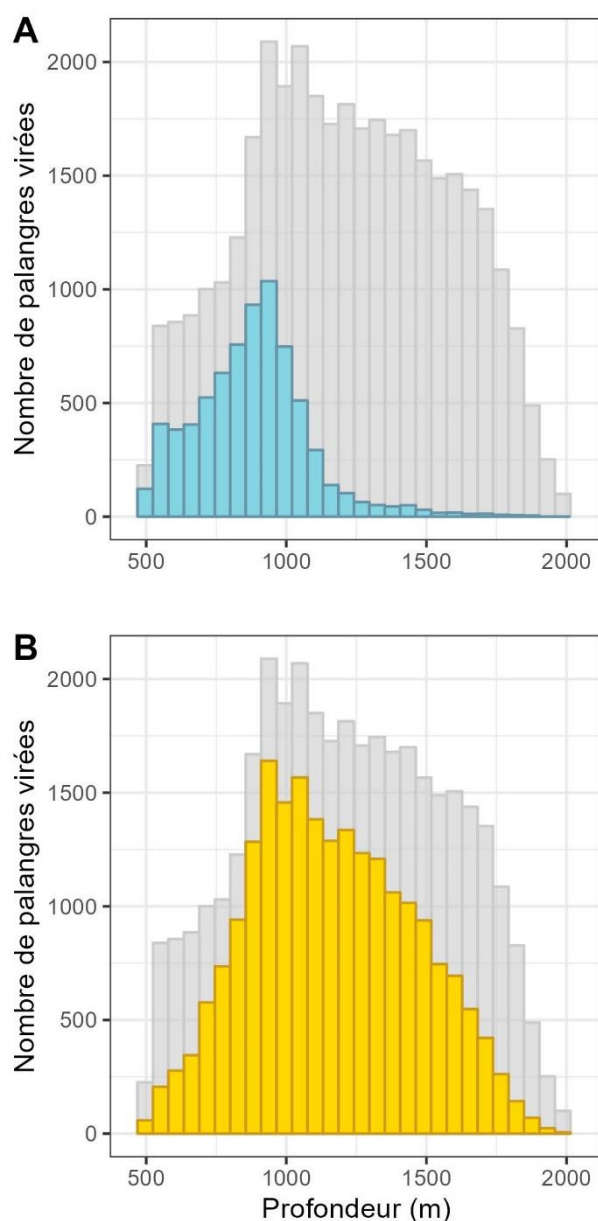


Figure 3.10 Profondeur des captures pour a) *Bathyrāja eatonii* et b) *Bathyrāja irrasa*. La profondeur des lignes virées est en gris. Source : données déclaratives des capitaines, Pecheker

La limite de répartition spatiale de *B. eatonii* est principalement déterminée par la bathymétrie et son abondance dans les captures diminue fortement au-delà de 1 250 m de profondeur (Figure 3.0). Pour *B. irrasa*, l'abondance dans les captures est faible en dessous de 750 m de profondeur mais reste importante jusqu'à 1 800 m.

Parmi la grande diversité de proies retrouvée dans les contenus stomacaux de *B. eatonii*, une grande partie était pélagique (42% des proies identifiées au moins à la famille), notamment des poissons comme les myctophidés (7% du régime alimentaire en nombre) ou les paralepididés (7%), des calmars (5%) et des crustacés comme la crevette *Campylonotus capensis* (7%). L'autre part du régime alimentaire était surtout constituée de proies benthiques (58%) avec notamment les crustacés isopodes (32%) et quelques poulpes et poissons. Dans le cas de *B. irrasa*, le régime alimentaire était composé de beaucoup moins de proies

pélagiques et une grande majorité de proies benthiques pour les individus matures (83% des proies identifiées au moins à la famille) mais surtout pour les juvéniles (97%). Les crustacés constituent une part majeure des régimes alimentaires, dont les isopodes (66% du régime alimentaire en nombre des juvéniles et 30% pour les matures) et la langoustine *Thymopides grobovi* (2% et 19%) ainsi que les annélides (26% et 16%, respectivement ; Annexe 4).

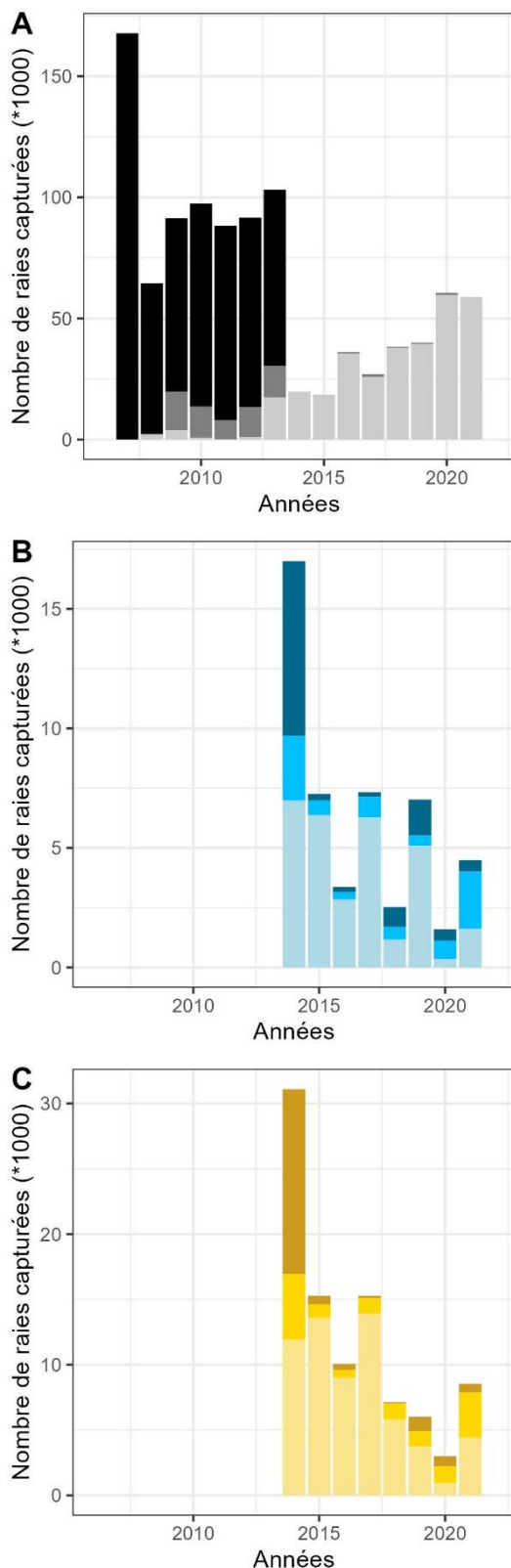


Figure 3.11 Nombre total de raies capturées à Kerguelen pour a) les raies non-identifiées, b) *B. eatonii* et c) *B. irrassa*. Les couleurs représentent le devenir des individus. Foncé = mis en cale, vif = rejeté mort, pâle = remis à l'eau vivant. Source : données déclaratives des capitaines, Pecheker.

Les modèles linéaires généralisés (GLM) réalisés sur les taux de capture (CPUE) n'ont pas mis en évidence d'effet spatio-temporel significatif sur les taux de captures de *B. eatonii* à Kerguelen (**Annexe 7**). En revanche, il semblerait que les taux de capture de *B. irrassa* soient plus élevés dans le quart nord-est de Kerguelen et en particulier pendant les mois d'été et d'automne austral (**Annexe 7**). Ils n'ont pas non plus permis de mettre en évidence l'effet de paramètres opérationnels comme prédicteurs de la CPUE de *B. eatonii* et *B. irrassa* (**Annexe 7**). En revanche, l'augmentation de la profondeur et de la pente prédisent des captures de raies moins importantes.

A Kerguelen, les captures de raies étaient élevées jusqu'en 2013 oscillant entre 75 000 et 100 000 individus par an et atteignant plus de 125 000 individus en 2007. Les captures n'étaient pas identifiées à l'espèce bien qu'elles étaient mises à bord avant d'être rejetées mortes ou vendues (Figure 3.11a). A partir de 2014, le taux d'identification à l'espèce par les capitaines a augmenté et le nombre de raies mises à bord était d'environ 7 000 *B. eatonii* et 11 000 *B. irrassa*. Le nombre de captures mises à bord a ensuite diminué au profit des remises à l'eau (Figure 3.11b et Figure 3.11c). La mise en place de cette pratique a par ailleurs montré une augmentation globale des captures de raies entre 2014 et 2021 alors qu'une grande partie des individus relâchés ne sont pas identifiés à l'espèce par les capitaines. En 2021, 94% des raies capturées à Kerguelen sont remises à l'eau. *B. irrassa* est en général plus abondante dans les captures que *B. eatonii* et depuis 2015, la grande majorité des raies sont relâchées à l'eau.

Crozet

Les données de captures de raies collectées à Crozet entre 2006 et 2022 révèlent que *A. taaf* est répartie sur les pentes autour des îles de Crozet et sur le banc Del Cano délimitant donc l'accessibilité à la pêche de la population (Figure 3.12).

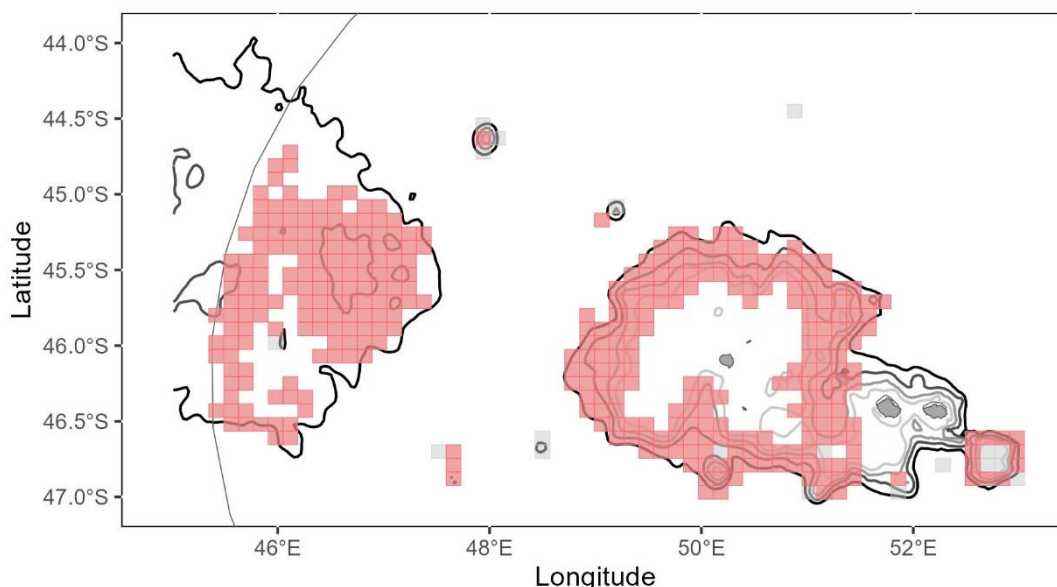


Figure 3.12 Recouvrement spatial des distributions de *Amblyraja taaf* à Crozet. Source : données déclaratives des capitaines, Pecheker

La répartition spatiale de *A. taaf* recouvre 95% de la répartition de l'effort de pêche. La limite de répartition spatiale de *A. taaf* ne semble pas déterminée par la limite bathymétrique de l'effort de pêche, son abondance dans les captures ne diminuant pas (Figure 3.13).

L'étude du régime alimentaire de *A. taaf* a permis de mettre en évidence que la grande majorité des proies identifiées au moins à l'ordre étaient pélagiques (77%) avec notamment le crustacé amphipode *Themisto gaudichaudii* (15%). Cependant, bien que les poissons étaient de seconde importance, *Antimora rostrata* et *Macrourus* sp. de grandes tailles (> 30 cm), des

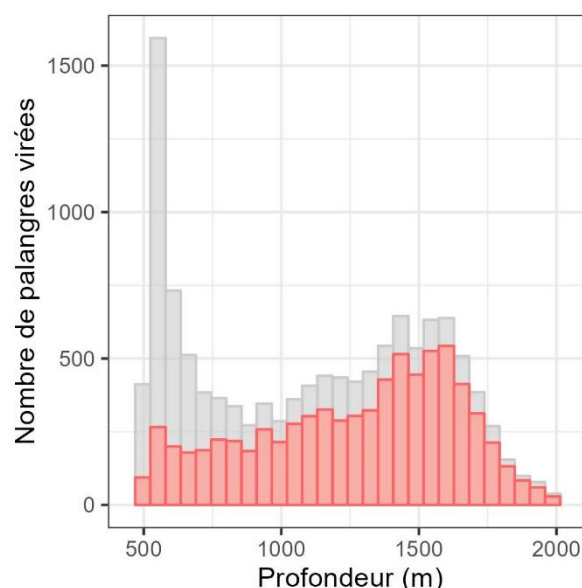


Figure 3.13 Profondeur des captures de *Amblyraja taaf* à Crozet. La profondeur des lignes mises à l'eau est en gris. Source : données déclaratives des capitaines, Pecheker

poissons démersaux communs de la zone, ont souvent été retrouvés dans les contenus stomacaux (**Annexe 6**).

Les GLM ont montré une variation spatiale des taux de capture d'*A. taaf*, significativement plus élevés autour de l'archipel de Crozet que sur le banc sous-marin Del Caño (**Annexe 7**) et ont permis de mettre en évidence l'effet positif de paramètres opérationnels comme le temps de trempe dans les prédictions de CPUE. En revanche, l'augmentation de la profondeur et de la pente prédisent des captures de raies plus importantes.

A Crozet, les déclarations de capture d'*A. taaf* ont toujours été faites à l'espèce puisque c'est l'espèce de raie prédominante ce qui permet de remarquer le nombre très variable de raies capturées et leurs différentes destinations (mises en cale, rejetées mortes ou remises à l'eau vivantes ; Figure 3.4). Entre 2007 et 2013, les raies étaient majoritairement rejetées mortes (min = 8664, max = 26180 individus par an). Depuis 2015, le nombre de raies remises à l'eau vivantes a augmenté et le nombre de raies mises en cale ou rejetées mortes a fortement diminué. En 2021, 94% des raies capturées à Crozet sont remises à l'eau. Avec un taux de recapture de 4%, des analyses de

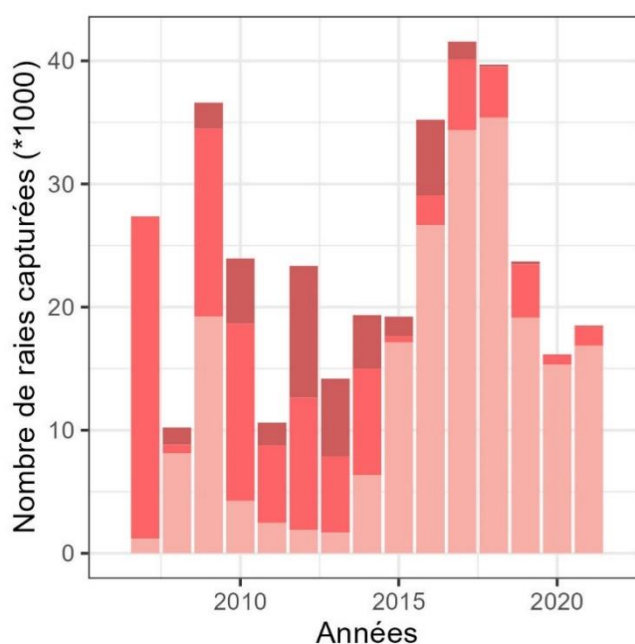


Figure 3.14 Nombre total de raies capturées à Crozet (*Amblyraja taaf*). Les couleurs représentent le devenir des individus. Foncé = mis à bord, vif = rejeté mort, pâle = remis à l'eau vivant. Source : données déclaratives des capitaines, Pecheker.

capture-marquage-recapture ont pu être conduites pour *A. taaf*. Ces études ont permis d'estimer une survie globale de **0.92** (**Annexe 8 ; Fiche Méthode C**). Par ailleurs, un effet de la taille des individus et de la profondeur de capture a été montré avec une survie plus faible des petits individus (< 65 cm) et de ceux capturés entre 500 et 1200 m de profondeur (**Annexe 8**).

III. Comparaisons intra et interspécifiques

1. Disponibilités élevées

A Kerguelen, les espèces de raies ont des répartitions spatiales limitées aux zones de pente du plateau péri-insulaire. Le pourcentage de recouvrement des répartitions spatiales et

bathymétriques de la pêche et des raies est supérieur pour *B. irrasa* que pour *B. eatonii*. Bien que reportée à partir de 300 m de profondeur, *B. irrasa* était relativement peu présente dans les captures des campagnes halieutiques POKER qui ont eu lieu entre 100 et 1 000 m de profondeur à Kerguelen (Duhamel et al., 2019) suggérant que la limite supérieure de sa distribution se trouve vers 800 m. La limite inférieure n'est pas connue mais la faible abondance des captures de *B. irrasa* au-delà de 1800 m suggère que la limite de répartition profonde se trouve entre 1 800 et 2 000 m, impliquant l'absence de zone refuge liées à la bathymétrie. *Bathyraja eatonii* est capturée jusqu'à plus de 1 500 m de profondeur et semble trouver sa limite de distribution inférieure dans la zone de pêche (~1 200 m). Par ailleurs, elle est signalée à moins de 500 m de profondeur (Duhamel et al., 2019), 64% de sa distribution bathymétrique est donc accessible à la pêche. Aucun paramètre spatio-temporel n'a été identifié comme un facteur significatif expliquant les taux de capture de *B. eatonii* suggérant une faible variation spatio-temporelle de son accessibilité à Kerguelen. En revanche, des variations spatiales et temporelles ont été mises en évidence pour *B. irrasa* suggérant de potentiels comportements de migration ou d'agrégation influençant son accessibilité dans la zone de pêche (Andrzejczek et al., 2022; Bertrand et al., 2004; Simpson et al., 2020).

Ces deux espèces benthiques dépendent particulièrement des ressources présentes sur les fonds marins. La probabilité de rencontre avec les palangres posées sur le fond est donc élevée. En revanche, elle est moindre pour *B. eatonii* que pour *B. irrasa*, puisque cette espèce se nourrit aussi de proies pélagiques en proportions non négligeables. Bien que ces proies, telles que les myctophidés, présentent des migrations nycthémerales qui les rendent accessibles aux prédateurs benthiques, ces résultats suggèrent que *B. eatonii* passerait moins de temps au contact du substrat que *B. irrasa* où la probabilité de rencontre avec les palangres pourrait être élevée.

De même à Crozet, bien que le recouvrement des répartitions spatiales et bathymétriques de la pêche par *A. taaf* soit maximal, la probabilité de rencontre avec l'engin de pêche est plus faible qu'à Kerguelen due au régime alimentaire d'*A. taaf* presque exclusivement pélagique. Cela suggère que cette espèce de raie soit moins affiliée au substrat et que sa disponibilité à la pêche soit moins élevée que pour les *Bathyraja*.

2. Sélectivité : entre évitement des juvéniles et attraction à la ligne

La distribution de taille des raies dans les captures montre la faible abondance d'individus en dessous de 50 cm ainsi qu'une taille moyenne dans les captures supérieure à la taille à maturité, sauf pour *B. irrasa*. Bien que la structuration spatiale de *B. eatonii* et *A. taaf* suggèrent que les individus de taille inférieure à la taille à maturité sont présents en dehors de la zone de pêche (**Annexe 1**), pour *B. irrasa* qui ne montre pas de structuration ontogénétique particulière, la proportion d'individus < 50 cm est similaire à celles observées dans les captures des autres espèces. Ce résultat confirme la sélectivité des palangres sur la taille des poissons capturés. Cela s'explique par la mâchoire des raies qui doit atteindre une certaine largeur pour pouvoir ingérer l'appât. La taille des appâts et des hameçons joue donc un rôle important dans la limitation des captures de petits individus (Godin et al., 2012). Cependant, dans le cas des grands individus, la taille des appâts et des hameçons est similaire à celle de leurs proies naturelles.

Une autre explication serait liée à l'attractivité des appâts. Les variations ontogénétiques observées dans le régime alimentaire de *B. irrasa* notamment, avec les petits individus qui se nourrissent surtout de petits crustacés benthiques et d'annélides et les plus grands qui intègrent plus de poissons et de céphalopodes à leur alimentation (**Annexe 4**), suggèrent que l'absence de petits individus dans les captures serait liée à l'utilisation de poisson ou de calmar comme appât quasi absents de leur régime alimentaire. Le choix des appâts pourrait donc avoir une influence sur la capturabilité (Stobutzki et al., 2002). De même, la présence de poissons Moridae et Macrouridae et surtout *Antimora rostrata* dans le régime alimentaire de *A. taaf* en l'absence d'autres espèces de poissons démersaux dans les contenus stomacaux suggèrent que ces proies n'ont pas été prédatées naturellement mais aurait pu être déprédées sur les lignes de pêche (**Annexe 6** ; Barnett et al., 2013). Dans ce cas, l'attractivité de l'engin de pêche est accrue lorsque d'autres espèces de poissons sont capturées sur les lignes.

3. A Kerguelen, les raies vivent, à Crozet, elles survivent

La mortalité immédiate induite par la valorisation des raies a quasiment disparu depuis 2014. La mise en application de la mesure de remise à l'eau des raies vivantes a en effet été associée à un arrêt presque total de leur valorisation en absence d'un marché profitable. La proportion de raies rejetées mortes est également limitée, suggérant une forte résistance des raies à la capture.

Cependant, la mortalité différée induite par la pêche reste inconnue pour les *Bathyraja* et pourrait être forte au vu du faible nombre de recapture depuis 2021 ($< 1\%$ pour *B. eatonii* et *B. irrasa*). Dans les études précédentes menées en zone subantarctique ou antarctique, elle avoisine les 2% suggérant une forte mortalité ou une grande abondance des populations (Finucci & Moore, 2022; McCully et al., 2013; Nowara et al., 2013). A Crozet, où le taux de recapture d'individus marqués est plus élevé, l'utilisation de modèles de CMR a permis d'estimer un niveau élevé de survie post-capture suggérant que la mortalité par pêche totale soit proche de la mortalité immédiate. Ces taux de survie sont élevés comparés à ceux estimés sur les Rajiformes capturés en Géorgie du Sud (entre 24% et 75% ; Endicott & Agnew, 2004). Cependant, ces résultats sont cohérents avec la survie naturelle de ces espèces longévives et similaires à la survie post-capture estimée pour *Leucoraja ocellata* dans le golfe du St Laurent (90% ; Benoît et al., 2010). Cela suggère un impact limité de la capture sur la survie (Chin et al., 2015). Les températures faibles dans l'océan Austral et l'absence de choc thermique entre l'eau de mer et l'air à la capture pourrait atténuer l'importance des perturbations métaboliques et ioniques des individus, augmentant leurs chances de survie (Cicia et al., 2012).

A grandes profondeurs ($> 1\,500\text{ m}$), le taux de survie augmente quand la taille corporelle augmente (**Annexe 8**). Les élasmobranches sont connus pour leurs importantes capacités de cicatrisation (Womersley et al., 2021). Cependant, les plus petits individus n'ont pas forcément les mêmes capacités et sont finalement plus sensibles aux blessures. Dans les plus grandes profondeurs, en plus d'un risque plus élevé de barotraumatisme, le temps de trempe des lignes a tendance à être plus important augmentant les risques d'asphyxie et de fatigue des poissons hameçonnés ce qui pourrait expliquer la survie plus faible des petits individus (Benoît et al., 2013; Campbell et al., 2018; Dapp et al., 2016).

Par ailleurs, de précédentes études menées sur des chalutiers ont montré une diminution de la survie avec l'augmentation de la profondeur (Endicott & Agnew, 2004) mais cette tendance n'est pas du tout observée pour *A. taaf* qui révèle un effet non linéaire de la profondeur avec une survie minimale à faible profondeur ($< 1200\text{ m}$) et une survie maximale à profondeur moyenne (> 1200 et < 1500) pour tous les individus confondus. Ces résultats, non intuitifs, ont été aussi observés pour *Leucoraja erinacea*, capturée en dessous de 50 m en Atlantique Nord-ouest (Knotek et al., 2018). Dans cette étude, il est supposé que les plus faibles profondeurs sont associées à des comportements de pêche différents qui intensifient les interactions physiques avec les individus capturés. Dans le cas des pêcheries palangrières, une explication pourrait être liée à la vitesse de virage. La profondeur et la vitesse de virage sont en effet

négativement corrélées. Par ailleurs, une vitesse de virage plus élevée dans les eaux moins profondes pourrait augmenter les risques de barotraumatisme et accentuer la sévérité des blessures, notamment celles à la mâchoire, liées à la force de traction exercée par l'hameçon. L'application préliminaire des modèles de CMR aux données limitées disponibles dans le cas d'étude sur les animaux marins est prometteuse mais possède quelques limites, notamment une unique recapture possible pour un individu, qui sont discutées en détail dans l'**Annexe 8**.

IV. Conclusion

La capturabilité des espèces de raies est élevée, en raison de leur disponibilité élevée et/ou de l'effort de pêche élevé. Cependant, la résistance semble aussi assez élevée pour les trois espèces et en particulier pour *A. taaf* où le taux de survie post-capture a pu être estimé. Il existerait donc un gradient dans les niveaux de propension à la capture auxquels font face les espèces de raies à Kerguelen et Crozet.

B. irrasa possède à la fois une accessibilité à la pêche et une probabilité de rencontre plus élevées que *B. eatonii* à Kerguelen. Par ailleurs, le nombre d'individus de *B. irrasa* capturés et mis à bord ou rejeté mort est plus important que pour *B. eatonii* impliquant une mortalité immédiate plus élevée. A Crozet, *A. taaf* a une probabilité de rencontre faible mais une forte attraction aux engins de pêche. Cependant, sa mortalité immédiate est faible et sa survie post-capture élevée suggérant une propension à la capture relativement faible.

Fiche méthode C : Modèles de capture-marquage-recapture (CMR)

Les animaux sont préalablement marqués identifiés (une marque type spaghetti (Figure C1) est insérée dans le muscle) puis relâchés. Lorsqu'ils sont recapturés, les marques sont récupérées. Les modèles CMR sont basés sur une matrice d'histoire de capture-recapture (1 : capturé ; 0 : non recapturé) qui a été générée par pas de temps de trois mois à partir des données CMR issues du protocole de marquage.

Nous avons utilisé le model de Cormack-Jolly-Seber (CJS) pour estimer la probabilité de survie (ϕ_i) qui est la probabilité pour un individu i qui a été marqué à $t-1$, de survivre jusqu'à t . La probabilité de survie dépend aussi de la probabilité de détection (p_t) qui est la probabilité pour un individu marqué avant le temps t , d'être recapturé au temps t , sachant qu'il est en vie.

Avec une approche Bayésienne, nous avons construit un prior informatif pour l'estimation de la probabilité de survie en utilisant une distribution beta :

$$\phi_i \sim \beta(5 ; 5)$$

La probabilité de survie a été estimée séparément en fonction de la taille des individus et de la profondeur de capture. L'effort de pêche a été ajouté comme une covariable du modèle pour l'estimation de la probabilité de détection :

$$\text{logit}(p_t) = \mu_p + \beta_p \times \text{Effort}$$

$$\mu_p \sim N(0 ; 1,5)$$

$$\beta_p \sim N(0 ; 1)$$

Nimble a été utilisé dans R pour implémenter des algorithmes MCMC. Plus de détails sont disponibles dans le Matériel & Méthodes de l'**Annexe 8**.

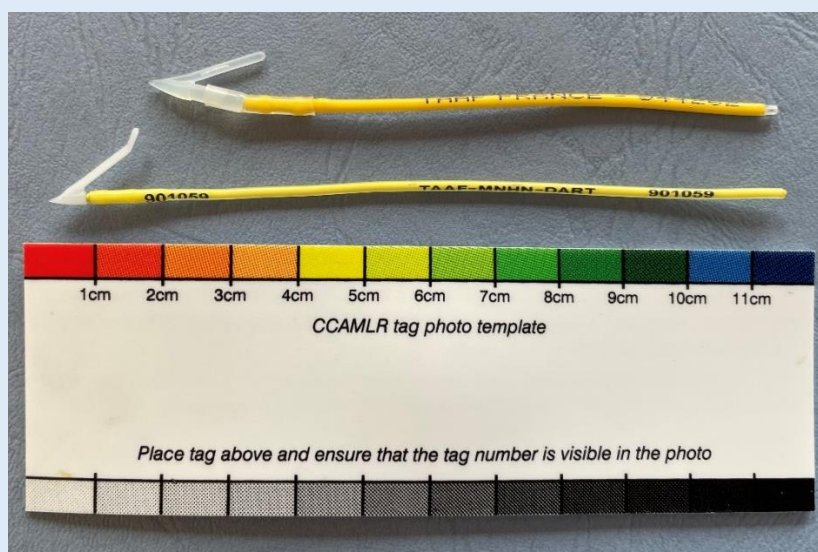


Figure C1. Marques Spaghetti utilisées de la marque Floytag (haut) et Hallprint (bas).

CHAPITRE 4

Vulnérabilité à la pêche et mesures d'impact



Source : David Beaufils

I. Introduction

L'évaluation de la **vulnérabilité** relève de la grande catégorie des processus d'évaluation des risques écologiques (En anglais : *Ecological Risk Assessment* (ERA) ; Cortés et al., 2015; Patrick, et al., 2010). L'évaluation de la vulnérabilité à la pêche permet d'estimer de manière relative ou absolue les impacts de la pêche sur les captures accessoires et de conclure sur la probabilité d'atteindre des conséquences écologiques négatives allant jusqu'à l'extinction locale d'une population (Gilman et al., 2022).

Pour évaluer la vulnérabilité à la pêche plusieurs méthodes ont donc été développées et regroupées par Hobday et al. (2011) dans une approche nommée *Ecological Risk Assessment for Effects of Fishing* (ERAEF; Figure 4.1). Cette approche permet de hiérarchiser les différentes méthodes en fonction du niveau d'intégration souhaité et de la disponibilité des données (Cortés et al., 2015; Hobday et al., 2011).

Dans le cas des captures accessoires de raies dans la pêcherie palangrière à la légine australe, le niveau de capture et le manque global de connaissances sur les trois espèces de raies capturées ont poussé les acteurs de la pêche à alerter sur les potentiels impacts de la pêche sur ces espèces (Chapitre 1, Partie IV). Cette prise de conscience constitue ce qui pourrait s'apparenter au niveau 1 du cadre d'étude ERAEF, c'est-à-dire l'évaluation par « dires d'experts ». L'évaluation des risques induits par la mortalité par pêche à l'échelle d'une population ou d'une espèce avec une meilleure précision (niveau 2 du cadre d'étude ERAEF) est possible en s'appuyant sur des méthodes d'analyse semi-quantitatives.

L'analyse semi-quantitative la plus largement utilisée pour **évaluer la vulnérabilité** des captures accessoires est l'analyse de « Productivité – Propension à la capture » (*Productivity – Susceptibility Analysis* (PSA) en anglais) qui décrit la vulnérabilité comme une fonction de la productivité et de la propension à la capture (Griffiths et al., 2017; Stobutzki et al., 2002). Dans cette analyse, la productivité est évaluée grâce à l'utilisation de différents critères intrinsèques, comme les caractéristiques démographiques. Ces critères permettent de fournir un indicateur relatif à la résilience de la population, et notamment de sa capacité à se renouveler.

Par ailleurs, la propension à la capture prend en compte plusieurs critères extrinsèques qui influencent la capturabilité et la mortalité comme la disponibilité, la sélectivité ou la résistance (Gilman et al., 2022). Cette méthode a été développée spécifiquement pour fournir des avis scientifiques relatifs à la gestion des captures accessoires et permet notamment de

classer les populations selon leur vulnérabilité (Stobutzki et al., 2002). Elle est aussi largement utilisée dans des contextes d'espèces pauvres en données pour établir des priorités pour la gestion (Griffiths et al., 2017).

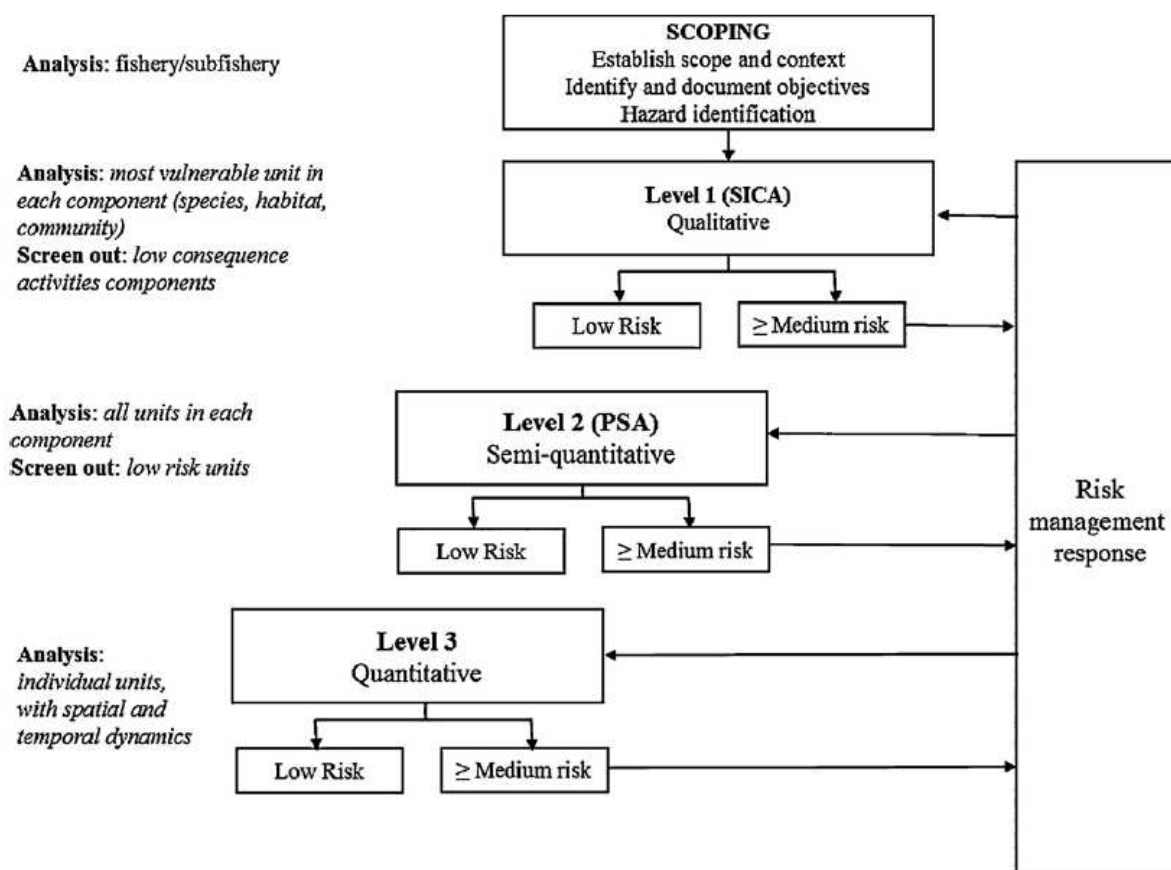


Figure 4.1 Vue d'ensemble du cadre d'étude établi par l'approche « ERAEF ». Le niveau 1 représente une analyse qualitative des risques et est souvent basé sur les avis d'experts et les données de pêche, le niveau 2 est une approche semi-quantitative et le niveau 3 est une approche entièrement quantitative basée, le plus souvent, sur des modèles d'évaluation de stock.

La productivité et la propension à la capture dans la pêcherie palangrière à la légine ont été étudiées dans les deux chapitres précédents et les données et informations acquises permettent d'appliquer la méthode PSA dans le but d'estimer et hiérarchiser de manière plus précise le degré de vulnérabilité des populations de raies.

1. La Productivité

Pour caractériser la productivité d'*A. taaf*, de *B. eatonii* et de *B. irrasa*, six critères ont été retenus en se basant sur les travaux d'Hobday et al., 2011.

- L'âge maximum ;
- La taille maximum ;
- L'âge à maturité ;
- La taille à maturité ;
- La stratégie de reproduction ;
- Le niveau trophique.

Tableau 4-1 Caractérisation de chaque critère de productivité. Les notes correspondent à 1 : productivité élevée, 2 : productivité moyenne et 3 : productivité faible. Tableau adapté d'après Georgeson et al., 2020.

	Faible productivité (3)	Productivité moyenne (2)	Productivité élevée (1)
P1. Age à maturité	> 15 ans	5 – 15 ans	< 5 ans
P2. Longévité (âge maximum)	> 25 ans	10 – 25 ans	< 10 ans
P3. Taille maximum	> 200 cm	70 – 200 cm	< 70 cm
P4. Taille à maturité	> 150 cm	40 – 150 cm	< 40 cm
P5. Stratégie de reproduction	Vivipare/Ovovivipare	Ovipare	Fertilisation et développement embryonnaire externes*
P6. Niveau trophique	> 3.25	2.75 – 3.25	< 2.75

* n'existe pas chez les élasmobranches

Ces critères, caractérisant la croissance, la reproduction et l'écologie alimentaire des espèces, ont été estimés pour chaque espèce de raie dans le cadre de ce travail de thèse et sont présentés dans le chapitre 2. Le nombre de descendant n'a pas pu être déterminé (discussion chapitre 2) et la métrique de fécondité n'a donc pas été définie dans cette thèse. Les résultats obtenus pour chaque critère et pour chacune des espèces ont ainsi été catégorisés entre 1 et 3. Les valeurs seuils ont été adaptées pour l'étude des chondrichthyens par Georgeson et al. (2020) et reprises ici (Tableau 4-1).

Tableau 4-2 Synthèse des critères de productivité présentés dans le chapitre 2 pour les trois espèces de raies. Les couleurs représentent la catégorie attribuée à chaque facteur : vert = 1 ; orange = 2 ; rouge = 3. Pour les critères P1 à P4, la valeur maximale (mâles et femelles confondus) est présentée.

Critères	<i>B. eatonii</i>	<i>B. irrasa</i>	<i>A. taaf</i>
P1. Age à maturité	3 ans	5 ans	3 – 4 ans
P2. Longévité (âge maximum)	> 10 ans	> 10 ans	> 10 ans
P3. Taille maximum	124 cm	139 cm	122 cm
P4. Taille à maturité	83 cm	109 cm	98 cm
P5. Stratégie de reproduction	Ovipare	Ovipare	Ovipare
P6. Niveau trophique	4.03	3.97	3.83
P	2.0	2.16	2.0

Les résultats présentés dans le chapitre 2 constituent une base de connaissance synthétisée dans le Tableau 4-2. La note de productivité est finalement calculée comme la moyenne des notes obtenues pour les six critères de productivité (Georgeson et al., 2020).

La note de productivité indique une productivité plus faible pour *B. irrasa* (P = 2,16), l'espèce ayant la plus grande taille et l'âge à maturité le plus tardif. *B. eatonii* et *A. taaf* ont le score de productivité le plus faible (P = 2,0) indiquant une plus forte productivité par rapport à *B. irrasa*.

2. La Propension à la capture

Pour caractériser la propension à la capture des trois espèces de raies, cinq critères ont été utilisés en se basant sur les travaux d'Hobday et al. (2011) :

- Le recouvrement spatial entre la répartition de la population et celle de la pêche ;
- L'habitat ;
- La taille moyenne des captures ;
- L'attraction pour l'engin de pêche ;
- La mortalité post-capture.

Tableau 4-3 Caractérisation de chaque critère de propension à la capture. Les notes correspondent à 1 : propension à la capture faible, 2 : propension à la capture moyenne et 3 : propension à la capture élevée. Adapté d'après Hobday et al. (2011).

Critères	Faible propension à la capture	Propension à la capture moyenne	Propension à la capture élevée
S1. Accessibilité : recouvrement horizontal de la répartition des espèces avec la pêche	<10%	10 – 30%	>30%
S2. Rencontre : Habitat	<30%	30 – 70%	>70%
S3a. Sélectivité : Tailles capturées	LT moyennes > 1,5 x L_{50}	LT moyennes > L_{50}	LT moyennes < L_{50}
S3b. Sélectivité : Attraction à l'engin de pêche (palangre)	Utilisation de répulsif	Appâts ou espèces capturées absents du régime alimentaire	Appâts ou espèces capturées présents dans le régime alimentaire
S4. Mortalité post-capture	Remise à l'eau des individus vivants avec preuve de survie post-capture	Remise à l'eau des individus vivants sans preuve de survie post-capture	Espèces mises en cale ou rejetées mortes

Ces critères, caractérisant la disponibilité des populations à la pêche, la sélectivité de la pêcherie et la résistance des espèces, ont été estimés pour chaque espèce de raie dans le cadre de ce travail de thèse et sont présentés dans le chapitre 3 (excepté pour la taille moyenne des captures qui est présentée Chapitre 2). La distribution globale des espèces n'a pas été examinée parce que peu de données sont disponibles en dehors de la zone de pêche (discuté dans la Partie 3 – Section 2, de ce chapitre), en revanche, un critère caractérisant l'attraction des espèces pour l'engin de pêche a été ajouté (Tableau 4-3). Des valeurs seuils ont été utilisées et forment des catégories de propension à la capture. Certaines d'entre elles ont été adaptées pour la pertinence de l'étude : les valeurs seuils caractérisant l'habitat, qui n'étaient pas quantifiées dans l'étude de Hobday et al. (2011), ont été fixées (Faible recouvrement vertical : < 30%, recouvrement moyen : 30 – 70% et recouvrement élevé : > 70%). Celles caractérisant la sélectivité, ont été adaptées pour l'engin de pêche d'intérêt : la palangre. La sélectivité est ainsi considérée faible si la taille moyenne des captures est supérieure à 1,5 fois la taille à maturité (L_{50}), moyenne si

elle est comprise entre L_{50} et $1,5 \times L_{50}$, et élevée si $< L_{50}$. Les résultats obtenus pour chaque critère et pour chacune des espèces sont ainsi catégorisés entre 1 et 3.

Tableau 4-4 Synthèse des résultats obtenus dans le chapitre 2. Les couleurs représentent la note attribuée à chaque facteur : vert = 1 ; orange = 2 ; rouge = 3.

Paramètres	<i>B. eatonii</i>	<i>B. irrasa</i>	<i>A. taaf</i>
S1. Accessibilité : recouvrement horizontal de la répartition des espèces avec la pêche	>30%	>30%	>30%
S2. Rencontre : Habitat	30 – 70%	> 70%	<30%
S3a. Sélectivité : Tailles capturées	Captures moyennes > L_{50}	Captures moyennes < L_{50}	Captures moyennes > L_{50}
S3b. Sélectivité : Attirance pour l'engin de pêche (palangre)	Appâts ou espèces capturées absents du régime alimentaire	Appâts ou espèces capturées absents du régime alimentaire	Appâts ou espèces capturées présents dans le régime alimentaire
S4. Mortalité post-capture	Remise à l'eau des individus vivants	Remise à l'eau des individus vivants	Preuves de survie post- capture
S	2,2	2,6	2

Les résultats présentés dans les chapitres 2 et 3 constituent une base de connaissance synthétisée dans le Tableau 4-4. La note de propension à la capture est finalement calculée comme la moyenne des notes obtenues pour les cinq critères ci-dessus.

La note de propension à la capture indique une propension à la capture élevée pour *B. irrasa* ($S = 2,6$), l'espèce dont la disponibilité est la plus élevée et dont la sélectivité inclut une plus grande proportion d'individus immatures. *A. taaf* a la note de propension à la capture la plus faible ($S = 2$) et *B. eatonii*, une note intermédiaire ($S=2,2$).

II. Estimation de la vulnérabilité

Les espèces avec une faible productivité et une propension à la capture élevée sont considérées comme étant les plus vulnérables. La vulnérabilité (v) de chaque espèce est calculée en

combinant les notes obtenues pour la productivité et la propension à la capture par l'équation suivante (Georgeson et al., 2020):

$$v = \sqrt{P^2 + S^2}$$

Les espèces sont assignées à une catégorie de vulnérabilité en fonction de v de sorte que les espèces avec $v < 2,64$ ont une faible vulnérabilité, entre 2,64 et 3,18, elles ont une vulnérabilité intermédiaire et $v > 3,18$ représente les individus avec une vulnérabilité élevée (Georgeson et al., 2020).

Dans l'état des connaissances actuelles, les trois espèces étudiées ont donc été classées dans une catégorie de vulnérabilité à la pêche intermédiaire, leur note de vulnérabilité, v , étant plus élevée pour *B. irrasa* ($v = 3.08$) que pour *A. taaf* ($v = 2.82$) et *B. eatonii* ($v = 2.90$; Figure 4.2 Résultats de la méthode PSA pour les trois espèces de raies étudiées. BEA = *B. eatonii*, BYR = *B. irrasa* et ATA = *A. taaf*. Le gradient de couleur indique le classement de vulnérabilité du jaune (vulnérabilité faible) au bleu (vulnérabilité élevée).).

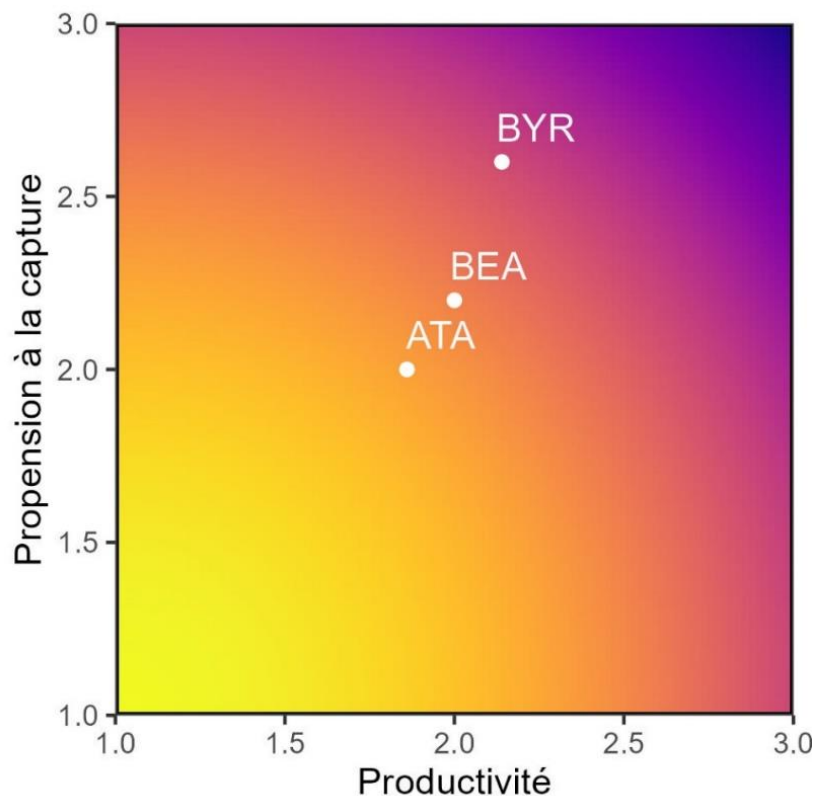


Figure 4.2 Résultats de la méthode PSA pour les trois espèces de raies étudiées. BEA = *B. eatonii*, BYR = *B. irrasa* et ATA = *A. taaf*. Le gradient de couleur indique le classement de vulnérabilité du jaune (vulnérabilité faible) au bleu (vulnérabilité élevée).

III. Discussion

1. La vulnérabilité des raies à Kerguelen et Crozet

Ce travail de thèse a permis de rassembler les connaissances disponibles, d'acquérir des connaissances inédites et d'identifier les lacunes de connaissances qui pourront faire l'objet de futures priorités de recherche. Les résultats de la méthode PSA pourront être utilisés par le gestionnaire (TAAF) pour hiérarchiser les enjeux de gestion et conservation associés aux populations de raies capturées dans la pêche.

La vulnérabilité à la pêche palangrière de légine australe des trois espèces de raies capturées à Kerguelen et Crozet est intermédiaire. A l'intérieur de cette catégorie, les trois espèces se situent sur un gradient révélant une vulnérabilité plus élevée pour *B. irrasa* et moins élevée pour *A. taaf*. Ces résultats reflètent cependant une capacité de renouvellement des populations faible par rapport aux poissons téléostéens et notamment la légine. Cela signifie que la pêche palangrière de légine australe pourrait avoir un impact significatif sur ces populations de raies si la mortalité par pêche était élevée (Dulvy et al., 2017; Musick, 1999). Or ce paramètre reste difficile à estimer (Chapitre 3, Partie III – Section 3)

Les traits d'histoire de vie des populations de raies de grande taille, d'eaux profondes et froides sont souvent extrêmes (García et al., 2008; Kyne & Simpfendorfer, 2010). Malgré les incertitudes associées aux estimations et bien que la productivité des raies capturées à Kerguelen et Crozet varie d'une espèce à l'autre, dans le cadre de l'application de la méthode PSA, les espèces ne se distinguent pas les unes des autres par leur productivité, présentant toutes une productivité assez faible. En revanche, la propension à la capture souligne des différences entre les trois espèces et c'est principalement ce critère qui permet d'établir une hiérarchie entre les espèces. Les trois espèces montrent un recouvrement de leur aire de répartition connue important avec l'étendue de la pêche, en revanche, l'effort de pêche est bien plus important à Kerguelen qu'à Crozet et la disponibilité des raies diffère dans la zone de pêche. Ainsi, pour l'application de méthodes semi-quantitatives comme PSA pour des espèces similaires, les informations données par l'étude de la propension à la capture semblent être un bon proxy pour hiérarchiser les enjeux de gestion et de conservation. Par ailleurs, cette étude permet de fournir des renseignements essentiels pour la mise en place de mesures (Chapitre 5).

2. Incertitudes et enjeux de connaissances

Les lacunes de connaissances et incertitudes sont principalement liées à i) la difficulté d'estimer certains paramètres concernant notamment les traits d'histoire de vie et ii) le mode d'acquisition de données qui repose presque uniquement sur les activités de pêche commerciale.

Les méthodes semi-quantitatives ont été développées pour l'étude d'espèces pauvres en données et sont, par conséquent, assez robustes aux incertitudes (Hobday et al., 2011). Par ailleurs, les critères sont le plus souvent estimés à dire d'expert ou par extrapolation des résultats issus d'autres populations ou espèces similaires (Hordyk & Carruthers, 2018). Dans ce travail de thèse, tous les résultats sont issus de l'étude des trois espèces d'intérêt et des analyses de sensibilité pourront être faites pour s'assurer que les incertitudes associées ont un effet limité sur les résultats. De plus, il existe plusieurs solutions pour diminuer les incertitudes ; celles-ci sont discutées dans les chapitres 2 et 3. Parmi elles, la détermination de l'âge et de la croissance demeure un challenge (**Annexe 2**), de même que l'estimation de la survie post-capture (**Annexe 8**). Cependant, deux enjeux de connaissance majeurs persistent et semblent être des priorités : la biologie reproductive et la distribution globale des espèces.

La fécondité

L'étude de la biologie reproductive des raies a été difficile dans le cadre de cette étude. D'une part, l'acquisition des données de maturité sur les femelles, nécessitant une dissection, était limitée. Ce manque de données a induit une grande incertitude autour de l'estimation de la taille à maturité, pourtant un paramètre essentiel de la productivité des espèces (Cailliet et al., 2005). L'utilisation de méthodes non létales, comme les mesures d'hormones dans le sang ou des échographies (Awruch et al., 2021; Sulikowski et al., 2016), pourrait être une solution permettant d'augmenter les capacités d'échantillonnage. D'autre part, l'estimation de la fécondité des raies n'a pas été possible. Or, ce paramètre est une priorité pour l'estimation de la vulnérabilité des trois espèces et en particulier *B. irrasa* qui est l'espèce la moins productive d'après les résultats obtenus. Le comptage des œufs formés dans les ovaires des femelles par dissection permettrait d'estimer la fécondité. En effet, les femelles possèdent un nombre limité d'ovules à féconder lors de chaque cycle reproductif (Walker, 2020).

La distribution globale des espèces

Les trois espèces ont obtenu une note de propension à la capture élevée pour le critère d'accessibilité des populations à la pêche (recouvrement spatial). Ce paramètre de capturabilité

semble donc être un enjeu particulier pour l'évaluation de la vulnérabilité des raies à Kerguelen et Crozet. En effet, les variations spatio-temporelles de la répartition des raies ne sont pas connues, tout comme les éventuels comportements de migration. Or, la mise en évidence de zone d'agrégation des populations ou de période de plus forte abondance liée à des migrations en dehors de la zone de pêche est essentielle (Martin et al., 2010; Moura et al., 2014; Mucientes et al., 2009). Cela permettrait de limiter l'accessibilité des populations à la pêche en modifiant la répartition spatiale ou temporelle de l'effort de pêche pour éviter les raies. Alors que *B. eatonii* présente une zone refuge en deçà de 500 m de profondeur, aucune zone refuge n'a pour l'instant été mise en évidence pour *B. irrasa* et *A. taaf*. L'étude des variations spatio-temporelles de l'abondance dans les zones de pêche permettrait de souligner l'importance de certaines zones pour chacune de ces espèces qui pourrait alors être protégées de la pêche, s'apparentant ainsi à des zones refuges.

Les aires de répartition connues des raies semblent presque totalement limitées aux zones de pêche. Il semble donc de première importance de connaître la distribution globale des espèces et de comprendre leurs capacités de recolonisation.

Bathyraja irrasa et *B. eatonii* sont endémiques du Plateau de Kerguelen (Stehmann, 2021). Bien qu'aussi présentes et capturées accessoirement à HIMI, rien n'indique que des comportements migratoires entre les deux zones existent. Or, étant donné les capacités de dispersion limitées en raison du manque de stade larvaire chez ces espèces (Frisk et al., 2014), il serait intéressant de s'assurer des capacités de recolonisation par les adultes en cas de déclin local d'abondance (Humphries et al., 2016). En effet, les risques de subir des effets négatifs relatifs à une pression sont aussi liés à la distribution de l'espèce et son isolement qui favorisent la dérive génétique (Chevolot et al., 2008). A Crozet, *A. taaf* est aussi capturée par la pêche en dehors de la ZEE, notamment sur les rides Del Caño (à l'ouest), Conrad (au sud) et sur le banc Elan (au sud de Kerguelen ; SIOFA Secrétariat, 2023). Cette répartition assez large suggère un comportement migratoire des adultes *A. taaf*. Il serait donc important là aussi de mener une étude sur la connectivité des populations à l'échelle du bassin océanique.

3. Limites de la méthode PSA

Bien que la méthode PSA soit largement appliquée et est un outil important pour les gestionnaires des pêches (Stobutzki et al., 2002), elle présente plusieurs limites et notamment

une incertitude élevée pour les valeurs de vulnérabilités intermédiaires (Hordyk & Carruthers, 2018).

Un grand nombre de critères peuvent être utilisés pour décrire la productivité ou la propension à la capture. Les comparaisons des valeurs de vulnérabilité avec d'autres espèces de la même famille ou d'autres populations sont donc limitées. Le choix des critères influence fortement les résultats. Par exemple, la taille à maturité et la taille maximale ont été prises en compte pour décrire la productivité des espèces, bien que ces deux paramètres soient généralement corrélés (Frisk et al., 2001). En effet, le taux de croissance diminue souvent après l'acquisition de la maturité pour allouer l'énergie disponible à la reproduction. Or, l'utilisation de plusieurs facteurs corrélés peut insérer un biais dans l'estimation de la vulnérabilité en prenant en compte plusieurs fois le même mécanisme biologique et dégrader les prédictions de vulnérabilité (Hordyk & Carruthers, 2018). L'utilisation d'un indice, déterminant par exemple la taille à maturité comme un pourcentage de la taille maximale, est donc conseillé pour remplacer ces deux valeurs (Dulvy et al., 2000; Ebert, 2005). En outre, tous les facteurs utilisés dans l'analyse de la vulnérabilité ont le même poids, ce qui peut apparaître comme un biais lorsque certains mécanismes biologiques ont une plus grande influence sur la productivité, la propension à la capture ou la résistance. Par exemple, il a été montré que l'âge à maturité avait plus d'influence sur la productivité de la population que la fécondité ou la taille maximale (Cailliet et al., 2005). Dans cette analyse les notes attribuées à l'âge à maturité ou à la fécondité ont le même effet sur la note finale de productivité qui gagnerait à être pondérée. Une étude récente a d'ailleurs montré que l'utilisation de seulement quatre critères (le taux d'accroissement de la population, la sélectivité, la mortalité post-capture et les probabilités de rencontre) permettait d'augmenter le taux de prédictions à 59% contre 41% avec 12 critères (Hordyk & Carruthers, 2018).

Par ailleurs, les deux composantes de la vulnérabilité (productivité et propension à la capture) sont analysées en étant homogènes et indépendantes. Or, la productivité d'une population est la moyenne de la productivité des différents individus qui varie en fonction de leurs caractéristiques biologiques. Par exemple, les femelles de grandes tailles ont souvent une fécondité supérieure à celle des femelles de plus petites tailles (Ebert, 2005; Mabragaña et al., 2015). De même, la survie post-capture est plus faible pour les juvéniles que pour les adultes influençant la productivité globale de la population (Benoît et al., 2013; Campbell et al., 2018; Dapp et al., 2016). Or, la propension à la capture peut varier entre les individus au sein d'une même population. La structuration spatiale des individus en fonction de leur taille peut ainsi

influencer leur accessibilité à la pêche et influencer la productivité de la population. A Kerguelen, l'étude de la structuration des populations a permis de mettre en évidence une ségrégation ontogénétique chez *B. eatonii* mais pas chez *B. irrasa* (**Annexe 1**). Ainsi, les juvéniles *B. eatonii* présents en grande partie à moins de 500 m de profondeur (hors de la zone de pêche) ne sont pas accessibles à la pêche, au contraire des juvéniles *B. irrasa*. L'accessibilité à la pêche plus grande des juvéniles associée à une survie post-capture supposée plus faible implique une mortalité plus importante que pour les autres classes d'individus. Or, l'augmentation de la mortalité des juvéniles altère significativement la croissance de la population (Walker & Hislop, 1998). Il est donc probable que l'utilisation de la méthode PSA sous-estime la vulnérabilité de *B. irrasa*. De la même manière, *B. eatonii* montre une agrégation forte des femelles matures dans la zone de pêche, augmentant ainsi leur accessibilité à la pêche. Cela implique un impact des captures sur la fécondité de la population et ses capacités de renouvellement (Ellis et al., 2008; Martin et al., 2010). La note de vulnérabilité de *B. eatonii* pourrait alors être sous-estimée.

4. Vers une quantification de l'impact de la pêche

Les résultats issus de la méthode PSA ont permis d'évaluer la vulnérabilité des trois espèces de raies et pourront servir de base pour déterminer un ordre de priorité pour la mise en place de mesures d'atténuation. En revanche, cette méthode, non quantitative, ne prend pas en compte l'intensité de l'effort de pêche et n'indique rien sur l'impact réel de la pression de pêche sur les espèces considérées (Zhou & Griffiths, 2008). C'est notamment pour cette raison que le cadre d'étude ERAEF prévoit des analyses quantitatives (niveau 3).

L'impact est le résultat de conséquences négatives d'une pression, ici la pression de pêche, sur la dynamique d'une population. Il peut, par exemple, être observé par une diminution

de l'abondance ou de la biomasse de la population par rapport à son état initial. Cependant, l'état des populations avant l'exposition à la pêche n'est pas toujours connu. La diminution de l'abondance des populations peut être un indicateur fort de l'impact de la pêche et du prélèvement des individus.

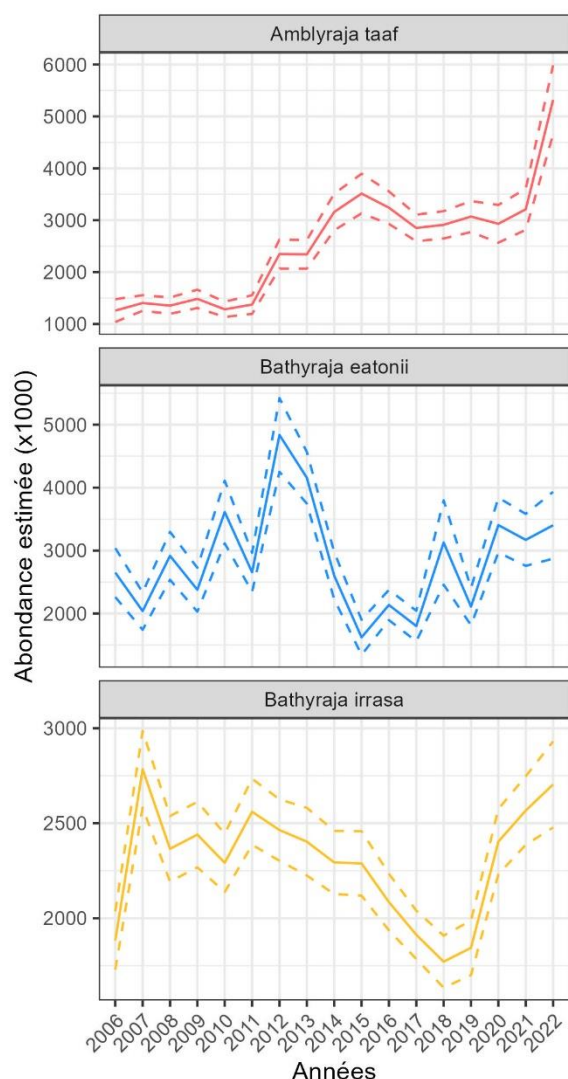


Figure 4.3 Estimations d'abondances en nombre d'individus dans la zone d'étude des trois espèces de raies en utilisant l'approche de modélisation VAST. Sources données : données observation COPEC.

Considérant les incertitudes associées aux paramètres démographiques, l'utilisation de modèles d'évaluation de stocks a été jugée prématurée. Les taux de capture ont donc été utilisés pour estimer les abondances globales à partir des données de pêche commerciales et de l'approche de modélisation VAST (**Annexe 9**).

Les premiers résultats rendent compte d'une très forte tendance à l'augmentation de l'abondance d'*A. taaf*, surtout depuis la mise en place, en 2014, de la mesure de remise à l'eau des individus (Figure 4.3). Ce résultat est en adéquation avec l'estimation élevée de survie post-capture de *A. taaf* (**Annexe 8**). En revanche, en ce qui concerne les deux espèces de *Bathyraraja* à Kerguelen, la tendance est stable sur la série temporelle malgré, depuis 2014, la remise à l'eau de la majorité des raies (**Annexe 9**).

Les premières estimations d'abondance à Crozet permettent ainsi d'estimer une mortalité par pêche et de quantifier l'effet de la pêche sur la population d'*A. taaf*, constituée entre 2019 et 2021 d'en moyenne 3,82 millions d'individus. Ainsi, avec un nombre moyen de 2 358 raies mises à bord et 17 094 raies remises à l'eau sur la même période avec une survie post-capture estimée à 0.92, la mortalité par pêche peut être estimée à 0.001 par an en moyenne. En comparaison, la mortalité par pêche acceptable pour les raies commercialisées en Atlantique Nord est bien supérieure suggérant que les raies à Crozet ne subissent pas d'impact significatif

de la pêche palangrière. Par exemple pour la raie tachetée (*Leucoraja ocellata*) la mortalité par pêche acceptable est de 0.16 (Frisk, 2002). Pour les raies de Kerguelen, la survie post-capture étant inconnue, l'estimation de la mortalité par pêche n'est pour l'instant pas possible. En revanche, il existe une relation négative entre la taille maximale et la mortalité totale acceptable pour une population (Frisk, 2002). Il serait donc probable que les mortalités que peuvent supporter les *Bathyrāja* soient inférieures à celle de *A. taaf* au vu de sa taille maximale inférieure.

L'estimation de la mortalité par pêche constitue, avec l'estimation du taux d'accroissement de la population, une base pour la mise en place de méthodes quantitatives d'évaluation de la vulnérabilité comme les modèles d'évaluation de stock ou démographiques (Cortés et al., 2015; Griffiths et al., 2019). Cependant, malgré l'acquisition de connaissances dans le cadre de ces travaux de thèse, les données sont toujours limitantes pour la mise en place de modèles d'évaluation de stocks. Par ailleurs, l'échantillonnage n'est pas assez conséquent pour mettre en place des approches moins puissantes basées sur les fréquences de taille par exemple. Toutefois, à HIMI, un modèle GYM (Generalized Yield Model, Constable et al., 2003; Constable & de la Mare, 1996) est en cours de développement sur les raies pour étudier l'effet de différents niveaux de capture sur les populations en prenant en compte l'incertitude autour des paramètres d'entrée et notamment les traits d'histoire de vie. Les résultats du chapitre 2 de cette thèse pourront alimenter les paramètres d'entrée et l'application de ce modèle pourrait être étendu à Kerguelen en faisant plusieurs scénarios au sujet de la survie post-capture des raies. Par ailleurs, la méthode SAFE (« Sustainability Assessment for Fishing Effect ») a été développée en 2008 à partir de la méthode PSA pour évaluer l'impact de la pêche sur les captures accessoires d'éla-smobran-ches. Dans cette approche quantitative, la mortalité induite par la pêche est déduite à partir de plusieurs variables comme l'abondance relative de la population dans la zone de pêche vs. dans la zone de distribution, la probabilité qu'un poisson soit capturé ou celle qu'il s'échappe (Zhou & Griffiths, 2008).

IV. Conclusion et perspective

D'après la méthode d'évaluation de la vulnérabilité mise en œuvre, les trois espèces de raies étudiées auraient une vulnérabilité intermédiaire à la pêche. Toutefois, il existe un gradient de vulnérabilité entre ces espèces avec notamment les deux *Bathyrāja* qui semblent plus vulnérables qu'*A. taaf*. Par ailleurs, d'autres indicateurs d'impacts comme les tendances

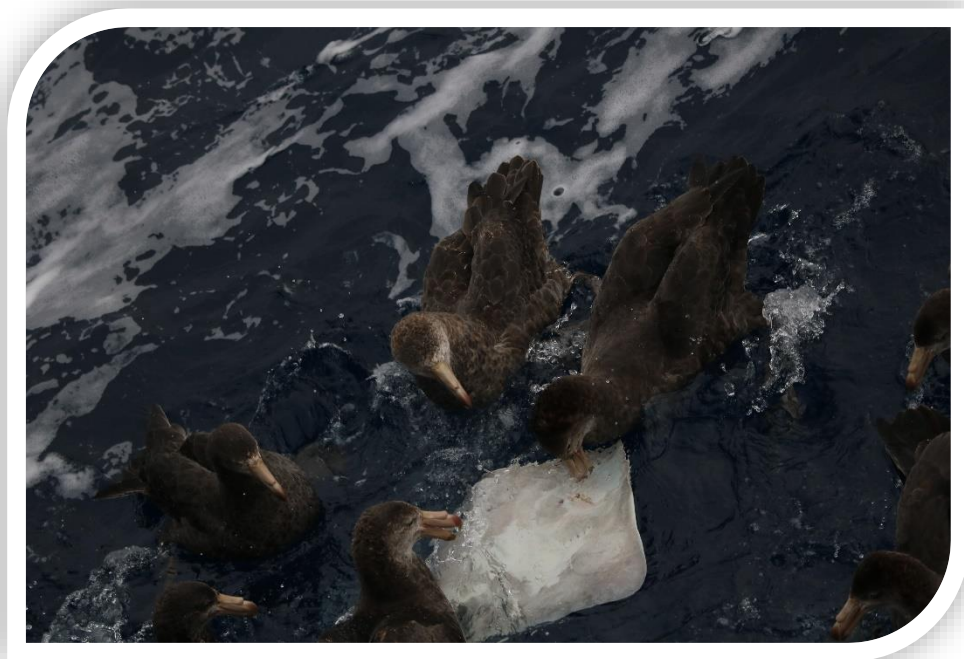
d'abondance suggèrent un impact de la pêche non négligeable sur ces deux espèces en particulier.

Cette analyse a également permis de souligner un enjeu de connaissance essentiel pour l'estimation de la vulnérabilité des raies, notamment à Kerguelen, qui est la connectivité des populations. Ces résultats suggèrent qu'il serait prudent de poursuivre l'estimation de la vulnérabilité au niveau 3 d'intégration pour les deux espèces de *Bathyraja* en utilisant notamment des méthodes comme SAFE ou EASI-FISH (Griffiths et al., 2019; Zhou & Griffiths, 2008).

Enfin, il faut noter que le but de ce travail était d'évaluer la vulnérabilité à la pêche des raies sans tenir compte des autres pressions ou perturbations potentielles. Or, il est impossible en 2023, de ne pas évoquer les dérèglements climatiques. Même si les conséquences de ces modifications environnementales sur la biodiversité et l'écologie des espèces de poissons ne sont pas clairement définies dans l'océan Austral, il faut prendre en compte qu'une espèce soumise à plusieurs pressions sera d'autant plus vulnérable à chacune d'entre elles. Ainsi, même si la pêche a un impact limité sur les populations de raies, la diminution de l'abondance induite par la pêche peut diminuer les capacités d'adaptation de l'espèce en diminuant la diversité génétique de la population (Domingues et al., 2018). De plus, les espèces ayant un niveau trophique élevé, comme les raies, sont souvent plus vulnérables aux perturbations, de par leur plasticité phénotypique limitée leur conférant peu de capacité d'adaptation (Bouchet et al., 2015). Il existe donc un besoin de suivre les paramètres de productivité et de propension à la capture pour facilement mettre en évidence des changements de vulnérabilité liés à l'évolution des traits d'histoire de vie ou des stratégies de pêche.

CHAPITRE 5

Comment réduire la mortalité par pêche des raies ?



Source : David Beaufils

I. Introduction

Alors que la productivité des individus est une caractéristique intrinsèque, qui peut varier en fonction de certains facteurs mais sur laquelle nous ne pouvons pas intervenir, la propension à la capture est totalement dépendante des techniques et stratégies de pêche. Dans le contexte d'activités de pêche opérant au sein d'espaces protégés comme une RNN, l'approche de précaution est souvent privilégiée en cas d'incertitude scientifique sur l'état des populations. Cela implique souvent la mise en œuvre de mesures de conservation ou de gestion exigeantes et ambitieuses.

Avec un niveau de vulnérabilité intermédiaire, les trois espèces de raies capturées accessoirement dans la pêcherie palangrière ne présentent pas de risque élevé de déplétion ou d'extinction des populations. Cependant, au regard des incertitudes et de certaines lacunes de connaissances, notamment sur les deux espèces de *Bathyraja* de Kerguelen (longévité, croissance, survie post-capture), il apparaît tout de même important de réduire la propension à la capture. Les connaissances acquises sur l'écologie des trois espèces de raies permettent de fournir des pistes de réflexion intéressantes pour réduire le taux de mortalité par pêche des raies.

II. Réduire la capturabilité grâce à des solutions opérationnelles

La capturabilité se réfère à tous les paramètres qui influencent la capture. D'une manière générale, des solutions pratiques nécessitant une modification de l'engin de pêche ou de la stratégie de pêche existent pour limiter les captures. Nous pouvons distinguer deux méthodes alternatives : l'évitement des captures et la réduction des captures (Gilman et al., 2022), notamment par l'évitement spatio-temporel, la modification de l'engin de pêche ou l'utilisation de répulsifs (Hall & Mainprize, 2005).

1. *L'évitement spatio-temporel des zones de fortes densités de raies*

La fermeture spatiale ou temporelle de la pêche est une approche très répandue pour protéger les espèces à certaines périodes de leur vie. Dans les pêcheries de légine françaises par exemple, la pêche est interdite à moins de 500 m de profondeur pour protéger les juvéniles de légines (Péron et al., 2016). Autre exemple, la pêche est également fermée en février-mars à Kerguelen pour limiter les captures accidentelles d'oiseaux marins présents en abondance autour des navires à cette période (Delord et al., 2010).

Le Guide de Bonnes Pratiques environnementales

Mis à jour en 2020, le Guide de Bonnes Pratiques environnementales avait pour but d'aider les capitaines à éviter les secteurs de pêche présentant les CPUE de captures accessoires (espèces non-ciblées en particulier) les plus élevées dans les ZEE de Kerguelen et Crozet. Les effets de cet outil de gestion n'ont pourtant pas été ceux escomptés puisque la quantité totale de raies capturées n'a pas diminuée depuis. Plusieurs raisons peuvent être mises en avant. Tout d'abord, la répartition de l'effort de pêche recouvrant plus de la moitié, voire l'entièreté des aires de répartition des raies, l'évitement strict des captures est difficilement atteignable. Ainsi l'évitement d'une zone avec un taux de capture de raie élevé peut mener à l'augmentation de l'effort de pêche dans une zone avec un taux de capture à peine plus faible et le résultat est alors nul. Cette conséquence souligne l'importance de considérer les effets des modifications spatiales de l'effort de pêche dans l'établissement de mesures d'atténuation des captures accessoires (Lewison et al., 2004; O'Keefe et al., 2014). Par ailleurs, les zones identifiées comme présentant un risque de capture de raies élevé peuvent parfois être concomitantes avec des zones connues pour les captures de légines élevées, appuyant la nécessité de s'assurer de la viabilité économique de telles mesures pour qu'elles soient efficaces (O'Keefe et al., 2014).

Les règles de déplacement (move-on rule)

Dans les prescriptions techniques de la pêcherie de légine australe, une règle de déplacement est prévue lorsque le taux de capture dépasse 50 raies pour 1000 hameçons (Chapitre 1 – Partie IV – Section 3.2). Cette mesure d'évitement dynamique comprend plusieurs limites. D'une part le seuil de déclenchement de la règle de déplacement est trop élevé et ne cible que de rares événements limitant l'efficacité de cette mesure. En effet, à Kerguelen par exemple, les zones ayant un risque de capture élevée, identifiées dans le Guide de Bonnes Pratiques environnementales présentent une CPUE > 8 raies pour 1000 hameçons. D'autre part, cette règle de déplacement ne concerne que le navire responsable de ce haut niveau de capture et aucune information n'est donnée aux autres navires. Or, la communication en temps réel des zones de fortes abondances de captures accessoires au sein de la flotte pourrait être un moyen efficace de limiter les captures (Hazen et al., 2018). Par ailleurs, un système d'alerte est déjà en place pour prévenir les interactions avec les mammifères marins à Kerguelen et se montre efficace.

Finalement, l'aire de répartition des raies recouvrant fortement celle des légines, les solutions d'évitement spatial des captures accessoires sont limitées.

Cependant, même si la quantité totale de raies capturées ne diminue pas, un moyen de diminuer la vulnérabilité des raies serait de prendre en compte l'interaction entre la propension à la capture et la productivité et ainsi d'éviter en priorité les composantes de la population qui contribuent le plus à son accroissement (de Juan et al., 2020). L'identification des zones fonctionnelles (nurseries, zones d'alimentation ou de reproduction) apparaît même essentielle (Thorburn et al., 2015). Ainsi l'étude de la structuration spatiale des populations pourrait servir de base à l'identification de zones qui pourraient faire l'objet de priorité de gestion pour protéger les stades de vie critique des populations de raies. Les **Annexes 1 et 5** présentent la structuration spatiale en taille et par sexe des trois espèces de raies.

2. *La modification de l'engin de pêche*

Il est possible de limiter les captures accessoires en exploitant les quelques différences de comportement ou morphologiques qui existent entre l'espèce ciblée et les espèces non-ciblées (Hall & Mainprize, 2005).

Ainsi, le type d'habitat ciblé par la pêche influence la diversité spécifique des captures. Le régime alimentaire de *B. irrasa* révèle une préférence pour les proies engendrant une probabilité de rencontre élevée avec les palangres automatiques auto-lestées. En effet, ce type de palangres plombées pour couler plus vite au filage et limiter les captures d'oiseaux, se retrouvent posées sur le substrat (Dietrich et al., 2008). Une étude menée en Géorgie du Sud sur les pêcheries à la légine a d'ailleurs montré que la CPUE de raies était plus élevée avec l'utilisation de palangres automatiques qu'avec les palangres espagnoles (où la ligne mère est flottante ; Laptivovsky et al., 2014). Ces résultats suggèrent que l'interaction des hameçons appâtés et du substrat augmenterait la capturabilité des raies qui se nourrissent sur des proies exclusivement benthiques. L'utilisation de dispositifs permettant à l'avançon et l'hameçon de flotter quelques centimètres au-dessus de la ligne et du fond pourrait permettre de réduire la capturabilité. Plusieurs études ont montré l'efficacité des avançons flottants pour réduire les taux de captures d'espèces démersales comme les requins nourrice (*Ginglymostoma cirratum*), les requins nez noir (*Carcharhinus acronotus*), et les raies pastenagues américaines (*Dasyatis americana*) dans les eaux côtières du Brésil (Afonso et al., 2011; Favaro & Côté, 2015). Cette solution permettrait une réduction des captures de *B. irrasa* mais serait probablement moins efficace pour les deux autres espèces de raies qui ont un régime alimentaire benthopélagique.

3. L'utilisation d'appâts plus sélectifs

L'action des engins de pêche « passifs » est basée sur l'attraction des espèces pour les appâts (Abesamis et al., 2014), au contraire des engins de pêche « actifs » comme le chalut. Une autre façon de diminuer la capturabilité est donc de diminuer l'attractivité des engins de pêche (Gilman et al., 2022).

Le choix des appâts est une étape essentielle lors de la mise en place de nouvelles pêcheries. En effet, chaque type d'appât possède une « odeur » et sa capacité de dispersion dans l'eau (en distance et en temps) influence l'attractivité de certaines espèces et donc le rayon d'action de la palangre (Godin et al., 2012). L'utilisation de tronçons de calmars comme appâts dans la pêcherie palangrière en Géorgie du Sud a montré une augmentation des captures accessoires de raies par rapport à l'utilisation de maquereaux ou de sardines (Laptivovsky et al., 2014). Dans d'autres contextes, l'utilisation d'appâts artificiels a montré une réduction du taux de capture des requins pélagiques (Erickson & Berkeley, 2008). Par ailleurs, le niveau de satiété des individus influencerait leur comportement de recherche alimentaire favorisant la recherche benthique en présence d'appâts lorsque les proies pélagiques se font rares (O'Connell et al., 2014) ce qui pourrait expliquer les captures de *B. eatonii* et *A. taaf*.

La grande diversité de proies trouvées dans les contenus stomacaux (poissons, céphalopodes, crustacés) ne laisse pas beaucoup de pistes d'appâts alternatifs. En outre, *A. taaf* consomme des espèces capturées accessoirement sur les lignes comme l'antimora et le grenadier donc l'attractivité est accrue pour cette espèce.

D'autre part, chez les poissons téléostéens, une relation entre la taille du corps et la taille de la mâchoire a été mise en évidence (Erzini et al., 1997) et il est vraisemblable que ce soit aussi le cas chez les poissons chondrichthyens, limitant ainsi la taille des proies. Les raies se nourrissant généralement par succion, leurs proies sont ingérées en entier et leur taille est ainsi limitée par la taille des mâchoires des raies. Cependant, aucun effet de la taille de l'appât utilisé sur le taux de captures accessoires de raies pastenagues (palangre démersales) n'a pour l'instant été mis en évidence (Piovano et al., 2010).

Dans le cadre de cette thèse, un test d'appât a été réalisé à Kerguelen pour mettre en évidence la préférence de certains appâts par rapport à d'autres (**Annexe 10**). Les résultats ont montré des taux de capture de *B. irrasa* plus faibles pour le hareng (*Clupea harengus*). Cependant, il a ensuite été remarqué que le gabarit du hareng était plus grand que celui des

autres appâts testés (maquereau et calmar ; **Annexe 10**). Par ailleurs, le taux de boëtage de hareng était aussi nettement moins bon (55%) que pour les autres appâts et les difficultés rencontrées lors de la mise en œuvre de ce protocole n'ont pas permis de conclure sur l'effet « appâts » pour chacune des deux espèces. Néanmoins, cette expérimentation suggère une influence de la taille des appâts sur le taux de capture de raies. L'utilisation d'hameçons et d'appâts plus gros pourraient être explorée pour réduire les taux de capture de raies, en particulier des plus petits individus (Poisson et al., 2019).

4. L'utilisation de répulsifs sur les engins de pêche

Au-delà de leur squelette cartilagineux, les chondrichthyens se distinguent aussi des autres groupes de poissons par la présence d'ampoules de Lorenzini surtout sur la partie antérieure de leur corps. Les cellules sensorielles qui tapissent les ampoules de Lorenzini permettent de capter des signaux électro-magnétiques dans l'environnement (Kalmijn, 1966). L'ajout de dispositifs créant un stimulus électrique ou magnétique, voire les deux combinés, a donc été exploré pour réduire les captures accessoires de chondrichthyens (Favaro & Côté, 2015). Cependant, ce genre de dispositif s'est pour l'instant révélé inefficace pour réduire les captures de raies dans les pêcheries palangrières pélagiques (Godin et al., 2013; O'Connell et al., 2014).

III. Limiter la mortalité des individus capturés

La réduction de la capturabilité des raies semble difficile à mettre en place, notamment à cause de l'accessibilité élevée des raies dans la zone de pêche et du besoin de s'assurer du maintien de la puissance de pêche pour la légine avant de modifier l'engin pour augmenter sa sélectivité. En revanche, la réduction de la mortalité par pêche des raies (immédiate et différée) serait une solution efficace pour limiter les effets de la pêche sur les populations (Gilman et al., 2022).

La mortalité des raies dépend d'un grand nombre de variables. D'une part, plusieurs caractéristiques biologiques, intrinsèques aux individus, les rendent plus sensibles aux différents stress et blessures reçus pendant le processus de capture et celui de remise à l'eau (Raby et al., 2014; Talwar et al., 2017). D'autre part, des facteurs influençant la survie post-capture sont liés aux pratiques de manipulation employées par l'équipage et aux conditions de la capture, du virage et de la relâche (Campana et al., 2009). En effet, le temps de trempe peut affecter le risque d'hypoxie, la présence de puces (crustacés nécrophages) sur le fond ou d'oiseaux lors de la remise à l'eau peut augmenter la sévérité des blessures tout comme les

pratiques à bord (Fenaughty, 2008; Musyl et al., 2011). Ainsi, la mortalité des raies est dépendante des caractéristiques de pêche d'une part et des conditions environnementales d'autre part.

1. La pratique du cut-off pour minimiser la mortalité immédiate

La mortalité immédiate des raies est constituée d'individus qui n'ont pas survécu à la capture et n'ont pas pu être remis à l'eau vivants. Mise en place en 2014, la pratique du *cut-off*, qui vise à remettre à l'eau les raies vivantes, a permis de réduire fortement la mortalité immédiate des raies. Cette diminution drastique peut notamment s'expliquer par l'arrêt presque total de valorisation des raies qui étaient auparavant mises en cales ou rejetées mortes. Ce changement de pratique s'explique à la fois par une baisse de la valeur marchande des raies et par l'obligation réglementaire de remettre les individus vivants à l'eau (*cut-off*). Cette mesure a été bien acceptée par les capitaines car le traitement des raies à bord était chronophage au regard de leur faible valeur marchande. Cette mesure a permis une diminution de 51 tonnes par an à huit tonnes par an des captures mises à bord toutes espèces confondues entre 2013 et 2014.

La quantité de raies concernées par la mortalité immédiate varie en fonction des navires et pourrait bien être influencée par les pratiques de pêche. En effet, la mortalité immédiate est liée à des mécanismes physiologiques (stress) et mécaniques associés à la capture (Benoît et al., 2012; Knotek et al., 2018, 2020; Sulikowski et al., 2018). La sévérité des blessures est aussi probablement influencée par les paramètres de pêche (temps de trempe, profondeur de capture, vitesse de virage) et environnementaux (conditions de mer, différentiel entre la température de l'eau et de l'air). Ces aspects sont discutés plus longuement dans l'**Annexe 10**. Bien que la vitesse de virage soit difficilement contrôlable (arrêts de la ligne successifs pour différentes raisons, dont la pratique du *cut-off*), l'effet d'autres variables sur la mortalité immédiate pourrait être quantifié. Cette quantification nécessiterait cependant la mise en place d'un protocole scientifique particulier qui consisterait à noter le devenir des raies sur une section de ligne avec un fort taux de capture en documentant les blessures des raies, les paramètres du virage et les informations environnementales (utilisation de CTD). Or, les zones avec un taux de capture élevé de raies sont évitées par les navires et donc difficiles à prévoir.

2. Amélioration des consignes du cut-off pour minimiser la mortalité différée

Lors du processus de capture, plusieurs étapes peuvent influencer la survie post-capture des raies.

D'abord, la capture en elle-même et notamment certains paramètres de pêche comme la profondeur de capture, ont été identifiés comme des facteurs significatifs influençant la survie post-capture pour *A. taaf* à Crozet (**Annexe 8**). Les raies capturées moins profond ont une survie plus faible, probablement liée à la vitesse de virage plus rapide. Ainsi, diminuer la vitesse de virage permettrait d'augmenter la survie différée des raies et probablement la survie immédiate aussi.

Ensuite, les pratiques de manipulation des raies à bord des navires ainsi que les conditions de remise à l'eau (comme la durée d'exposition à l'air, par exemple) peuvent influencer la survie post-capture (Benoît et al., 2013; Campana et al., 2009). Il semble donc important de sensibiliser les marins à l'importance de la bonne mise en œuvre de la pratique du *cut-off* et d'inciter à manipuler les raies de façon à ne pas aggraver leurs blessures ou leur état physiologique. Cela a été traité dans le cadre de cette thèse à travers la mise en place d'un nouveau poster d'évaluation de l'état des raies avant de les remettre à l'eau et d'une vidéo tutorielle⁵ sur la pratique du *cut-off* et les bonnes pratiques de manipulation, tous deux présentés dans l'**Annexe 10**. Ce travail a bénéficié d'une collaboration franco-australienne avec les collègues de l'Australian Antarctic Division (AAD, Kingston, Tasmanie).



Figure 5.1 Vue du bunker latéral sur le « Cap Horn » et le rideau de Brickle. Source : Nicolas Guillon

⁵ https://drive.google.com/file/d/1kXnA2e3Ot74lQBG5boklAnFxeU3ysOmf/view?usp=drive_link

Enfin, la survie post-capture des raies est aussi dépendante des conditions rencontrées après la remise à l'eau, dont la prédation par les oiseaux marins en surface. En effet, ce phénomène a déjà été observé et est difficilement quantifiable. Sur les navires à bunker, qui disposent d'un rideau de Brickle (lignes d'effarouchement pour empêcher les oiseaux marins d'approcher des captures ou appâts sur la ligne ; Figure 5.1) entourant le bunker et la zone de virage, les raies pourraient profiter d'un espace à l'abri des attaques qui leur laisserait le temps de couler. L'efficacité de ce système sur les raies n'a cependant pas été étudiée et pourrait nécessiter des adaptations techniques. En revanche, sur les navires à *moon pool*, la goulotte de rejet utilisée pour remettre les raies à l'eau ne dispose d'aucune protection contre les oiseaux. Pour minimiser les risques de prédation en surface, les raies sont parfois relâchées dans le *moon pool* sur les navires australiens (Communication personnelle). Tester sporadiquement sur les navires français, cette solution présente un risque pour les raies de se faire crocheter directement par des hameçons de la ligne en train d'être virée. Par ailleurs, l'évacuation des raies par le *moon pool* est lente car elles coulent lentement et suivent les mouvements de houle. Cette technique de remise à l'eau nécessiterait d'être étudiée plus précisément avant d'être recommandée. Un système de protection autour de la goulotte d'échappement des raies pourrait être exploré sur les navires à *moon pool*.

IV. Conclusion

Plusieurs solutions opérationnelles pourraient être explorées pour limiter la capturabilité des raies comme l'évitement spatial « dynamique » grâce à des règles de déplacement fixées à un niveau plus bas et le gel de secteurs ou demi-secteurs si le seuil de déclenchement est atteint par un ou plusieurs navires ; l'utilisation d'avançons flottants pour que l'engin de pêche soit décollé du substrat ; l'utilisation d'appâts de plus grande taille ou le développement de nouveaux répulsifs.

Ce travail de thèse a permis d'améliorer les consignes de remise à l'eau des individus afin d'harmoniser les pratiques entre navires et de maximiser la survie post-capture des raies. Cet effort devrait permettre d'augmenter la résistance des raies à la capture et ainsi leur niveau de vulnérabilité. Des efforts pourraient être consentis par les armements pour continuer à améliorer les conditions de remise à l'eau des raies et notamment réduire les risques d'attaque par les oiseaux marins grâce à des dispositifs de protection comme les rideaux de Brickle au niveau de la goulotte d'échappement des navires à *moon pool*.

CONCLUSION GENERALE



Pour estimer la vulnérabilité à la pêche des organismes, il est nécessaire d'acquérir une bonne compréhension de la biologie et de l'écologie des populations mais aussi de connaître précisément le fonctionnement et l'emprise de la pêche.

Grâce aux larges jeux de données scientifiques et déclaratives (captures, effort, localisation) collectées en routine depuis le milieu des années 2000 et les protocoles dédiés conçus et réalisés pendant la durée de cette thèse, ce travail a permis d'établir un socle de connaissances inédit sur les trois espèces de raies capturées accessoirement dans la pêcherie palangrière de légine australe des TAAF. Les études menées sur les paramètres de productivité et de propension à la capture ont permis d'obtenir les toutes premières estimations sur la taille à maturité de *A. taaf* et des populations de *B. eatonii* et *B. irrasa* à Kerguelen, sur le régime alimentaire des trois espèces et sur la survie post-capture de *A. taaf*.

Des premières estimations d'abondance ont pu être réalisées grâce à la collecte de données en routine effectuée par les COPEC depuis 2006, soulignant l'importance de telles données en l'absence de déclarations des captures totales (mis à bord et remis à l'eau) identifiées à l'espèce issus des données des capitaines.

En plus de ce socle de connaissances, ce travail de thèse a permis de développer/réviser des outils/du matériel dédiés aux raies spécifiquement à destination des COPEC et des pêcheurs : posters, tutoriels vidéo.

En utilisant les critères de Hobday et al. (2011), les valeurs seuils de productivité adaptées pour les chondrichthyens de Georgeson et al. (2020) et les connaissances acquises pendant la thèse, la conclusion est que les trois espèces de raies étudiées ont un niveau de vulnérabilité intermédiaire à la pêche ($2.82 < v < 3.08$) dans les ZEE des TAAF. Au sein de cette catégorie intermédiaire de vulnérabilité, un gradient entre les trois espèces a été mis en évidence (*B. irrasa* > *B. eatonii* > *A. taaf*). Ces trois espèces sont issues de deux familles de raies différentes et ce gradient de vulnérabilité suggère que les Arynchobatidae (*softnose skate*, du genre *Bathyraja*) sont plus vulnérables que les Rajidae (*hardnose skate*, du genre *Amblyraja*). *Amblyraja taaf*, de son nom vernaculaire raie épineuse, possède une morphologie et une anatomie différente des deux autres espèces qui lui confère probablement une meilleure résistance au processus de capture.

Ce classement correspond à l'état des connaissances actuel. Les limites et perspectives de ce travail ont été discutées dans chacun des chapitres et suggèrent que les notes de

vulnérabilité puissent évoluer avec les mises à jour de certains critères. Il reste d'une part, des incertitudes à lever sur les critères P1 et P2 (âge à maturité et longévité), S1 (accessibilité) et S2 (habitat). Des collaborations ont été initiées avec Brit Finucci (NIWA, Nouvelle-Zélande) pour tenter de déterminer l'âge à partir des épines caudales des raies et Arnaud Grüss (NIWA, Nouvelle-Zélande) pour approfondir l'utilisation des modèles VAST et notamment affiner les estimations d'abondance spatialisées pour mettre en évidence des *hotspots* d'abondance des raies dans la zone de pêche. Par ailleurs, la visite des collections du MNHN par Helen O'Neill (CSIRO, Australie) est prévue pour faire une révision taxonomique de *B. eatonii* sur le Plateau de Kerguelen. Les différences observées sur les individus capturées à Kerguelen et HIMI et le spécimen type suggérant l'existence de plusieurs espèces sur le Plateau de Kerguelen. De plus, une étude est en cours à HIMI (Jaimie Cleeland et Colette Appert) pour étudier les comportements de *B. irrasa* avec des marques électroniques type PSAT et pourra permettre d'affiner nos connaissances sur l'utilisation de l'habitat par cette espèce et sa survie post-capture.

D'autre part, il reste des lacunes de connaissances sur la fécondité et le critère S4 (mortalité post-capture). La poursuite de la collecte de données biométriques et notamment sur la maturité permettra de réduire les incertitudes sur les estimations de taille à maturité et d'améliorer les connaissances sur la biologie reproductive des raies (fréquence des cycles reproductif et nombre de descendants produits). L'analyse des données de CMR à Kerguelen (programme toujours en cours) permettra également d'obtenir des estimations de survie post-capture pour *B. eatonii* et *B. irrasa*.

La première mesure d'impact de *A. taaf* permet de relativiser l'enjeu de conservation associé aux captures accessoires de raies dans la zone. Bien que les estimations d'abondance nécessitent d'être affinées, le taux de mortalité par pêche (0.001) suggère que la population est loin d'être considérée à risque de déplétion. En revanche, la situation est bien différente à Kerguelen où les niveaux de capture sont beaucoup plus élevés dû au TAC de légine australe plus élevé dans cette ZEE. Si l'enjeu de conservation des raies se confirmait à Kerguelen, le chapitre 5 propose un certain nombre de mesures réglementaires ou des développements techniques sur les navires pour réduire la propension à la capture. Notamment l'amélioration des conditions de remise à l'eau des raies pour éviter les attaques par les oiseaux marins.

Au regard des résultats présentés dans cette thèse, un atelier pourra être mené entre scientifiques, gestionnaires et armements pour ré-évaluer l'efficacité et/ou la pertinence des mesures de gestion et des objectifs du plan de gestion de la pêcherie concernant les raies.

L'enjeu mondial des captures accessoires a fait ressortir le besoin de collaboration entre les scientifiques, les gestionnaires et les armements de pêche pour bien comprendre le contexte socio-économique des pêcheries et développer des stratégies efficaces de réduction des captures accessoires (Lewison et al., 2011). L'aboutissement de ce projet de thèse est par exemple l'œuvre de la bonne collaboration de tous les acteurs de la pêcherie. En l'espace de trois ans, j'ai pu proposer des protocoles scientifiques dans le cadre des PCE mis en place par les TAAF qui ont été mis en œuvre par les COPEC ou les capitaines. Le succès de la plupart de ces protocoles, essentiel à la thèse, en est le fruit.

Références bibliographiques

- Abesamis, R. A., Green, A. L., Russ, G. R., & Jadloc, C. R. L. (2014). The intrinsic vulnerability to fishing of coral reef fishes and their differential recovery in fishery closures. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24(4), 1033-1063. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9362-x>
- Afonso, A. S., Hazin, F. H. V., Carvalho, F., Pacheco, J. C., Hazin, H., Kerstetter, D. W., Murie, D., & Burgess, G. H. (2011). Fishing gear modifications to reduce elasmobranch mortality in pelagic and bottom longline fisheries off Northeast Brazil. *Fisheries Research*, 108(2-3), 336-343. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.01.007>
- Ainsley, S. M., Ebert, D. A., & Cailliet, G. M. (2011). Age, growth, and maturity of the whitebrow skate, *Bathyraja minispinosa*, from the eastern Bering Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 68(7), 1426-1434. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr072>
- Alverson, D. L. (1994). *A Global Assessment of Fisheries Bycatch and Discards*. Food & Agriculture Org.
- Améziane, N., Eléaume, M., Hemery, L. G., Monniot, F., Hemery, A., Hauteceœur, M., & Dettai, A. (2011). Biodiversity of the benthos off Kerguelen Islands: Overview and perspectives. In G. Duhamel & D. Welsford (Éds.), *The Kerguelen Plateau: Marine ecosystem and fisheries* (Société française d'Ichtyologie).
- Andrews, K. S., Williams, G. D., Farrer, D., Tolimieri, N., Harvey, C. J., Bargmann, G., & Levin, P. S. (2009). Diel activity patterns of sixgill sharks, *Hexanchus griseus*: The ups and downs of an apex predator. *Animal Behaviour*, 78(2), 525-536. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.027>
- Andrzejaczek, S., Lucas, T. C. D., Goodman, M. C., Hussey, N. E., Armstrong, A. J., Carlisle, A. B., Coffey, D. M., Gleiss, A. C., Huveneers, C., Jacoby, D. M. P., Meekan, M. G., Mourier, J., Peel, L. R., Abrantes, K., Afonso, A. S., Ajemian, M. J., Anderson, B. N., Anderson, S. D., Araujo, G., ... Curnick, D. J. (2022). Diving into the vertical dimension of elasmobranch movement ecology. *SCIENCE ADVANCES*, 8.
- Arkhipkin, A. I., Baumgartner, N., Brickle, P., Laptikhovsky, V. V., Pomper, J. H. W., & Shcherbich, Z. N. (2008). Biology of the skates *Bathyraja brachyurops* and *B. griseocauda* in waters around the Falkland Islands, Southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 65(4), 560-570. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn015>
- Arrington, M. B., Helser, T. E., Benson, I. M., Essington, T. E., Matta, M. E., & Punt, A. E. (2021). Rapid age estimation of longnose skate (*Raja rhina*) vertebrae using near-infrared spectroscopy. *Marine and Freshwater Research*, 73(1), 71-80. <https://doi.org/10.1071/MF21054>
- Awruch, C. A., Bell, J. D., Semmens, J. M., & Lyle, J. M. (2021). Life history traits and conservation actions for the Maugean skate (*Zearaja maugeana*), an endangered species occupying an anthropogenically impacted estuary. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(8), 2178-2192. <https://doi.org/10.1002/aqc.3579>
- Barbini, S. A., Sabadin, D. E., & Lucifora, L. O. (2018). Comparative analysis of feeding habits and dietary niche breadth in skates: The importance of body size, snout length, and depth. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28(3), 625-636. <https://doi.org/10.1007/s11160-018-9522-5>
- Barnett, A., Yick, J., Abrantes, K., & Awruch, C. (2013). Trophic ecology of an abundant predator and its relationship with fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 494, 241-248. <https://doi.org/10.3354/meps10577>
- Barnett, L. A. K., Winton, M. V., Ainsley, S. M., Cailliet, G. M., & Ebert, D. A. (2013). *Comparative Demography of Skates: Life-History Correlates of Productivity and*

- Implications for Management. PLOS ONE, 8(5), e65000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065000>
- Barría, C., Navarro, J., & Coll, M. (2018). Feeding habits of four sympatric sharks in two deep-water fishery areas of the western Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 142, 34-43. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.09.010>
- Barrowclift, E., Gravel, S., Pardo, S., Bigman, J., Berggren, P., & Dulvy, N. (2023). Tropical rays are intrinsically more sensitive to overfishing than the temperate skates. *Biological Conservation*, 281, 110003. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110003>
- Baum, E. A. J. K., Worm, B., Harley, S. J., & Doherty, P. A. (2003). Atlantic Collapse and Conservation of Shark Populations in the Northwest.
- Baum, J. K., & Myers, R. A. (2004). Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecology Letters*, 7(2), 135-145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00564.x>
- Beaman, R., & O'Brien, P. (2011). Kerguelen Plateau Bathymetric Grid, November 2010. 2011/22, 20. <https://www.semanticscholar.org/paper/Kerguelen-Plateau-Bathymetric-Grid%2C-November-2010-Beaman-O'Brien/491ad968fe6c10667d5651d428d208401c249fe9>
- Belleggia, M., Mabrugaña, E., Figueroa, D. E., Scenna, L. B., Barbini, S. A., & Astarloa, J. M. D. de. (2008). Food habits of the broad nose skate, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. *Scientia Marina*, 72(4), 4. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n4701>
- 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(1), 317-333. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0721-5>
- Benoît, H. P., Hurlbut, T., & Chassé, J. (2010). Assessing the factors influencing discard mortality of demersal fishes using a semi-quantitative indicator of survival potential. *Fisheries Research*, 106(3), 436-447. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.09.018>
- Benoît, H. P., Hurlbut, T., Chassé, J., & Jonsen, I. D. (2012). Estimating fishery-scale rates of discard mortality using conditional reasoning. *Fisheries Research*, 125-126, 318-330. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.12.004>
- Benoît, H. P., Plante, S., Kroiz, M., & Hurlbut, T. (2013). A comparative analysis of marine fish species susceptibilities to discard mortality : Effects of environmental factors, individual traits, and phylogeny. *ICES Journal of Marine Science*, 70(1), 99-113. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss132>
- Bertrand, S., Díaz, E., & Niquen, M. (2004). Interactions between fish and fisher's spatial distribution and behaviour : An empirical study of the anchovy (*Engraulis ringens*) fishery of Peru. *ICES Journal of Marine Science*, 61(7), 1127-1136. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.07.016>
- Bisch, A., & Elliott, S. A. M. (2022). Modelling the distribution of vulnerable skate from fisheries dependent data using imperfect detection. *Progress in Oceanography*, 206, 102859. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102859>
- Bizzarro, J. J., Broms, K. M., Logsdon, M. G., Ebert, D. A., Yoklavich, M. M., Kuhnz, L. A., & Summers, A. P. (2014). Spatial Segregation in Eastern North Pacific Skate Assemblages. PLOS ONE, 9(10), e109907. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109907>
- Blain, S., Sarthou, G., & Laan, P. (2008). Distribution of dissolved iron during the natural iron-fertilization experiment KEOPS (Kerguelen Plateau, Southern Ocean). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7), 594-605. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.028>

- Bonfil, R. (1994). Overview of World Elasmobranch Fisheries. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper (FAO) Eng No. 341.
- Booth, H., Squires, D., & Milner-Gulland, E. J. (2020). The mitigation hierarchy for sharks : A risk-based framework for reconciling trade-offs between shark conservation and fisheries objectives. *Fish and Fisheries*, 21(2), 269-289. <https://doi.org/10.1111/faf.12429>
- Bouchet, P. J., Meeuwig, J. J., Salgado Kent, C. P., Letessier, T. B., & Jenner, C. K. (2015). Topographic determinants of mobile vertebrate predator hotspots : Current knowledge and future directions. *Biological Reviews*, 90(3), 699-728. <https://doi.org/10.1111/brv.12130>
- Boyce, J. R. (1996). An Economic Analysis of the Fisheries Bycatch Problem*.
- Braccini, J. M., & Perez, J. E. (2005). Feeding habits of the sand skate *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) : Sources of variation in dietary composition. *Marine and Freshwater Research*, 56, 395-403.
- Bradshaw, C. J. A., Mollet, H. F., & Meekan, M. G. (2007). Inferring population trends for the world's largest fish from mark-recapture estimates of survival. *Journal of Animal Ecology*, 76(3), 480-489. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01201.x>
- Brickle, P., Laptikhovsky, V., Pompert, J., & Bishop, A. (2003). Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajid species on the Falkland Islands' shelf. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(5), 1119-1125. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008373h>
- Brooks, N. (2003). Vulnerability, risk and adaptation : A conceptual framework.
- Caccavo, J. A., Christiansen, H., Constable, A. J., Ghigliotti, L., Trebilco, R., Brooks, C. M., Cotte, C., Desvignes, T., Dornan, T., Jones, C. D., Koubbi, P., Saunders, R. A., Strobel, A., Vacchi, M., van de Putte, A. P., Walters, A., Waluda, C. M., Woods, B. L., & Xavier, J. C. (2021). Productivity and Change in Fish and Squid in the Southern Ocean. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2021.624918>
- Cailliet, G. M. (2015). Perspectives on elasmobranch life-history studies : A focus on age validation and relevance to fishery management. *Journal of Fish Biology*, 87(6), 1271-1292. <https://doi.org/10.1111/jfb.12829>
- Cailliet, G. M., & Goldman, K. (2004). Age Determination and Validation in Chondrichthyan Fishes. In J. Musick, J. Carrier, & M. Heithaus (Éds.), *Biology of Sharks and Their Relatives* (Vol. 20043354, p. 399-447). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780203491317.pt3>
- Cailliet, G. M., Musick, J. A., Simpfendorfer, C. A., & Stevens, J. D. (2005). Ecology and Life History Characteristics of Chondrichthyan Fish. In S. L. Fowler, R. D. Cavanagh, M. Camhi, G. H. Burgess, G. M. Cailliet, S. V. Fordham, C. A. Simpfendorfer, & J. A. Musick (Éds.), *Sharks, Rays and Chimaeras : The Status of the Chondrichthyan Fishes*.
- Cailliet, G. M., Smith, W. D., Mollet, H. F., & Goldman, K. J. (2006). Age and growth studies of chondrichthyan fishes : The need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes*, 77(3), 211-228. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9105-5>
- Campana, S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, 59(2), 197-242. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00127.x>
- Campana, S. E., Joyce, W., Fowler, M., & Showell, M. (2016). Discards, hooking, and post-release mortality of porbeagle (*Lamna nasus*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian pelagic longline fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 73(2), 520-528. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv234>

- Campana, S. E., Natanson, L. J., & Myklevoll, S. (2002). Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(3), 450-455. <https://doi.org/10.1139/f02-027>
- Campana, S., Joyce, W., & Manning, M. (2009). Bycatch and discard mortality in commercially caught blue sharks *Prionace glauca* assessed using archival satellite pop-up tags. *Marine Ecology Progress Series*, 387, 241-253. <https://doi.org/10.3354/meps08109>
- Campbell, M. J., McLennan, M. F., Courtney, A. J., Simpfendorfer, C. A., Campbell, M. J., McLennan, M. F., Courtney, A. J., & Simpfendorfer, C. A. (2018). Post-release survival of two elasmobranchs, the eastern shovelnose ray (*Aptychotrema rostrata*) and the common stingaree (*Trygonoptera testacea*), discarded from a prawn trawl fishery in southern Queensland, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 69(4), 551-561. <https://doi.org/10.1071/MF17161>
- Catchpole, T. L., Feekings, J. P., Madsen, N., Palialexis, A., Vassilopoulou, V., Valeiras, J., Garcia, T., Nikolic, N., & Rochet, M.-J. (2014). Using inferred drivers of discarding behaviour to evaluate discard mitigation measures. *ICES Journal of Marine Science*, 71(5), 1277-1285. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst170>
- Catchpole, T. L., Frid, C. L. J., & Gray, T. S. (2005). Discards in North Sea fisheries : Causes, consequences and solutions. *Marine Policy*, 29(5), 421-430. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2004.07.001>
- CCAMLR Secretariat. (2014). Review of skate (*Rajiformes*) by-catch in CCAMLR toothfish fisheries [WG-FSA-14/12, CCAMLR]. https://www.ccamlr.org/en/system/files/meeting_documents/fsa-14-12.pdf
- CCAMLR Secretariat. (2023a). Fishery Report 2022 : *Dissostichus eleginoides* at Crozet Island French EEZ (Subarea 58.6).
- CCAMLR Secretariat. (2023b). Fishery Report 2022 : *Dissostichus eleginoides* at Kerguelen Islands French EEZ (Division 58.5.1).
- Cedrola, P. V., González, A. M., & Pettovello, A. D. (2005). Bycatch of skates (*Elasmobranchii* : *Arhynchobatidae*, *Rajidae*) in the Patagonian red shrimp fishery. *Fisheries Research*, 71(2), 141-150. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.08.031>
- Chapman, C. C., Lea, M.-A., Meyer, A., Sallée, J.-B., & Hindell, M. (2020). Defining Southern Ocean fronts and their influence on biological and physical processes in a changing climate. *Nature Climate Change*, 10(3), 3. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0705-4>
- Cherel, Y., Duhamel, G., & Gasco, N. (2004). Cephalopod fauna of subantarctic islands : New information from predators. *Marine Ecology Progress Series*, 266, 143-156.
- Cherel, Y., Fontaine, C., Richard, P., & Labat, J.-P. (2010). Isotopic niches and trophic levels of myctophid fishes and their predators in the Southern Ocean. *Limnology and Oceanography*, 55(1), 324-332. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.1.0324>
- Cherel, Y., & Hobson, K. (2007). Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators : A tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 329, 281-287. <https://doi.org/10.3354/meps329281>
- Cherel, Y., & Weimerskirch, H. (1995). Seabirds as indicators of marine resources: black-browed albatrosses feeding on ommastrephid squids in Kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series*, 129, 295-300. <https://doi.org/10.3354/meps129295>
- Cherel, Y., Xavier, J., de Grissac, S., Trouvé, C., & Weimerskirch, H. (2017). Feeding ecology, isotopic niche, and ingestion of fishery-related items of the wandering albatross *Diomedea exulans* at Kerguelen and Crozet Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 565, 197-215. <https://doi.org/10.3354/meps11994>
- Chevolot, M., Ellis, J. R., Rijnsdorp, A. D., Stam, W. T., & Olsen, J. L. (2008). Temporal changes in allele frequencies but stable genetic diversity over the past 40 years in the

- Irish Sea population of thornback ray, *Raja clavata*. *Heredity*, 101(2), 120-126. <https://doi.org/10.1038/hdy.2008.36>
- Chin, A., Mourier, J., & Rummer, J. L. (2015). Blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) show high capacity for wound healing and recovery following injury. *Conservation Physiology*, 3(1), cov062. <https://doi.org/10.1093/conphys/cov062>
- Cicia, A. M., Schlenker, L. S., Sulikowski, J. A., & Mandelman, J. W. (2012). Seasonal variations in the physiological stress response to discrete bouts of aerial exposure in the little skate, *Leucoraja erinacea*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162(2), 130-138. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.06.003>
- Clarke, S. C., McAllister, M. K., Milner-Gulland, E. J., Kirkwood, G. P., Michielsens, C. G. J., Agnew, D. J., Pikitch, E. K., Nakano, H., & Shivji, M. S. (2006). Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. *Ecology Letters*, 9(10), 1115-1126. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00968.x>
- Clarke, S., Milner-Gulland, E. J., & Bjørndal, T. (2007). Social, Economic, and Regulatory Drivers of the Shark Fin Trade. *Marine Resource Economics*, 22(3), 305-327. <https://doi.org/10.1086/mre.22.3.42629561>
- Clavareau, L., Marzloff, M. P., Trenkel, V. M., Bulman, C. M., Gourguet, S., Le Gallic, B., Hervann, P.-Y., Péron, C., Gasco, N., Faure, J., & Tixier, P. (2020). Comparison of approaches for incorporating depredation on fisheries catches into Ecopath. *ICES Journal of Marine Science*, 77(7-8), 3153-3167. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa219>
- Constable, A. J., & de la Mare, W. K. (1996). A generalised model for evaluating yield and the long-term status of fish stocks under conditions of uncertainty. *CCAMLR Science*, 3, 31-54.
- Constable, A. J., Williamson, A. T., & de la Mare, W. K. (2003). Generalised Yield Model : User's Manual and Specifications. Version 5.01b. Australian Antarctic Division.
- Cortés, E. (1999). Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56(5), 707-717. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0489>
- Cortés, E. (2000). Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8(4), 299-344. <https://doi.org/10.1080/10408340308951115>
- Cortés, E., Brooks, E. N., & Shertzer, K. W. (2015). Risk assessment of cartilaginous fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, 72(3), 1057-1068. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu157>
- Costello, C., Ovando, D., Hilborn, R., Gaines, S. D., Deschenes, O., & Lester, S. E. (2012). Status and Solutions for the World's Unassessed Fisheries. *Science*, 338(6106), 517-520. <https://doi.org/10.1126/science.1223389>
- Crowder, L. B., & Murawski, S. A. (1998). Fisheries Bycatch : Implications for Management. *Fisheries*, 23(6), 8-17. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1998\)023<0008:FBIFM>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1998)023<0008:FBIFM>2.0.CO;2)
- Dapp, D. R., Huvaneers, C., Walker, T. I., Drew, M., & Reina, R. D. (2016). Moving from Measuring to Predicting Bycatch Mortality : Predicting the Capture Condition of a Longline-Caught Pelagic Shark. *Frontiers in Marine Science*, 2. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00126>
- Davidson, L. N. K., Krawchuk, M. A., & Dulvy, N. K. (2016). Why have global shark and ray landings declined : Improved management or overfishing? *Fish and Fisheries*, 17(2), 438-458. <https://doi.org/10.1111/faf.12119>
- Davis, M. W. (2002). Key principles for understanding fish bycatch discard mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(11), 1834-1843. <https://doi.org/10.1139/f02-139>

- Davis, M. W. (2010). Fish stress and mortality can be predicted using reflex impairment. *Fish and Fisheries*, 11(1), 1-11. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2009.00331.x>
- de Juan, S., Hinz, H., Sartor, P., Vitale, S., Bentes, L., Bellido, J. M., Musumeci, C., Massi, D., Gancitano, V., & Demestre, M. (2020). Vulnerability of Demersal Fish Assemblages to Trawling Activities : A Traits-Based Index. *Frontiers in Marine Science*, 7, 44. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00044>
- Delord, K., Cotté, C., Péron, C., Marteau, C., Pruvost, P., Gasco, N., Duhamel, G., Cherel, Y., & Weimerskirch, H. (2010). At-sea distribution and diet of an endangered top predator : Relationship between white-chinned petrels and commercial longline fisheries. *Endangered Species Research*, 13(1), 1-16. <https://doi.org/10.3354/esr00309>
- Denéchère, R., van Denderen, P. D., & Andersen, K. H. (2022). Deriving Population Scaling Rules from Individual-Level Metabolism and Life History Traits. *The American Naturalist*, 199(4), 564-575. <https://doi.org/10.1086/718642>
- des Clers, S., & Deleau, M. (2022). Marine Stewardship Council (MSC) third Surveillance Audit : SARPC Kerguelen and Crozet toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fishery. Control Union (UK) Limited.
- Dietrich, K. S., Melvin, E. F., & Conquest, L. (2008). Integrated weight longlines with paired streamer lines – Best practice to prevent seabird bycatch in demersal longline fisheries. *Biological Conservation*, 141(7), 1793-1805. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.023>
- Domingues, R. R., Hilsdorf, A. W. S., & Gadig, O. B. F. (2018). The importance of considering genetic diversity in shark and ray conservation policies. *Conservation Genetics*, 19(3), 501-525. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-1038-3>
- Dragon, A.-C., Marchand, S., Authier, M., Cotté, C., Blain, S., & Guinet, C. (2011). Insights into the spatio-temporal productivity distribution in the Indian Sector of the Southern Ocean provided by satellite observations. In G. Duhamel & D. Welsford (Éds.), *The Kerguelen Plateau : Marine ecosystem and fisheries* (Société Française d'Ichtyologie, p. 57-67).
- Duhamel, G. (1993). Campagne SKALP 1987 et 1988 aux îles Kerguelen à bord des navires « Skif » et « Kalper ». (Les Rapports des Campagnes à la Mer 93-01). Institut Français pour la Recherche et la Technologie Polaires.
- Duhamel, G., Gasco, N., & Davaine, P. (2005). Poisson des Iles Kerguelen et Crozet. Guide régional de l'océan Austral (Muséum national d'Histoire naturelle).
- Duhamel, G., Péron, C., Sinègre, R., Chazeau, C., Gasco, N., Hauteceur, M., Martin, A., Durand, I., & Causse, R. (2019). Important readjustments in the biomass and distribution of groundfish species in the northern part of the Kerguelen Plateau and Skiff Bank. *CCAMLR Science Proceedings of the Second Symposium on the Kerguelen Plateau*, 50.
- Duhamel, G., & Williams, R. (2011). History of whaling, sealing, fishery and aquaculture trials in the area of the Kerguelen Plateau. In G. Duhamel & D. Welsford (Éds.), *The Kerguelen Plateau : Marine ecosystem and fisheries* (Société Française d'Ichtyologie, p. 15-28).
- Dulvy, N. K., Baum, J. K., Clarke, S., Compagno, L. J. V., Cortés, E., Domingo, A., Fordham, S., Fowler, S., Francis, M. P., Gibson, C., Martínez, J., Musick, J. A., Soldo, A., Stevens, J. D., & Valenti, S. (2008). You can swim but you can't hide : The global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18(5), 459-482. <https://doi.org/10.1002/aqc.975>
- Dulvy, N. K., Bineesh, K. K., Cheok, J., Dharmadi, D., Finucci, B., Pacoureau, N., & Sherman, C. S. (2020). Kerguelen Sandpaper Skate (*Bathyraja irrasa*) [Technical Report IUCN].

- International Union for Conservation of Nature.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T161659A124523337.en>
- Dulvy, N. K., Fowler, S. L., Musick, J. A., Cavanagh, R. D., Kyne, P. M., Harrison, L. R., Carlson, J. K., Davidson, L. N., Fordham, S. V., Francis, M. P., Pollock, C. M., Simpfendorfer, C. A., Burgess, G. H., Carpenter, K. E., Compagno, L. J., Ebert, D. A., Gibson, C., Heupel, M. R., Livingstone, S. R., ... White, W. T. (2014). Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife*, 3, e00590. <https://doi.org/10.7554/eLife.00590>
- Dulvy, N. K., Metcalfe, J. D., Glanville, J., Pawson, M. G., & Reynolds, J. D. (2000). Fishery Stability, Local Extinctions, and Shifts in Community Structure in Skates. *Conservation Biology*, 14(1), 283-293. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98540.x>
- Dulvy, N. K., Pacoureau, N., Rigby, C. L., Pollom, R. A., Jabado, R. W., Ebert, D. A., Finucci, B., Pollock, C. M., Cheok, J., Derrick, D. H., Herman, K. B., Sherman, C. S., VanderWright, W. J., Lawson, J. M., Walls, R. H. L., Carlson, J. K., Charvet, P., Bineesh, K. K., Fernando, D., ... Simpfendorfer, C. A. (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology*, 31(21), 4773-4787.e8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062>
- Dulvy, N. K., Simpfendorfer, C. A., Davidson, L. N. K., Fordham, S. V., Bräutigam, A., Sant, G., & Welch, D. J. (2017). Challenges and Priorities in Shark and Ray Conservation. *Current Biology*, 27(11), R565-R572. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.038>
- Ebert, D. A. (2005). Reproductive biology of skates, Bathyraja (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope. *Journal of Fish Biology*, 66(3), 618-649. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00628.x>
- Ebert, D. A., & Bizzarro, J. (2007). Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes : Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes*, 80, 221-237. <https://doi.org/10.1007/s10641-007-9227-4>
- Elliott, S. A. M., Carpentier, A., Feunteun, E., & Trancart, T. (2020). Distribution and life history trait models indicate vulnerability of skates. *Progress in Oceanography*, 181, 102256. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102256>
- Ellis, J. R., Clarke, M. W., Corts, E., Heessen, H. J. L., Apostolaki, P., Carlson, J. K., & Kulka, D. W. (2008). Management of Elasmobranch Fisheries in the North Atlantic. In A. Payne, J. Cotter, & T. Potter (Éds.), *Advances in Fisheries Science* (p. 184-228). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781444302653.ch9>
- Ellis, J. R., Phillips, S. R. M., & Poisson, F. (2017). A review of capture and post-release mortality of elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*, 90(3), 653-722. <https://doi.org/10.1111/jfb.13197>
- Endicott, M., & Agnew, D. J. (2004). The survivorship of rays discarded from the South Georgia longline fishery. *CCAMLR Science*, 11, 155-164.
- Enever, R., Catchpole, T. L., Ellis, J. R., & Grant, A. (2009). The survival of skates (Rajidae) caught by demersal trawlers fishing in UK waters. *Fisheries Research*, 97(1-2), 72-76. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.01.001>
- Erickson, D. L., & Berkeley, S. A. (2008). Methods to Reduce Bycatch Mortality in Longline Fisheries. In M. Camhi, E. K. Pikitch, & Babcock (Éds.), *Sharks of the Open Ocean* (p. 462-471). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781444302516.ch36>
- Erzini, K., Gonçalves, J. M. S., Bentes, L., & Lino, P. G. (1997). Fish mouth dimensions and size selectivity in a Portuguese longline fishery. *Journal of Applied Ichthyology*, 13(1), 41-44. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1997.tb00097.x>
- Escolar, M., Diez, M., Hernández, D., Marecos, Á., Campodónico, S., & Bremec, C. (2009). Invertebrate bycatch in Patagonian scallop fishing grounds : A study case with data

- obtained by the On Board Observers Program. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(2). <https://doi.org/10.4067/S0718-19572009000200010>
- Faure, J., Gasco, N., Bonillo, C., Munaron, J.-M., Cherel, Y., & Péron, C. (2023). Feeding ecology of two deep-sea skates bycaught on demersal longlines off Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 194, 103980. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2023.103980>
- Favaro, B., & Côté, I. M. (2015). Do by-catch reduction devices in longline fisheries reduce capture of sharks and rays? A global meta-analysis. *Fish and Fisheries*, 16(2), 300-309. <https://doi.org/10.1111/faf.12055>
- Fenaughty, J. M. (2008). A review of the methods used to release skates (Rajids), with or without tags, in Antarctic Exploratory Fisheries [Document WG-FSA-08/30, CCAMLR]. <https://partage.mnhn.fr/service/home/~/?auth=co&loc=fr&id=27361&part=3>
- Féral, J.-P., & Poulin, E. (2011). Kerguelen Islands : A living laboratory to understand the benthic biodiversity of the Antarctic. In G. Duhamel & D. Welsford (Éds.), *The Kerguelen Plateau : Marine ecosystem and fisheries* (Société française d'Icthyologie, p. 151-156).
- Ferretti, F., Worm, B., Britten, G. L., Heithaus, M. R., & Lotze, H. K. (2010). Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters*, 13(8), 1055-1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01489.x>
- Finucci, B., Maolagáin, C. Ó., & Pompert, J. (2022). Update of age and growth validation of skates in the Ross Sea region using mark recapture [WG-FSA-2022/43]. CCAMLR.
- Finucci, B., & Moore, B. R. (2022). Update of skate tagging programme in the Ross and Amundsen Sea regions [WG-FSA-2022/42]. CCAMLR.
- Fischer, J., Erikstein, K., D'Offay, B., Guggisberg, S., & Barone, M. (2012). Review of the implementation of the international plan of action for the conservation and management of sharks [Circular No. 1076]. FAO Fisheries and Aquaculture.
- Fowler, S., Bräutigam, A., Okes, N., & Sant, G. (2021). *Conservation, Fisheries, Trade and Management Status of CITES-Listed Sharks* (607e éd.). Bundesamt für Naturschutz. <https://doi.org/10.19217/skr607>
- Francis, M. P., & Duffy, C. (2005). Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus*, and *Prionace glauca*) from New Zealand. *Fishery Bulletin*, 103(3), 489-500.
- Francis, M. P., & Gallagher, M. J. (2009). Revised age and growth estimates for Antarctic starry skate (*Amblyraja Georgiana*) from the Ross Sea. *CCAMLR Science*, 16, 211-220.
- Francis, M. P., & Maolagáin, C. Ó. (2005). Age and growth of the antarctic skate (*Amblyraja georgiana*) in the Ross Sea. *CCAMLR Science*, 12, 183-194.
- Francis, M. P., Maolagáin, C. Ó., & Stevens, D. (2001). Age, growth, and sexual maturity of two New Zealand endemic skates, *Dipturus nasutus* and *D. innominatus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35(4), 831-842. <https://doi.org/10.1080/00288330.2001.9517045>
- Frisk, M. G. (2002). The population dynamics of little skate *Leucoraja erinacea*, winter skate *Leucoraja ocellata*, and barndoor skate *Dipturus laevis* : Predicting exploitation limits using matrix analyses. *ICES Journal of Marine Science*, 59(3), 576-586. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1177>
- Frisk, M. G., Jordaan, A., & Miller, T. J. (2014). Moving beyond the current paradigm in marine population connectivity : Are adults the missing link? *Fish and Fisheries*, 15(2), 242-254. <https://doi.org/10.1111/faf.12014>
- Frisk, M. G., Miller, T. J., & Fogarty, M. J. (2001). Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes : A comparative life history study. 58, 13.

- Gallagher, A. J., Orbesen, E. S., Hammerschlag, N., & Serafy, J. E. (2014). Vulnerability of oceanic sharks as pelagic longline bycatch. *Global Ecology and Conservation*, 1, 50-59. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.06.003>
- Gallagher, A. J., Serafy, J., Cooke, S., & Hammerschlag, N. (2014). Physiological stress response, reflex impairment, and survival of five sympatric shark species following experimental capture and release. *Marine Ecology Progress Series*, 496, 207-218. <https://doi.org/10.3354/meps10490>
- Garcia, S. M., & Cochrane, K. L. (2005). Ecosystem approach to fisheries: A review of implementation guidelines1. *ICES Journal of Marine Science*, 62(3), 311-318. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.12.003>
- García, V. B., Lucifora, L. O., & Myers, R. A. (2008). The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1630), 83-89. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1295>
- Gasco, N. (2011). Contributions to marine science by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen. In G. Duhamel & D. Welsford (Éds.), *The Kerguelen Plateau: Marine ecosystem and fisheries* (Société française d'ichthyologie, p. 93-98).
- Gascuel, D. (2008). Dynamique des populations et gestion des stocks halieutiques. <https://partage.mnhn.fr/service/home/~/?auth=co&loc=fr&id=78530&part=2>
- Georgeson, L., Rigby, C. L., Emery, T. J., Fuller, M., Hartog, J., Williams, A. J., Hobday, A. J., Duffy, C. A. J., Simpfendorfer, C. A., Okuda, T., Stobutzki, I. C., & Nicol, S. J. (2020). Ecological risks of demersal fishing on deepwater chondrichthyan populations in the Southern Indian and South Pacific Oceans. *ICES Journal of Marine Science*, 77(5), 1711-1727. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa019>
- Gilman, E., Brothers, N., & Kobayashi, D. R. (2005). Principles and approaches to abate seabird by-catch in longline fisheries. *Fish and Fisheries*, 6(1), 35-49. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2005.00175.x>
- Gilman, E., Clarke, S., Brothers, N., Alfaro-Shigueto, J., Mandelman, J., Mangel, J., Petersen, S., Piovano, S., Thomson, N., Dalzell, P., Donoso, M., Goren, M., & Werner, T. (2008). Shark interactions in pelagic longline fisheries. *Marine Policy*, 32(1), 1-18. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2007.05.001>
- Gilman, E. L. (2011). Bycatch governance and best practice mitigation technology in global tuna fisheries. *Marine Policy*, 35(5), 590-609. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2011.01.021>
- Gilman, E. L., Chaloupka, M., Merrifield, M., Malsol, N. D., & Cook, C. (2016). Standardized catch and survival rates, and effect of a ban on shark retention, Palau pelagic longline fishery. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26(6), 1031-1062. <https://doi.org/10.1002/aqc.2599>
- Gilman, E. L., Hall, M., Booth, H., Gupta, T., Chaloupka, M., Fennell, H., Kaiser, M. J., Karnad, D., & Milner-Gulland, E. J. (2022). A decision support tool for integrated fisheries bycatch management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 32(2), 441-472. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09693-5>
- Gilman, E. L., Suuronen, P., Hall, M., & Kennelly, S. (2013). Causes and methods to estimate cryptic sources of fishing mortality. *Journal of Fish Biology*, 83(4), 766-803. <https://doi.org/10.1111/jfb.12148>
- Gladics, A. J., Melvin, E. F., Suryan, R. M., Good, T. P., Jannot, J. E., & Guy, T. J. (2017). Fishery-specific solutions to seabird bycatch in the U.S. West Coast sablefish fishery. *Fisheries Research*, 196, 85-95. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.08.015>
- Godin, A. C., Carlson, J. K., & Burgener, V. (2012). The Effect of Circle Hooks on Shark Catchability and At-Vessel Mortality Rates in Longlines Fisheries. *Bulletin of Marine Science*, 88(3), 469-483. <https://doi.org/10.5343/bms.2011.1054>

- Godin, A. C., Wimmer, T., Wang, J. H., & Worm, B. (2013). No effect from rare-earth metal deterrent on shark bycatch in a commercial pelagic longline trial. *Fisheries Research*, 143, 131-135. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.01.020>
- Gon, O., & Heemstra, P. C. (Éds.). (1990). *Fishes of the Southern Ocean* (J.L.B Smith Institute of Ichthyology). http://atlant.vniro.ru/images/stories/foto_sobitij/sys_inspectirovania_antkom/systema_nau4nogo_nablydenija/ruk_i_spravo4naj_literatura/opredeliteli_rib/mictofidy.pdf
- Goodall-Copestake, W. P., Perez-Espona, S., Hollyman, P., & Belchier, M. (2018). Genetic analysis of skates (*Amblyraja* spp.) caught as by-catch around South Georgia and the South Sandwich Islands [WG-FSA-18-73, CCAMLR]. https://www.ccamlr.org/fr/system/files/meeting_documents/with_cover/fsa-18-73.pdf
- Goodwin, N. B., Dulvy, N. K., & Reynolds, J. D. (2002). Life-history correlates of the evolution of live bearing in fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1419), 259-267. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0958>
- 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. *Proceedings: Biological Sciences*, 275(1639), 1149-1156. JSTOR.
- Griffiths, S. P., Duffy, L., & Aires-da-Silva, A. (2017). A preliminary ecological risk assessment of the large-scale tuna longline fishery in the eastern Pacific Ocean using Productivity-Susceptibility analysis (Scientific Advisory Committee SAC-08-07d). Inter-American Tropical Tuna Commission.
- Griffiths, S. P., Kesner-Reyes, K., Garilao, C., Duffy, L. M., & Román, M. H. (2019). Ecological Assessment of the Sustainable Impacts of Fisheries (EASI-Fish) : A flexible vulnerability assessment approach to quantify the cumulative impacts of fishing in data-limited settings. *Marine Ecology Progress Series*, 625, 89-113.
- Guida, L., Dapp, D. R., Huveneers, C. P. M., Walker, T. I., & Reina, R. D. (2017). Evaluating time-depth recorders as a tool to measure the behaviour of sharks captured on longlines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 497, 120-126. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.09.011>
- Gulland, F., Danil, K., Bolton, J., Ylitalo, G., Okrucky, R. S., Rebolledo, F., Alexander-Beloch, C., Brownell, R. I., Mesnick, S., Lefebvre, K., Smith, C. R., Thomas, P. O., & Rojas-Bracho, L. (2020). Vaquitas (*Phocoena sinus*) continue to die from bycatch not pollutants. *The Veterinary Record*, 187(7), e51. <https://doi.org/10.1136/vr.105949>
- Günther. (1876). Remarks on fishes, with description of a new species in the British Museum, chiefly from Southern seas. *Annals & Magazin of Natural History*, 4(101), 389-402.
- Günther, A. (1880). Report on the shore fishes procured during the Voyage of H.M.S. Challenger in the Years 1873-1876. In *The Voyage of H.M.S Challenger—Zoology* (Vol. 1).
- Hall, M. A. (1996). On bycatches. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6(3), 319-352. <https://doi.org/10.1007/BF00122585>
- Hall, S. J., & Mainprize, B. M. (2005). Managing by-catch and discards : How much progress are we making and how can we do better? *Fish and Fisheries*, 6(2), 134-155. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2005.00183.x>
- Hamblen, C., & Canney, S. M. (2013). *Conservation*. Cambridge University Press.
- Hammerschlag, N., Gallagher, A. J., & Lazarre, D. M. (2011). A review of shark satellite tagging studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 398(1-2), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.12.012>
- Hazen, E. L., Scales, K. L., Maxwell, S. M., Briscoe, D. K., Welch, H., Bograd, S. J., Bailey, H., Benson, S. R., Eguchi, T., Dewar, H., Kohin, S., Costa, D. P., Crowder, L. B., & Lewison, R. L. (2018). A dynamic ocean management tool to reduce bycatch and

- support sustainable fisheries. *Science Advances*, 4(5), eaar3001. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar3001>
- Hedeholm, R., Qvist, T., Frausing, M., Olsen, J., Nielsen, J., & Grønkjær, P. (2021). Age of black dogfish (*Centroscyllium fabricii*) estimated from fin spines growth bands and eye lens bomb radiocarbon dating. *Polar Biology*, 44(4), 751-759. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02832-5>
- Heupel, M., Knip, D., Simpfendorfer, C., & Dulvy, N. K. (2014). Sizing up the ecological role of sharks as predators. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 291-298. <https://doi.org/10.3354/meps10597>
- Hilborn, R., Amoroso, R. O., Anderson, C. M., Baum, J. K., Branch, T. A., Costello, C., de Moor, C. L., Faraj, A., Hively, D., Jensen, O. P., Kurota, H., Little, L. R., Mace, P., McClanahan, T., Melnychuk, M. C., Minto, C., Osio, G. C., Parma, A. M., Pons, M., ... Ye, Y. (2020). Effective fisheries management instrumental in improving fish stock status. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(4), 2218-2224. <https://doi.org/10.1073/pnas.1909726116>
- Hobday, A. J., Smith, A. D. M., Stobutzki, I. C., Bulman, C., Daley, R., Dambacher, J. M., Deng, R. A., Dowdney, J., Fuller, M., Furlani, D., Griffiths, S. P., Johnson, D., Kenyon, R., Knuckey, I. A., Ling, S. D., Pitcher, R., Sainsbury, K. J., Sporcic, M., Smith, T., ... Zhou, S. (2011). Ecological risk assessment for the effects of fishing. *Fisheries Research*, 108(2), 372-384. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.01.013>
- Hobson, K. A., & Welch, H. E. (1992). Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 84(1), 9-18.
- Hoenig, J., & Gruber, S. (1990). Life-history patterns in the elasmobranchs : Implications for fisheries management. In H. L. Pratt Jr., S. H. Gruber, & T. Taniuchi (Éds.), *Elasmobranchs as Living Resources : Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (NOAA Technical Report 90).
- Hordyk, A. R., & Carruthers, T. R. (2018). A quantitative evaluation of a qualitative risk assessment framework : Examining the assumptions and predictions of the Productivity Susceptibility Analysis (PSA). *PLOS ONE*, 13(6), e0198298. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198298>
- Humphries, N., Simpson, S., & Sims, D. (2017). Diel vertical migration and central place foraging in benthic predators. *Marine Ecology Progress Series*, 582. <https://doi.org/10.3354/meps12324>
- Humphries, N., Simpson, S., Wearmouth, V., & Sims, D. (2016). Two's company, three's a crowd : Fine-scale habitat partitioning by depth among sympatric species of marine mesopredator. *Marine Ecology Progress Series*, 561, 173-187. <https://doi.org/10.3354/meps11937>
- Hunt, B. P. V., Espinasse, B., Pakhomov, E. A., Cherel, Y., Cotté, C., Delegrange, A., & Henschke, N. (2021). Pelagic food web structure in high nutrient low chlorophyll (HNLC) and naturally iron fertilized waters in the Kerguelen Islands region, Southern Ocean. *Journal of Marine Systems*, 224, 103625. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103625>
- Hureau, J.-C., & Ozouf-Costaz, C. (1980). Une nouvelle espèce de raie bathyale des îles Kerguelen *Bathyraja irrasa* n. Sp. (Chondrichthyes, Rajidae). *Cybiuim*, 9(1), 19-30.
- Hussey, N. E., MacNeil, M. A., Olin, J. A., McMeans, B. C., Kinney, M. J., Chapman, D. D., & Fisk, A. T. (2012). Stable isotopes and elasmobranchs : Tissue types, methods, applications and assumptions. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 1449-1484. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03251.x>

- Hutchings, J. A., Myers, R. A., García, V. B., Lucifora, L. O., & Kuparinen, A. (2012). Life-history correlates of extinction risk and recovery potential. *Ecological Applications*, 22(4), 1061-1067. <https://doi.org/10.1890/11-1313.1>
- Iglésias, S. P., Gasco, N., & Duhamel, G. (2013). New records of deep-sea skates (Rajidae, Chondrichthyes) from the Crozet archipelago. https://www.ccamlr.org/en/system/files/meeting_documents/en_3750.pdf
- Jannot, J. E., & Holland, D. S. (2013). Identifying ecological and fishing drivers of bycatch in a U.S. groundfish fishery. *Ecological Applications*, 23(7), 1645-1658. <https://doi.org/10.1890/12-2225.1>
- Jennings, S. (2004). The ecosystem approach to fishery management: A significant step towards sustainable use of the marine environment? *Marine Ecology Progress Series*, 274, 279-282.
- Jouventin, P., Stahl, J. C., & Weimerskirch, H. (1982). La recolonisation des îles Crozet par les otaries (*Arctocephalus tropicalis* et *A. gazella*). 46(4), 505-514. <https://doi.org/10.1515/mamm.1982.46.4.505>
- Jubinville, I., Lawler, E., Tatttrie, S., Shackell, N., Mills Flemming, J., & Worm, B. (2021). Distributions of threatened skates and commercial fisheries inform conservation hotspots. *Marine Ecology Progress Series*, 679, 1-18. <https://doi.org/10.3354/meps13938>
- Kalmijn, A. J. (1966). Electro-perception in Sharks and Rays. *Nature*, 212(5067), 1232-1232. <https://doi.org/10.1038/2121232a0>
- Kelleher, K. (2005). Discards in the World's Marine Fisheries : An Update (FAO, Vol. 470).
- King, R. (2012). A review of Bayesian state-space modelling of capture–recapture–recovery data. *Interface Focus*, 2(2), 190-204. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2011.0078>
- Kirby, D. S., & Ward, P. (2014). Standards for the effective management of fisheries bycatch. *Marine Policy*, 44, 419-426. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2013.10.008>
- Knotek, R., Kneebone, J., Sulikowski, J., Curtis, T., Jurek, J., & Mandelman, J. (2020). Utilization of pop-up satellite archival transmitting tags to evaluate thorny skate (*Amblyraja radiata*) discard mortality in the Gulf of Maine groundfish bottom trawl fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 77(1), 256-266. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz177>
- Knotek, R., Rudders, D. B., Mandelman, J. W., Benoît, H. P., & Sulikowski, J. A. (2018). The survival of rajids discarded in the New England scallop dredge fisheries. *Fisheries Research*, 198, 50-62. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.10.015>
- Kock, K.-H. (2001). The direct influence of fishing and fishery-related activities on non-target species in the Southern Ocean with particular emphasis on longline fishing and its impact on albatrosses and petrels – a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11(1), 31-56. <https://doi.org/10.1023/A:1014207719529>
- Kock, K.-H., Reid, K., Croxall, J., & Nicol, S. (2007). Fisheries in the Southern Ocean : An ecosystem approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1488), 2333-2349. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1954>
- Koopman, M. T., Gason, A. S. H., Stokie, T. K., & Berrie, S. E. (2008). Integrated Scientific Monitoring Program : Gillnet, hook and trap fishery annual report 2006 (Marine and Freshwater Resources Institute, Dept. of Primary Industries).
- Kyne, P. M., & Simpfendorfer, C. (2010). Deepwater chondrichthyans. In J. C. Carrier, J. A. Musick, & M. Heithaus (Éds.), *Sharks and Their Relatives II : Biodiversity, Adaptive Physiology, and Conservation* (Vol. 2, p. 37-113).
- Laptivovsky, V., Söffker, M., Belchier, B., Mark, Roberts, J., Darby, C., Ellis, J., & Scott, R. (2014). Bycatch of skates (Rajiformes) and grenadiers (Macrouridae) in longline

- fisheries in Subarea 48.3 [Document WG-FSA-14/47, CCAMLR]. https://www.ccamlr.org/en/system/files/meeting_documents/fsa-14-47r1.pdf
- Lewison, R. L., Crowder, L. B., Read, A. J., & Freeman, S. A. (2004). Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(11), 598-604. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.004>
- Lewison, R. L., Soykan, C., Cox, T., Peckham, H., Pilcher, N., LeBoeuf, N., McDonald, S., Moore, J., Safina, C., & Crowder, L. (2011). Ingredients for Addressing the Challenges of Fisheries Bycatch. *Bulletin of Marine Science*, 87(2), 235-250. <https://doi.org/10.5343/bms.2010.1062>
- Lomeli, M. J. M., Wakefield, W. W., Herrmann, B., Dykstra, C. L., Simeon, A., Rudy, D. M., & Planas, J. V. (2021). Use of artificial illumination to reduce Pacific halibut bycatch in a U.S. West Coast groundfish Bottom trawl. *Fisheries Research*, 233, 105737. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105737>
- Mabragaña, E., Lucifora, L. O., Corbo, M. de L., & Díaz de Astarloa, J. M. (2015). Seasonal Reproductive Biology of the Bignose Fanskate *Sympterygia acuta* (Chondrichthyes, Rajidae). *Estuaries and Coasts*, 38(5), 1466-1476. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9888-0>
- Main, C. E., & Collins, M. A. (2011). Diet of the Antarctic starry skate *Amblyraja georgiana* (Rajidae, Chondrichthyes) at South Georgia (Southern Ocean). *Polar Biology*, 34(3), 389-396. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0894-9>
- Mandelman, J. W., Cicia, A. M., Ingram, G. W., Driggers, W. B., Coutre, K. M., & Sulikowski, J. A. (2013). Short-term post-release mortality of skates (family Rajidae) discarded in a western North Atlantic commercial otter trawl fishery. *Fisheries Research*, 139, 76-84. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.09.020>
- Marra, N. J., Richards, V. P., Early, A., Bogdanowicz, S. M., Pavinski Bitar, P. D., Stanhope, M. J., & Shivji, M. S. (2017). Comparative transcriptomics of elasmobranchs and teleosts highlight important processes in adaptive immunity and regional endothermy. *BMC Genomics*, 18(1), 87. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3411-x>
- Martin, A., Chazeau, C., Gasco, N., Duhamel, G., & Pruvost, P. (2021). Data Curation, Fisheries, and Ecosystem-based Management: The Case Study of the Pecheker Database. *International Journal of Digital Curation*, 16(1), 1. <https://doi.org/10.2218/ijdc.v16i1.674>
- Martin, C. S., Vaz, S., Ellis, J., Coppin, F., Le Roy, D., & Carpentier, A. (2010). Spatio-temporal patterns in demersal elasmobranchs from trawl surveys in the eastern English Channel (1988–2008). *Marine Ecology Progress Series*, 417, 211-228. <https://doi.org/10.3354/meps08802>
- Matta, M. E., Tribuzio, C. A., Ebert, D. A., Goldman, K. J., & Gburski, C. M. (2017). Age and Growth of Elasmobranchs and Applications to Fisheries Management and Conservation in the Northeast Pacific Ocean. In *Advances in Marine Biology* (Vol. 77, p. 179-220). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2017.06.002>
- Mayzaud, P., Cherel, Y., & Koubbi, P. (2011). Interannual biomass changes and life strategies of Subantarctic zooplankton in the Kerguelen ecosystem: An overview of the consequences in energy transfer to higher trophic levels. In G. Duhamel & D. Welsford (Éds.), *The Kerguelen Plateau: Marine ecosystem and fisheries* (Société française d'Icthyologie, p. 69-78).
- McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H., & Warner, R. R. (2015). Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science*, 347(6219), 1255641. <https://doi.org/10.1126/science.1255641>

- McCully, S. R., Goldsmith, D., Burt, G., Scott, R., & Ellis, J. R. (2013). An overview of tagging skates (Rajiformes) and CCAMLR skate tagging data. https://www.ccamlr.org/en/system/files/meeting_documents/sam-13-25r1_0.pdf
- McInnes, J. C., Jarman, S. N., Lea, M.-A., Raymond, B., Deagle, B. E., Phillips, R. A., Catry, P., Stanworth, A., Weimerskirch, H., Kusch, A., Gras, M., Cherel, Y., Maschette, D., & Alderman, R. (2017). DNA Metabarcoding as a Marine Conservation and Management Tool: A Circumpolar Examination of Fishery Discards in the Diet of Threatened Albatrosses. *Frontiers in Marine Science*, 4, 277. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00277>
- Meissner, E. E. (1987). A new species of ray (Rajidae, Batoidei) from the Indian Ocean sector of the Southern Ocean. *Zoologicheskii Zhurnal*, 66(12), 1840-1849.
- Meunier, F. (1992). L'estimation de l'âge individuel chez les chondrichthyens: Revue bibliographique des problèmes méthodologiques (J.-L. Baglinière, J. Castanet, F. Conand, & F. Meunier, Éd.; p. 281-298).
- MNHN, & TAAF. (2020). Guide des Bonnes Pratiques environnementales dans la pêche palangrière de légine australe. <https://partage.mnhn.fr/service/home/~/?auth=co&loc=fr&id=8107&part=2>
- Mohan, J. A., Miller, N. R., Herzka, S. Z., Sosa-Nishizaki, O., Kohin, S., Dewar, H., Kinney, M., Snodgrass, O., & Wells, R. J. D. (2018). Elements of time and place: Manganese and barium in shark vertebrae reflect age and upwelling histories. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1890), 20181760. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1760>
- Molina, J. M., & Cooke, S. J. (2012). Trends in shark bycatch research: Current status and research needs. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(3), 719-737. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9269-3>
- Mongin, M. M., Abraham, E. R., & Trull, T. W. (2009). Winter advection of iron can explain the summer phytoplankton bloom that extends 1000 km downstream of the Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *Journal of Marine Research*, 67(2), 225-237. <https://doi.org/10.1357/002224009789051218>
- Morgan, A., & Carlson, J. K. (2010). Capture time, size and hooking mortality of bottom longline-caught sharks. *Fisheries Research*, 101(1-2), 32-37. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.09.004>
- Moura, T., Jones, E., Clarke, M. W., Cotton, C. F., Crozier, P., Daley, R. K., Diez, G., Dobby, H., Dyb, J. E., Fossen, I., Irvine, S. B., Jakobsdottir, K., López-Abellán, L. J., Lorange, P., Pascual-Alayón, P., Severino, R. B., & Figueiredo, I. (2014). Large-scale distribution of three deep-water squaloid sharks: Integrating data on sex, maturity and environment. *Fisheries Research*, 157, 47-61. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.03.019>
- Mucientes, G. R., Queiroz, N., Sousa, L. L., Tarroso, P., & Sims, D. W. (2009). Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. *Biology Letters*, 5(2), 156-159. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0761>
- Musick, J. A. (1999). Criteria to Define Extinction Risk in Marine Fishes: The American Fisheries Society Initiative. *Fisheries*, 24, 6-14. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1999\)024<0006:CTDERI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1999)024<0006:CTDERI>2.0.CO;2)
- Musick, J. A., & Ellis, J. (2005). Reproductive Evolution of Chondrichthyans. In W. C. Hamlett (Ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras* (Vol. 3). Taylor & Francis. https://www.vims.edu/people/musick_ja/pubs/Repro_Evol_of_Chondrichthyans.pdf
- Musyl, M. K., Brill, R., Curran, D. S., Fragoso, N. M., McNaughton, L., Nielsen, A., Kikkawa, B. S., & Moyes, C. D. (2011). Postrelease Survival, Vertical And Horizontal

- Movements, And Thermal Habitats Of Five Species Of Pelagic Sharks In The Central Pacific Ocean. VIMS Articles.
- Nowara, G. B., Burch, P., Gasco, N., Welsford, D. C., Lamb, T. D., Chazeau, C., Duhamel, G., Pruvost, P., Wotherspoon, S., & Candy, S. G. (2017). Distribution and abundance of skates (*Bathyraja* spp.) on the Kerguelen Plateau through the lens of the toothfish fisheries. *Fisheries Research*, 186, 65-81. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.07.022>
- Nowara, G. B., Lamb, T., & Welsford, D. C. (2013). Skate tagging in the Heard Island and McDonald Island (Division 58.5.2) toothfish fishery up to 2013 [WG-FSA-13/22]. CCAMLR.
- O'Connell, C. P., He, P., Joyce, J., Stroud, E. M., & Rice, P. H. (2014). Effects of the SMARTTM (Selective Magnetic and Repellent-Treated) hook on spiny dogfish catch in a longline experiment in the Gulf of Maine. *Ocean & Coastal Management*, 97, 38-43. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2012.08.002>
- O'Keefe, C. E., Cadrin, S. X., & Stokesbury, K. D. E. (2014). Evaluating effectiveness of time/area closures, quotas/caps, and fleet communications to reduce fisheries bycatch. *ICES Journal of Marine Science*, 71(5), 1286-1297. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst063>
- Oliver, S., Braccini, M., Newman, S. J., & Harvey, E. S. (2015). Global patterns in the bycatch of sharks and rays. *Marine Policy*, 54, 86-97. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2014.12.017>
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M. S., & Martínez-Abraín, A. (2013). Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters*, 16(12), 1501-1514. <https://doi.org/10.1111/ele.12187>
- Orsi, A. H., Whitworth, T., & Nowlin, W. D. (1995). On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42(5), 641-673. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00021-W](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00021-W)
- Pacoureau, N., Rigby, C. L., Kyne, P. M., Sherley, R. B., Winker, H., Carlson, J. K., Fordham, S. V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M. P., Jabado, R. W., Herman, K. B., Liu, K.-M., Marshall, A. D., Pollom, R. A., Romanov, E. V., Simpfendorfer, C. A., Yin, J. S., Kindsvater, H. K., & Dulvy, N. K. (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*, 589(7843), 567-571. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9>
- Park, Y.-H., Gasco, N., & Duhamel, G. (2008). Slope currents around the Kerguelen Islands from demersal longline fishing records. *Geophysical Research Letters*, 35(9), L09604. <https://doi.org/10.1029/2008GL033660>
- Park, Y.-H., & Vivier, F. (2011). Circulation and hydrography over the Kerguelen Plateau. In G. Duhamel & D. Welsford (Éds.), *The Kerguelen Plateau : Marine ecosystem and fisheries* (Société Française d'Ichtyologie, p. 43-55).
- Patrick, W. S., Spencer, P., Link, J., Cope, J., Field, J., Kobayashi, D., Lawson, P., Gedamke, T., Cortés, E., Ormseth, O., Bigelow, K., & Overholtz, W. (2010). Using productivity and susceptibility indices to assess the vulnerability of United States fish stocks to overfishing. *Fishery Bulletin*, 108, 305-322.
- Patrick, W. S., Spencer, P., Ormseth, O., Cope, J., Field, J., Kobayashi, D., Gedamke, T., Cortés, E., Bigelow, K., Overholtz, W., Link, J., & Lawson, P. (2009). Use of productivity and susceptibility indices to determine stock vulnerability, with example applications to six U.S. fisheries. (p. 90) [Technical Memorandum NMFS-F/SPO - 101]. NOAA.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., Watson, R., & Zeller, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418(6898), 6898. <https://doi.org/10.1038/nature01017>

- Pauly, D., & Zeller, D. (2016). Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nature Communications*, 7(1), 10244. <https://doi.org/10.1038/ncomms10244>
- Pauthenet, E., Roquet, F., Madec, G., Guinet, C., Hindell, M., McMahon, C. R., Harcourt, R., & Nerini, D. (2018). Seasonal Meandering of the Polar Front Upstream of the Kerguelen Plateau. *Geophysical Research Letters*, 45(18), 9774-9781. <https://doi.org/10.1029/2018GL079614>
- Péron, C., Chazeau, C., Gasco, N., & Massiot-Granier, F. (2019). Report on fish by-catch during exploratory fishing activities in Division 58.4.3a (Elan Bank) between 2008 and 2018 [WG-FSA-2019/56, CCAMLR]. https://meetings.ccamlr.org/system/files/meeting_documents/with_cover/fsa-2019-56.pdf
- Péron, C., Welsford, D. C., Ziegler, P., Lamb, T. D., Gasco, N., Chazeau, C., Sinègre, R., & Duhamel, G. (2016). Modelling spatial distribution of Patagonian toothfish through life-stages and sex and its implications for the fishery on the Kerguelen Plateau. *Progress in Oceanography*, 141, 81-95. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.003>
- Pikitch, E. K., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D. O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E. D., Link, J., Livingston, P. A., Mangel, M., McAllister, M. K., Pope, J., & Sainsbury, K. J. (2004). Ecosystem-Based Fishery Management. *Science*, 305(5682), 346-347. <https://doi.org/10.1126/science.1098222>
- Piovano, S., Clò, S., & Giacoma, C. (2010). Reducing longline bycatch : The larger the hook, the fewer the stingrays. *Biological Conservation*, 143(1), 261-264. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.001>
- Poisson, F., Catteau, S., Chiera, C., & Groul, J.-M. (2019). The effect of hook type and trailing gear on hook shedding and fate of pelagic stingray (*Pteroplatytrygon violacea*) : New insights to develop effective mitigation approaches. *Marine Policy*, 107, 5. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.103594>
- Pollom, R., Gasco, N., Leslie, R., & Péron, C. (2020). Whiteleg Skate (*Amblyraja taaf*) [Technical Report IUCN].
- Pons, M., Watson, J. T., Ovando, D., Andraka, S., Brodie, S., Domingo, A., Fitchett, M., Forselledo, R., Hall, M., Hazen, E. L., Jannot, J. E., Herrera, M., Jiménez, S., Kaplan, D. M., Kerwath, S., Lopez, J., McVeigh, J., Pacheco, L., Rendon, L., ... Hilborn, R. (2022). Trade-offs between bycatch and target catches in static versus dynamic fishery closures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(4), e2114508119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2114508119>
- Porcu, C., Bellodi, A., Cau, A., Cannas, R., Marongiu, M. F., Mulas, A., & Follesa, M. C. (2020). Uncommon biological patterns of a little known endemic Mediterranean skate, *Raja polystigma* (Risso, 1810). *Regional Studies in Marine Science*, 34, 101065. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101065>
- Raby, G. D., Packer, J. R., Danylchuk, A. J., & Cooke, S. J. (2014). The understudied and underappreciated role of predation in the mortality of fish released from fishing gears. *Fish and Fisheries*, 15(3), 489-505. <https://doi.org/10.1111/faf.12033>
- Raschi, W. (1986). A morphological analysis of the ampullae of Lorenzini in selected skates (Pisces, Rajoidei). *Journal of Morphology*, 189(3), 225-247. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051890303>
- Régnier, T., Dodd, J., Benjamins, S., Gibb, F. M., & Wright, P. J. (2021). Age and growth of the Critically Endangered flapper skate, *Dipturus intermedius*. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(9), 2381-2388. <https://doi.org/10.1002/aqc.3654>

- Ridoux, V. (1994). The Diets and Dietary Segregation of Seabirds at the Subantarctic Crozet Islands (Part 2). *Marine Ornithology*, 22, 65-128.
- Rigby, C. L., & Simpfendorfer, C. A. (2015). Patterns in life history traits of deep-water chondrichthyans. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 115, 30-40. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.09.004>
- Rigby, C. L., Wedding, B. B., Grauf, S., & Simpfendorfer, C. A. (2014). The utility of near infrared spectroscopy for age estimation of deepwater sharks. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 94, 184-194. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.09.004>
- Robertson, G., Moreno, C. A., Crujeiras, J., Wienecke, B., Gandini, P., McPherson, G., & Seco Pon, J. P. (2007). An experimental assessment of factors affecting the sink rates of spanish-rig longlines to minimize impacts on seabirds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 17(S1), S102-S121. <https://doi.org/10.1002/aqc.924>
- Rochet, M.-J., Catchpole, T., & Cadrin, S. (2014). Bycatch and discards : From improved knowledge to mitigation programmes. *ICES Journal of Marine Science*, 71(5), 1216-1218. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu039>
- Ruocco, N. L., Lucifora, L. O., Díaz de Astarloa, J. M., & Bremec, C. (2009). Diet of the white-dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in waters of Argentina. *Journal of Applied Ichthyology*, 25(s1), 94-97. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01081.x>
- Savoca, M., Brodie, S., Welch, H., Hoover, A., Benaka, L., Bograd, S., & Hazen, E. (2020). Comprehensive bycatch assessment in US fisheries for prioritizing management. *Nature Sustainability*, 3. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0506-9>
- Schaafsma, F. L., Cherel, Y., Flores, H., van Franeker, J. A., Lea, M.-A., Raymond, B., & van de Putte, A. P. (2018). Review : The energetic value of zooplankton and nekton species of the Southern Ocean. *Marine Biology*, 165(8), 129. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3386-z>
- Schlaff, A. M., Heupel, M. R., & Simpfendorfer, C. A. (2014). Influence of environmental factors on shark and ray movement, behaviour and habitat use : A review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24(4), 1089-1103. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9364-8>
- Selles, J., Sabarros, P., Romanov, E., Dominique, D., Foulgoc, L., & Bach, P. (2014). Characterisation of blue shark (*Prionace glauca*) hotspots in the South-West Indian Ocean.
- Simpson, S. J. (2018). SPATIAL ECOLOGY AND FISHERIES INTERACTIONS OF RAJIDAE IN THE UK.
- Simpson, S. J., Humphries, N. E., & Sims, D. W. (2020). The spatial ecology of Rajidae from mark-recapture tagging and its implications for assessing fishery interactions and efficacy of Marine Protected Areas. *Fisheries Research*, 228, 105569. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105569>
- SIOFA Secretariat. (2023). Overview of SIOFA Fisheries 2023 (p. 61). Southern Indian Ocean Fisheries Agreement (SIOFA). <https://siofa.org/sites/default/files/files/SIOFA-Fisheries-Overview-2023.pdf>
- Skomal, G. B., & Mandelman, J. W. (2012). The physiological response to anthropogenic stressors in marine elasmobranch fishes : A review with a focus on the secondary response. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162(2), 146-155. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.10.002>
- Sokolov, S., & Rintoul, S. R. (2009). Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Current fronts : 1. Mean circumpolar paths. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 114(C11). <https://doi.org/10.1029/2008JC005108>

- Stehmann, M. F. W. (2002). Proposal of a maturity stages scale for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). *Archive of Fishery and Marine Research*, 50(1), 23-48.
- Stehmann, M. F. W. (2021). First complete description of the dark-mouth skate *Raja arctowskii* Dollo, 1904 from Antarctic waters, assigned to the genus *Bathyraja* (Elasmobranchii, Rajiformes, Arhynchobatidae). *Marine Biodiversity*, 27.
- Stehmann, M. F. W., & Bürkel. (1990). *Fishes of the Southern Ocean* (O. Gon & P. C. Heemstra, Édts.). J.L.B. Smith Intitute of Ichthyology.
- Stevens, J., Bonfil, R., Dulvy, N. K., & Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 476-494. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0724>
- Stevens, J. D., Walker, T. I., Cook, S. F., & Fordham, S. V. (2005). Threats Faced by Chondrichthyan Fish. In *Sharks, Rays and Chimaeras...*
- Stobutzki, I. C., Miller, M., & Brewer, D. (2001). Sustainability of fishery bycatch : A process for assessing highly diverse and numerous bycatch. *Environmental Conservation*, 28(2), 167-181. <https://doi.org/10.1017/S0376892901000170>
- Stobutzki, I. C., Miller, M. J., Heales, D. S., & Brewer, D. T. (2002). Sustainability of elasmobranchs caught as bycatch in a tropical prawn (shrimp) trawl fishery. *Fishery Bulletin*, 100(4), 4.
- Subramaniam, R. C., Corney, S. P., Melbourne-Thomas, J., Péron, C., Ziegler, P., & Swadling, K. M. (2022). Spatially explicit food web modelling to consider fisheries impacts and ecosystem representation within Marine Protected Areas on the Kerguelen Plateau. *ICES Journal of Marine Science*, 79(4), 1327-1339. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac056>
- Subramaniam, R. C., Melbourne-Thomas, J., Corney, S. P., Alexander, K., Péron, C., Ziegler, P., & Swadling, K. M. (2020). Time-Dynamic Food Web Modeling to Explore Environmental Drivers of Ecosystem Change on the Kerguelen Plateau. *Frontiers in Marine Science*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2020.00641>
- Sulikowski, J. A., Benoît, H. P., Capizzano, C. W., Knotek, R. J., Mandelman, J. W., Platz, T., & Rudders, D. B. (2018). Evaluating the condition and discard mortality of winter skate, *Leucoraja ocellata*, following capture and handling in the Atlantic monkfish (*Lophius americanus*) sink gillnet fishery. *Fisheries Research*, 198, 159-164. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.10.001>
- Sulikowski, J. A., Kneebone, J., Elzey, S., Jurek, J., Danley, P. D., Howell, W. H., & Tsang, P. C. W. (2005). Age and growth estimates of the thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the western Gulf of Maine. 10.
- Sulikowski, J. A., Wheeler, C. R., Gallagher, A. J., Prohaska, B. K., Langan, J. A., & Hammerschlag, N. (2016). Seasonal and life-stage variation in the reproductive ecology of a marine apex predator, the tiger shark *Galeocerdo cuvier*, at a protected female-dominated site. *Aquatic Biology*, 24(3), 175-184. <https://doi.org/10.3354/ab00648>
- Suuronen, P., & Gilman, E. (2020). Monitoring and managing fisheries discards : New technologies and approaches. *Marine Policy*, 116, 103554. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.103554>
- TAAF. (2019). Plan de gestion de la pêche de la légine australe *Dissostichus eleginoides* dans les zones économiques exclusives des îles Kerguelen et de l'archipel de Crozet 2019-2025. <https://taaf.fr/content/uploads/2019/10/Plan-de-gestion.pdf>
- Talwar, B., Brooks, E. J., Mandelman, J. W., & Grubbs, R. D. (2017). Stress, post-release mortality, and recovery of commonly discarded deep-sea sharks caught on longlines. *Marine Ecology Progress Series*, 582, 147-161.

- Thorburn, J., Neat, F., Bailey, D., Noble, L., & Jones, C. (2015). Winter residency and site association in the Critically Endangered North East Atlantic spurdog *Squalus acanthias*. *Marine Ecology Progress Series*, 526, 113-124. <https://doi.org/10.3354/meps11210>
- Troccoli, G. H., Aguilar, E., Martínez, P. A., & Belleggia, M. (2020). The diet of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*, a deep-sea top predator off Southwest Atlantic Ocean. *Polar Biology*, 43(10), 1595-1604. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02730-2>
- Tschopp, A., Cristiani, F., García, N. A., Crespo, E. A., & Coscarella, M. A. (2020). Trophic niche partitioning of five skate species of genus *Bathyraja* in northern and central Patagonia, Argentina. *Journal of Fish Biology*, 97(3), 656-667. <https://doi.org/10.1111/jfb.14416>
- Uhlmann, S. S., Ulrich, C., & Kennelly, S. J. (Éds.). (2019). *The European Landing Obligation : Reducing Discards in Complex, Multi-Species and Multi-Jurisdictional Fisheries*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-03308-8>
- van Wijk, E. M., & Williams, R. (2005). Biological and fishery information for skates in division 58.5.2. [Document WG-FSA-05/70, CCAMLR]. https://www.ccamlr.org/en/system/files/meeting_documents/en_841.pdf
- Vincent, A. C. J., Sadovy de Mitcheson, Y. J., Fowler, S. L., & Lieberman, S. (2014). The role of CITES in the conservation of marine fishes subject to international trade. *Fish and Fisheries*, 15(4), 563-592. <https://doi.org/10.1111/faf.12035>
- Walker, P. A., & Hislop, J. R. G. (1998). Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. *ICES Journal of Marine Science*, 55(3), 392-402. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1997.0325>
- Walker, T. I. (2005). Management Measures. Management techniques for elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper*, 474, 216-242. <https://www.fao.org/3/a0212e/A0212E17.htm#ch13>
- Walker, T. I. (2007). Spatial and temporal variation in the reproductive biology of gummy shark *Mustelus antarcticus* (Chondrichthyes : Triakidae) harvested off southern Australia. *Marine and Freshwater Research - MAR FRESHWATER RES*, 58. <https://doi.org/10.1071/MF06074>
- Walker, T. I. (2020). Chapter 10 : Reproduction of Chondrichthyans. In M. Yoshida & J. F. Asturiano (Éds.), *Reproduction in Aquatic Animals: From Basic Biology to Aquaculture Technology*. Springer Singapore. <https://doi.org/10.1007/978-981-15-2290-1>
- Walker, T. I., Day, R. W., Awruch, C. A., Bell, J. D., Braccini, J. M., Dapp, D. R., Finotto, L., Frick, L. H., Garcés-García, K. C., Guida, L., Huveneers, C., Martins, C. L., Rochowski, B. E. A., Tovar-Ávila, J., Trinnie, F. I., & Reina, R. D. (2021). Ecological vulnerability of the chondrichthyan fauna of southern Australia to the stressors of climate change, fishing and other anthropogenic hazards. *Fish and Fisheries*, 22(5), 1105-1135. <https://doi.org/10.1111/faf.12571>
- Wearmouth, V. J., & Sims, D. W. (2008). Chapter 2 Sexual Segregation in Marine Fish, Reptiles, Birds and Mammals : Behaviour Patterns, Mechanisms and Conservation Implications. In *Advances in Marine Biology* (Vol. 54, p. 107-170). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)00002-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)00002-3)
- Weigmann, S. (2016). Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of fish biology*, 88, 837-1037. <https://doi.org/10.1111/jfb.12874>
- White, W. T., O'Neill, H. L., Cleeland, J., & Lamb, T. D. (2022). Further description of the Kerguelen sandpaper skate *Bathyraja irrada* (Rajiformes : Arhynchobatidae) based on

- additional specimens, including egg cases and embryos. *Journal of Fish Biology*, 101(3), 659-675. <https://doi.org/10.1111/jfb.15136>
- White, W. T., O'Neill, H. L., & Naylor, G. J. P. (2022). Taxonomy and Diversity of Extant Elasmobranchs. In J. C. Carrier, C. A. Simpfendorfer, M. Heithaus, & K. E. Yopak (Éds.), *Biology of Sharks and Their Relatives* (3rd Edition, p. 27). CRC Press.
- Whitney, N. M., Lear, K. O., Morris, J. J., Hueter, R. E., Carlson, J. K., & Marshall, H. M. (2021). Connecting post-release mortality to the physiological stress response of large coastal sharks in a commercial longline fishery. *PLOS ONE*, 16(9), e0255673. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255673>
- Womersley, F., Hancock, J., Perry, C. T., & Rowat, D. (2021). Wound-healing capabilities of whale sharks (*Rhincodon typus*) and implications for conservation management. *Conservation Physiology*, 9(1), coaa120. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa120>
- Wong, D., Smart, J. J., Barrow, J., Cleeland, J., Yates, P., Ziegler, P., & Rizzari, J. R. (2022). Age, growth and maturity of Southern Ocean skates (*Bathyraja* spp.) from the Kerguelen Plateau. *Polar Biology*, 45(6), 1119-1130. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03062-z>
- Worm, B., Davis, B., Kettner, L., Ward-Paige, C. A., Chapman, D., Heithaus, M. R., Kessel, S. T., & Gruber, S. H. (2013). Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Marine Policy*, 40, 194-204. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2012.12.034>
- Yan, H. F., Kyne, P. M., Jabado, R. W., Leeney, R. H., Davidson, L. N. K., Derrick, D. H., Finucci, B., Freckleton, R. P., Fordham, S. V., & Dulvy, N. K. (2021). Overfishing and habitat loss drive range contraction of iconic marine fishes to near extinction. *Science Advances*, 7(7), eabb6026. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abb6026>
- Yang, G., Atkinson, A., Pakhomov, E. A., Hill, S. L., & Racault, M.-F. (2022). Massive circumpolar biomass of Southern Ocean zooplankton: Implications for food web structure, carbon export, and marine spatial planning. *Limnology and Oceanography*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1002/lno.12219>
- Zeller, D., Cashion, T., Palomares, M., & Pauly, D. (2018). Global marine fisheries discards : A synthesis of reconstructed data. *Fish and Fisheries*, 19(1), 30-39. <https://doi.org/10.1111/faf.12233>
- Zhou, S., Daley, R. M., Fuller, M., Bulman, C. M., & Hobday, A. J. (2019). A data-limited method for assessing cumulative fishing risk on bycatch. *ICES Journal of Marine Science*, 76(4), 837-847. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy206>
- Zhou, S., & Griffiths, S. P. (2008). Sustainability Assessment for Fishing Effects (SAFE) : A new quantitative ecological risk assessment method and its application to elasmobranch bycatch in an Australian trawl fishery. *Fisheries Research*, 91(1), 56-68. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.11.007>

Annexe 1:

Faure, J., Cleeland, J., Lamb, T., Ziegler, P., Gasco, N., Péron, C. Distribution and spatial variability of life-history traits of demersal skates from fishery data across the Kerguelen Plateau, Southern Ocean: implications for vulnerability assessment. **En préparation** pour *Progress in Oceanography*

Distribution and spatial variability of life-history traits of demersal skates from fishery data across the Kerguelen Plateau, Southern Ocean: implications for vulnerability assessment.

Johanna Faure¹, Jaimie Cleeland^{2,3}, Tim Lamb², Phil Ziegler², Nicolas Gasco¹, Clara Péron¹

¹Laboratoire de Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA) – Muséum national d'Histoire Naturelle (MNHN), CNRS, IRD, SU, UCN, UA, Paris, France.

²Australia Antarctic Division, Department of Climate Change, Energy, the Environment and Water, Kingston, Australia.

³University of Tasmania, Battery Point, Tasmania, Australia

Abstract

Skates generally exhibit fine-scale habitat segregation through size and sex. However, when catch as bycatch (non-intentional catch of non-targeted species), the understanding of spatial ecology of species within the fishing area is fundamental for effective fisheries management. In the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fisheries operating on the Kerguelen Plateau (Southern Ocean), two skate species are primarily caught as bycatch: *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa*. In this study, we modelled the spatial structure of skate populations (median total length and sex composition) to better understand the ecological drivers of their distributional patterns and inform current and future fishery management strategies. We applied spatially-explicit statistical models to quantify and predict the effects of the complex topography of the Kerguelen Plateau in structuring the spatial distribution of Patagonian toothfish total length and sex ratio, while controlling for gear selectivity and season. Models predictions showed that juvenile *B. eatonii* live in shallow regions (shelf and banks) and move downward progressively while they grow. On the contrary *B. irrasa* do not exhibit ontogenetic habitat shift. Importantly, the sex ratio of both species was not evenly distributed across the Plateau; prediction maps revealed a higher proportion of females *B. eatonii* in the North of the Plateau and females *B. irrasa* at deeper depths. Large-scale prediction maps derived from our models assisted in developing hypotheses regarding ecological drivers of skate habitat-use and population connectivity between Kerguelen Is. (French EEZ) and Heard Is. and McDonald Is. (Australian EEZ). Such hypotheses are crucial to inform management vulnerability assessment of species and management strategies over the Kerguelen Plateau.

Introduction

Recently, fishing risk assessment of elasmobranch species has received increasing attention and resources (Cortés et al., 2015). Overfishing represents indeed the greatest threat to elasmobranchs population globally (Dulvy et al., 2021) and better understanding of species resilience and vulnerability is essential to ensure long-term sustainability of fisheries and minimal impacts on ecosystems (de Juan et al., 2020). Elasmobranchs typically display low productivity characterized by slow growth, late sexual maturity and large size making them intrinsically sensitive to overfishing (Dulvy and Forrest, 2010; García et al., 2008). In deep-water and cold environments, these characteristics are generally even more extreme (Kyne and Simpfendorfer, 2010) and vulnerability to fishing of skates in particular, commonly caught as bycatch (i.e. non-intentional catch) in deep-sea demersal fisheries, is of growing concern (Dulvy et al., 2014; Kyne and Simpfendorfer, 2010; Oliver et al., 2015; Stevens et al., 2000).

Vulnerability to fishing is commonly defined as “the potential for the productivity of a stock to be diminished beyond expected natural fluctuations by direct and/or indirect fishing interactions” (Griffiths et al., 2017). It is described as a function of intrinsic sensitivity (e.g. productivity of species), susceptibility to capture and exposure to fishing (Fernandes et al., 2017; Stobutzki et al., 2001; Walker et al., 2021). However, the lack of information on catch, effort or biological information such as age, distribution and population structure, of species can make the assessment of their vulnerability to fishing difficult (Georgeson et al., 2020). To encompass the lack of information preventing the implementation of conventional stock assessments methods, several data-limited assessment methods such as ecological risk assessment (ERA) have been applied (Duffy et al., 2019; Georgeson et al., 2020; Hobday et al., 2011; Stobutzki et al., 2001; Zhou et al., 2016; Zhou and Griffiths, 2008). Productivity-susceptibility analysis (PSA) is a widely used semi-quantitative tool (Stobutzki et al., 2002) for assessing the vulnerability of data-limited species. It provides results and indicators which are

easily interpretable by fishery managers and policy makers (Griffiths et al., 2017; Williams et al., 2018). Quantitative ERA tool such as sustainability assessment for fishing effects (SAFE) extend the PSA concept and derive proxy for fishing mortality (Georgeson et al., 2020). Overall, these approaches aimed at determining both productivity of species through life history characteristics estimation (maximum age or size, age- or length-at-maturity, fecundity, reproduction strategy) and their susceptibility to capture including estimates of post-release survival and catchability attributes such as availability, encounterability and selectivity (Hobday et al., 2011; Walker, 2005).

While availability of species (spatial overlap) and selectivity of gear (size range of captured individuals) are accounted in these ERA tools, little attention has been paid to intra-specific variations in distribution patterns through life-history stages within the fishing area (Stobutzki et al., 2001). Skates indeed, commonly exhibit particular strategies, including segregation patterns within a population through sex, size or maturity stage due to ontogenetic variability and/or foraging requirements (Humphries et al., 2016; Kyne and Simpfendorfer, 2010; Moura et al., 2014; Thorburn et al., 2018; Wearmouth and Sims, 2008). Due to sperm storage, mating and pupping might be decoupled in space and time and females may choose different sites from males to avoid sexual harassment as mating can be aggressive (Bass et al., 2017; Moura et al., 2011). Juveniles may be limited in their swimming and competitive abilities than older individuals and hence may be confined to particular areas such as shallower coastal nursery shelters (Martin et al., 2010). Segregation is often linked to particular environmental or ecological features meeting size or sex specific dietary requirements and maximizing fitness. Intra-specific distribution patterns can hence lead to various susceptibility to fishing if gears target more specifically important population components of the population. It is known though, that increased mortality of juveniles may have important implications on population dynamic, more likely affecting population growth rate (Frisk et al., 2001) as well as increased mortality

of large mature females as they are more fecund components of the population (Martin et al., 2010; Moura et al., 2014; Mucientes et al., 2009). Therefore, demographic data from the full range of a population is fundamental to predict responses to exploitation and it is of dire importance when assessing vulnerability to fishing of bycatch species (Elliott et al., 2020; Hooker et al., 2011; Martin et al., 2010).

The Kerguelen Plateau is the largest submarine plateau in the Southern Ocean and hosts among the largest and most valuable Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fisheries worldwide (Péron et al., 2016; Ziegler et al., 2021). These fisheries are operated by Australian vessels in the EEZ of Heard and McDonald Is. and French vessels in the Kerguelen Is. EEZ. They deploy 10 km-long demersal longlines between -500m and -2000 m to target Patagonian toothfish. Despite its high selectivity, this fishing technique commonly catch deep-sea skate species as bycatch among which the Eaton's skate, *Bathyraja eatonii*, and the endemic Kerguelen sandpaper skate, *B. irrasa*, are the most abundant (Nowara et al., 2017). These two skate species represent a large part of the benthic biomass on the Kerguelen Plateau being of importance as predator component of the ecosystem (Duhamel et al., 2019). Several mitigation measures have been implemented to reduce skate bycatch as high-density areas avoidance, bycatch limits or the promotion of bycatch release (Fischer et al., 2012; Gilman, 2011; Molina and Cooke, 2012). However, the survival of skates released at sea is still unknown and capture rate remained at great importance (Ellis et al., 2017). In addition, there is a global lack of knowledge on *Bathyraja* species population structure across the Plateau and yet, Kerguelen and HIMI skate populations are managed as different populations.

In this study, we aimed at investigating the population structure of *B. eatonii* and *B. irrasa* bycaught on the Kerguelen Plateau. We explored spatial and environmental factors influencing median total length (TL) and sex ratio estimates as well as effect of time. This study

was done at the scale of the Kerguelen Plateau to highlight global population patterns and their implication for management and conservation issues.

Material and methods

Data collection

Biological data were collected during commercial and research activities conducted by Australian and French vessels on the Kerguelen Plateau in their respective EEZs (Supplementary Figure 1). Trawl fisheries (research or commercial) mostly occurred from 100 to 1000 m and longline fisheries (commercial only) between 500 and 2000 m (Figure 1). Australian data were collected under the CCAMLR Scheme of International Scientific Observation (SISO ; CCAMLR, 2011) by two fishery observers during commercial activities (longlines and trawls) and four scientists during their annual research surveys (Random Stratified Trawl Survey, RSTS) aiming at assessing the abundance of toothfish, icefish and bycatch species in HIMI shelf waters (Nowara et al., 2017). French data were collected under the French Southern Ocean Fishery Observer Program (Gasco, 2011) by one observer during commercial activities and 8 scientists during the ‘POissons de KERguelen’ (POKER) research surveys in 2006, 2010, 2013 and 2017 (Duhamel et al., 2019). Both French and Australian commercial fisheries operate with integrated weight autolines up to 22 kilometers long and most commonly use Fiskevegn® Eagle or Fiskevegn® Eagle Claw hooks of nominal size 14/0 and 15/0, baited mainly with mackerel (*Scomber scombrus*) and less often squid. Australian trawl fishery (commercial and research) operated with a 4-panel Champion’ bottom trawl net with a diamond mesh pattern and a mesh cod end liner of 50 mm (Nowara et al., 2017), while French research surveys were conducted using a 35 m bottom trawl with a mesh size of 40 mm except in 2013 when a mesh size of 90 mm was used (Duhamel et al., 2019). RSTS and POKER

surveys were carried out with approximately 150 hauls in the Australian EEZ and 200 hauls in the French EEZ (shelf, slope, surrounding banks), respectively.

Biological sampling included the species identification, measurements (total length and wingspan), sex and maturity stage determinations. In Australian fisheries, random sampling of up to ten skates for each haul is required whereas in French fisheries, sampling of skates is recommended but non-mandatory. Maturity stage assessment was based on external examination of males and internal examination of the gonads for females. The 3-stages maturity scale recommended for CCAMLR fisheries was used classifying individuals as ‘immature’, ‘maturing’ or ‘mature’ (CCAMLR, 2011). Locations, date and depths were recorded for each haul and we estimated mid-haul location as the mid-point between the start and the end of a haul. Observer data collection started since the beginning of the exploitation in 1998 (Gasco, 2011). However, before 2006, the reliability of bycatch data (including skates) was not sufficient (Nowara et al., 2017), we hence used data from 2006 to 2022.

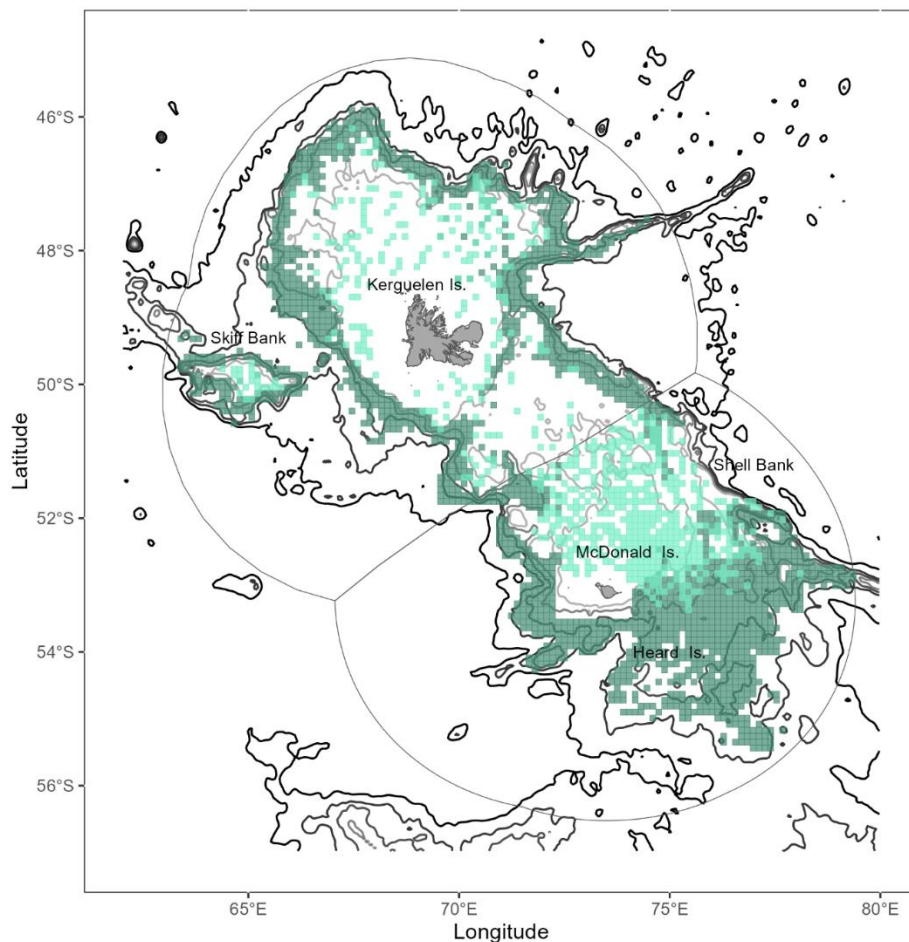


Figure 1. Distribution of biological sampling of skates over the Kerguelen Plateau from longlining (commercial fishing, in dark green) and trawling (commercial and research fishing, in light green). French and Australian EEZs are delineated by grey lines. Isobaths appear in grey shades (500, 1000, 1500, 2000, 3000 m). Commercial fishing is prohibited between 0 and 500m in French EEZ and in Australian marine reserves around McDonald Is. and Shell Bank. For both commercial data and scientific surveys, haul locations were checked for errors and corrected when possible. French data were extracted from the ‘Pecheker’ database (Martin et al., 2021).

The complete dataset totaled over 115,266 skate measurements including 42,548 *B. eatonii* and 72,718 *B. irrasa*. The GEBCO 2014 topographic dataset (http://www.gebco.net/data_and_products/gridded_bathymetry_data/) was used for model predictions at the scale of the Kerguelen Plateau. The steepness of the slope was calculated as

an additional topographic index also using the GEBCO 2014 grid using the method described in Péron et al. (2016).

All data manipulation was performed using the R software v4.3.0 (R Core Team, 2023).

Modelling total length and sex ratio spatial distribution

Ontogenetic and sex-specific habitat variations of *B. eatonii* and *B. irrasa* over the Kerguelen Plateau were explored using Generalized Additive Models (GAM). We could not model the spatial distribution of skates according to maturity stage due to poor data collection in the French EEZ.

Overall, 41,667 and 71,974 *B. eatonii* and *B. irrasa* were sampled between 2006 and 2022 during commercial and scientific fishing. Median TL (in cm) was calculated for 42% of haul events where at least 5 measurements were taken for each species and each sex category (n=6,652 hauls; Supplementary Table 1). The sex ratio was estimated as the number of females versus the total number of skates sexed (males + females) for 55% of haul events where at least 5 fish were sexed (n=7,061 hauls; Supplementary Table 2). These two metrics were used as response variables in spatially-explicit GAMs, using the *gam()* function in the *mgcv* package (Wood, 2023, 2017).

Predictor variables

Explanatory variables included depth, which is known to be an important factor structuring spatial distribution of skates (Gouraguine et al., 2011; Queiroz et al., 2016); slope steepness (5 levels, between 0 and 16°) which is an important factor in determining benthic habitat in the deep sea (Bizzarro et al., 2014) and geographic coordinates (i.e. longitude, latitude).

Variations in the distribution of skates according to year was included as an additional variable to test any inter-annual TL variations in TL. To account for variations in gear selectivity and differences in fishing practices, the gear type was also included in the model as an explanatory variable. The gear type included country (Australia, France) and gears (longline, commercial trawls, research trawls). Fish sex (male, female, unknown) was also included as an explanatory variable in the model for median TL to explore potential effect of sex on size spatial distribution.

Spatio-temporal modelling and model evaluation

Median TL data were modelled assuming a Gamma error distribution and a log link function, whereas models fitted to sex ratio data assumed a binomial error distribution with a logit link function. A comprehensive model was then constructed including all variables in the first instance, with splines fitted to continuous variables (e.g. depth, latitude and longitude). The dimensional basis of the spline (k) was chosen to be large enough to represent the underlying process reasonably well, but small enough to maintain reasonable computational efficiency and avoid over-fitting. We checked the adequacy of k by checking for pattern in the model residuals as recommended in Wood (2006). The most parsimonious model was selected by running models with all possible variable combinations to achieve the model with the minimum value of Akaike's Information Criterion (AIC ; Akaike, 1974). Interactions among covariates were tested individually. The adjusted- r^2 value and deviance explained for each model was considered as an indication of the quality of fit, as well as scrutiny of the distribution of model residuals using the *gam.check()* function.

Model performance was also quantified using cross-validation: the best GAM model was fitted to a random sample (75%) of the haul data and used to predict the median total length

or sex ratio of the haul from the remaining 25% of the data. Pearson correlation coefficients was calculated to evaluate model performance. This procedure was repeated 100 times to provide an indicative range of the Pearson correlation coefficients.

The contribution of each explanatory variable to the model (effect plot) was plotted with all other variables held fixed at their representative value (mean value for continuous variables or more frequent value for categorical variables). For *B. eatonii*, mean values of latitude, longitude and depth were: 73°E, -51°S and 600 m deep. Gear was fixed as “commercial French longline” and year as 2020. For length analysis, sex was fixed as “males”. For *B. irrasa*, mean values of latitude, longitude and depth were: 73°E, -51°S and 1,200 m deep. Gear was fixed as “commercial Australian longline”, slope as “2” and year as 2019. For length analysis, sex was fixed as “males”.

The best GAM models were then use to predict the spatial distribution of skate median TL and sex ratio over the Kerguelen Plateau across the observed depth range (100 – 1,500 m for *B. eatonii* and 200 – 2,000 m for *B. irrasa*). The generalization dataset included latitude, longitude, depth and slope steepness (for *B. irrasa* sex ratio analysis only). The effect of sex and gear had to be fixed and were set as female, commercial longline (French in the French EEZ and Australian in the Australian EEZ) for predictions.

Results

Total length distribution

After data grooming and formatting, GAM models were fitted with 21,468 measurements of *B. eatonii* and 33,262 measurements of *B. irrasa* (Table 1; most data were collected on skates bycaught on commercial longlines (78%), 18% from commercial trawls and 4% from trawl surveys.

The Australian commercial longline data contributed the most to TL dataset (44%). Overall, *B. eatonii* median TL ranged from 12.8 cm to 133.4 cm in HIMI and from 18.3 cm to 124.0 cm in Kerguelen EEZ (Supplementary Figure 2). Median TL of *B. irrasa* were found to vary from 11.7 to 145.3 cm in HIMI and from 18.1 to 139.0 cm in Kerguelen.

Table 1. Total number of individual skate measurements included in GAM models when > 5 skates were measured in each haul.

	Commercial			Research surveys		Total
	Australian		French	Australian	French	
Species	Trawl	Longline	Longline	Trawl	Trawl	
<i>B. eatonii</i>	9,696	3,441	6,476	934	921	21,468
<i>B. irrasa</i>	307	20,417	12,415	26	97	33,262

Model selection by AIC ranking revealed that the best model to explain median total length of *B. eatonii* (TL_{BEA}) and *B. irrasa* (TL_{BYR}) were, respectively:

$$TL_{BEA} \sim 1 + s(\text{Depth}, k = 7) + \text{Gear} + \text{Sex} + s(\text{Longitude}, \text{Latitude}) + \text{Year}$$

$$TL_{BYR} \sim 1 + s(\text{Depth}, k = 7) + \text{Slope} + \text{Gear} + \text{Sex} + s(\text{Longitude}, \text{Latitude}) + \text{Year}$$

Models provided a moderate fit to the data with 33.5% and 26.8% of the deviance explained, for *B. eatonii* and *B. irrasa*, respectively. Cross-validation also indicated a relatively good predictability with Pearson correlation coefficient ranging from 0.55 to 0.66 (n= 100) for *B. eatonii* and from 0.49 to 0.57 (n=100) for *B. irrasa* between observed and fitted median total length data. Models parameters are described in Supplementary Tables 3 and 4.

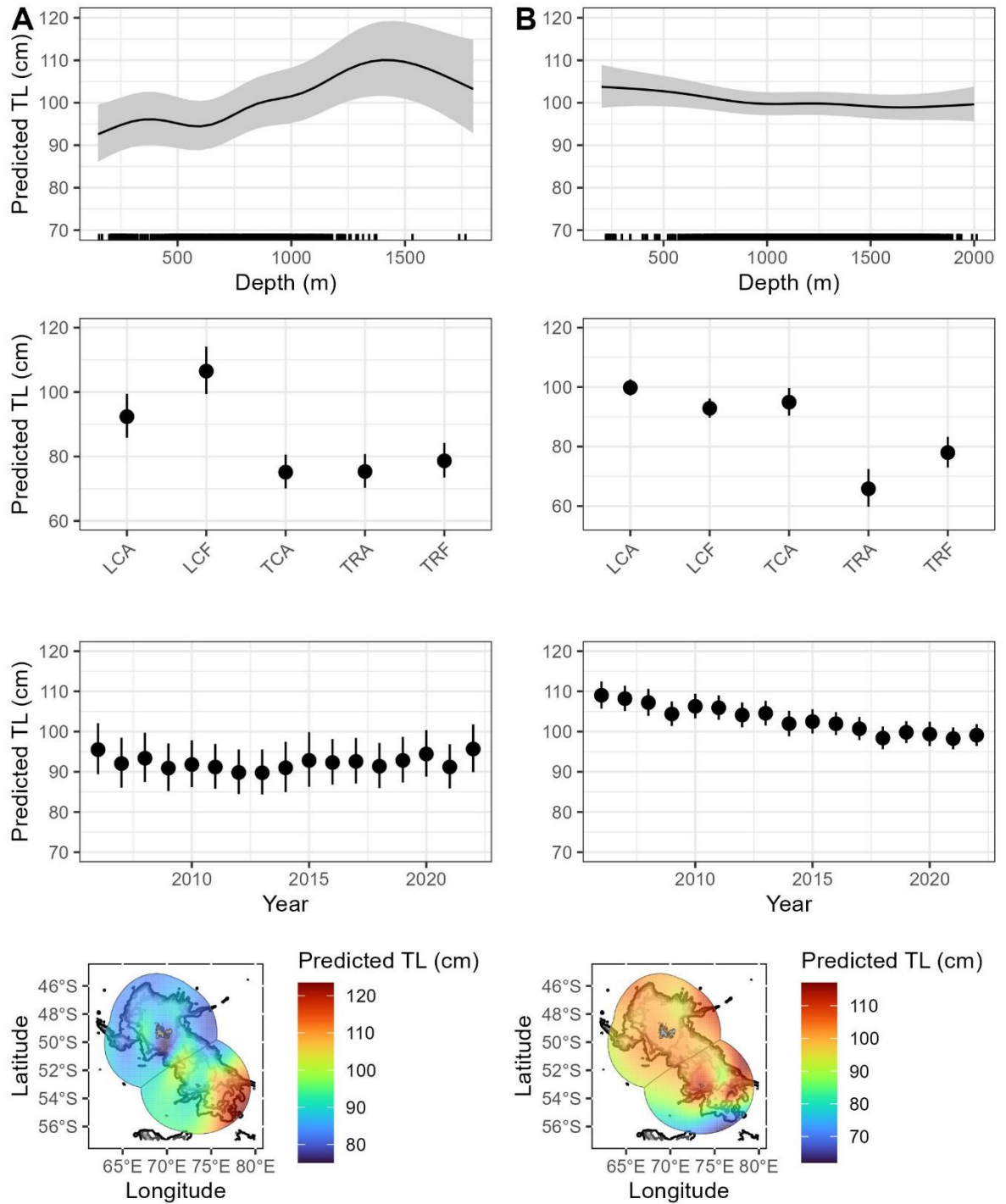


Figure 2. Predictions from the generalized additive models of median total length of A) *B. eatonii* and B) *B. irrasa*. Plots show the predicted median total length when all other variables were held fixed at their representative values (gear type as ‘LCF’, year as ‘2020’ and sex as ‘Male’ for *B. eatonii* and gear type as ‘LCA’, year as ‘2019’ and sex as ‘Male’). Grey shades and error bars are 95% confidence intervals. Gear types are ‘LCA’ = Australian Commercial Longline; ‘LCF’ = French Commercial Longline; ‘TCA’ = Australian Commercial Trawl; ‘TRA’ = Australian Research Trawl and ‘TRF’ = French Research Trawl. Plots of partial effects of slope and sex are Supplementary Figures 3 and 4.

Bathyraja eatonii

Overall, *B. eatonii* median TL increased with depth reaching its maximum size (110 cm TL) at 1400 m (Figure 2A). Effect of gear reflected various differences with longlines catching significantly larger skates (92 cm and 106 cm in Australian and French fisheries, respectively for males) than trawls (up to 80 cm for French research fishery). In general, regardless of the fishery purpose (commercial vs. survey), larger skates were predicted to be caught in French EEZ with smallest predicted size exhibited for Australian trawls (75 cm and 76 cm for commercial and research fisheries– Fig. 2A). Median TL was found to fluctuate across time with smaller size predicted in 2012 and 2013 (90 cm) and larger size in 2006 and 2022 (96 cm – Fig. 3A) and strong spatial effect indicated that *B. eatonii* were generally larger in the South eastern part of the Plateau (Figure 2A). Males and females did not display significant effects in median TL predictions (Supplementary Figure 3).

Extrapolations of model predictions across the Kerguelen Plateau with gear effect fixed with commercial longlines, suggested that small individuals inhabit shelf area around HIMI (< 500 m deep; Figure 3). Smallest individuals (<75 cm) were found on Shell bank (-51°S – 75°E) in the north east of the HIMI EEZ and in the south of Kerguelen Is. (-50°S – 70°E). Larger skates were predicted to occupy eastern and western steep slope areas of Kerguelen EEZ (up to 105 cm) and were also predicted in the southern part of HIMI EEZ reaching overall greater length (up to 120 cm).

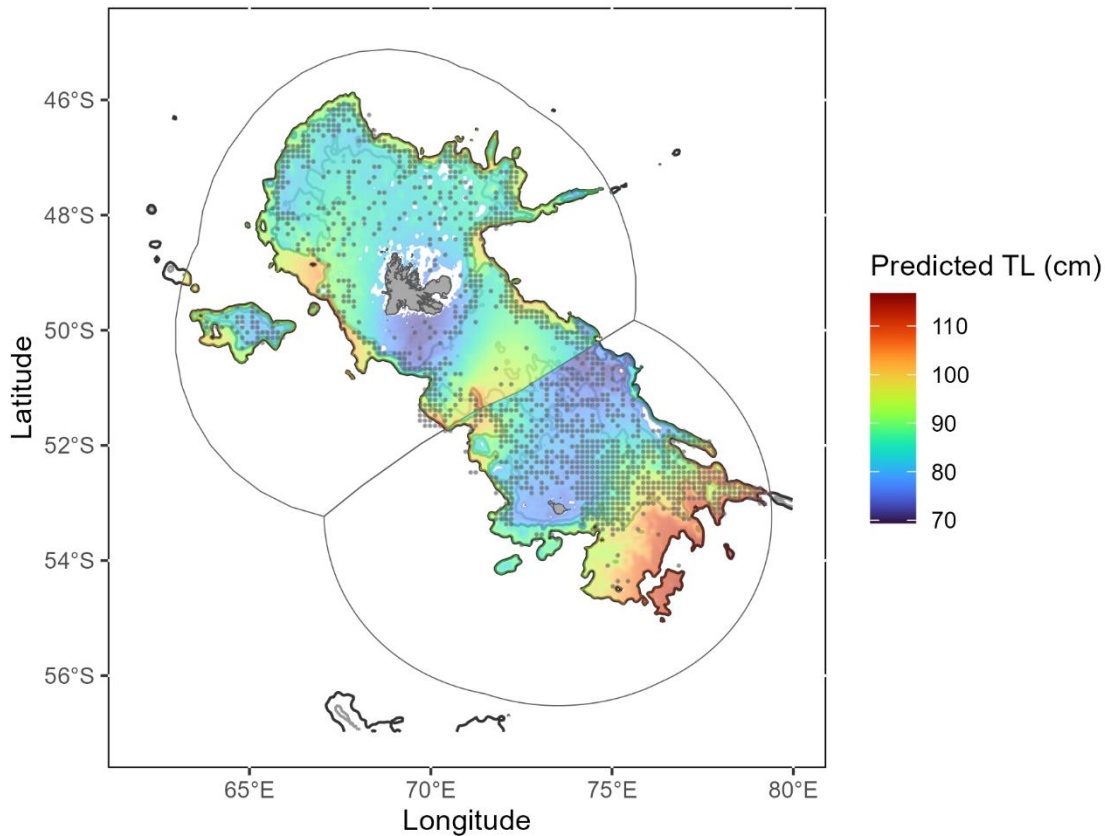


Figure 3. Prediction map of male *B. eatonii* median total length when caught with commercial longlines by the French fishery in the French EEZ and Australian fishery in the Australian EEZ. Isobaths represented are 500m, 1000m and 1500m. The latter representing the lower limit of *B. eatonii* samples. Grey dots correspond to cells where sampling occurred.

Bathyraja irrasa

In contrast with *B. eatonii*, depth had a very small effect on median total length of *B. irrasa* and size tended to decrease slightly with depth - from 105 cm to 99 cm between 200 and 2,000 m (Fig. 2B). Longline fisheries caught significantly larger skate (from 92 cm to 100 cm from the French and the Australian longlines, respectively) than trawl scientific surveys (68 cm and 79 cm on average for Australian and French surveys) suggesting large differences in gear selectivity. Yet, commercial trawls revealed larger skates (95 cm) than research trawls (Fig 2B) but can be linked to the small sample size (Table 1). Slope was kept in model selection; its effect was weak but suggested that larger individuals inhabit steeper slopes than small ones

(Supplementary Figure 4A). Despite being selected in model selection, sex did not explain much of the variations observed in median TL, indicating low sexual dimorphism in this species (Supplementary Figure 4B). Models revealed a declining linear trend in *B. irrasa* median total length over time from 109 cm in 2006 to 99 cm in 2022 with smallest median TL exhibited in 2018 (97 cm – Fig. 3B). Spatial effect indicated two hotspots of large individuals on the HIMI shelf area and eastern HIMI EEZ and a one hotspot with small *B. irrasa* (<75 cm) in the southern part of the HIMI EEZ (Fig. 2B).

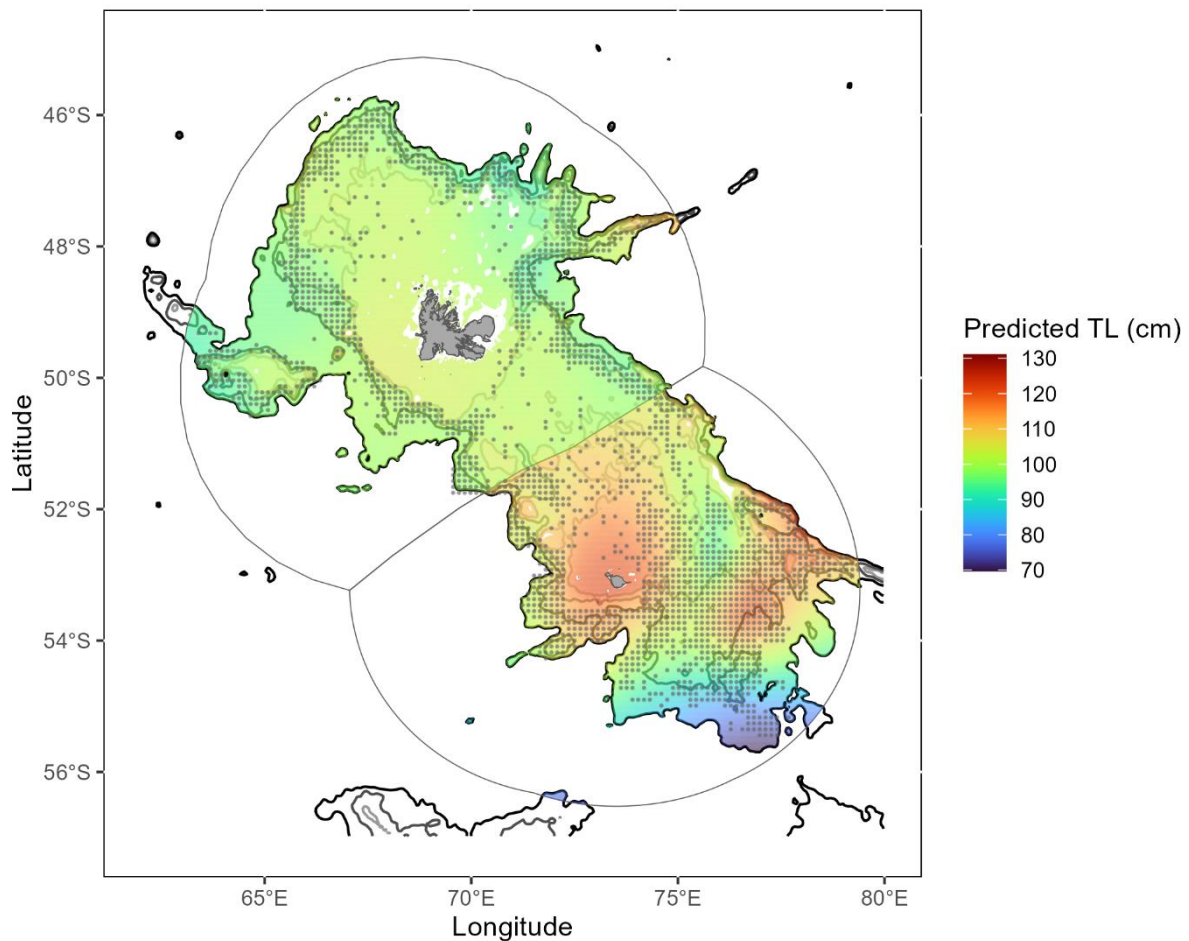


Figure 4. Prediction map of male *B. irrasa* median total length when caught with commercial longlines by the French fishery in the French EEZ and Australian fishery in the Australian EEZ. Isobaths represented are 500m, 1000m, 1500m and 2100m. The latter representing the lower limit of fishing depth with sampling. Grey dots correspond to cells where sampling occurred.

The prediction map of *B. irrasa* median total length across the Kerguelen Plateau illustrated contrasted spatial structure of skate populations between Kerguelen Is. and HIMI (Fig 4). While median total length did not show any spatial patterns (100 cm) in the Kerguelen EEZ (except for the Gallieni spur in the far east of Kerguelen EEZ where skates were larger), HIMI EEZ predictions revealed a more spatially structured population. Largest skates (> 110 cm) were predicted in the eastern part of HIMI area following the 1000 m isobath as well as on the shelf area (<500 m) which is the upper limit of the population distribution. Between these two areas, smaller lengths were predicted nearby 100 cm while smallest (< 80 cm) were predicted in the extreme south of the EEZ.

Sex ratio distribution

After data grooming, over 30,819 *B. eatonii* (including 15,937 females and 14,882 males) and 49,211 *B. irrasa* (including 23,410 females and 25,801 males) were considered for sex ratio analysis (Table 2); most data came from skates bycaught on commercial longlines (84%), 13% from commercial trawls and 3% from trawl surveys. The French commercial longline data contributed the most to sex ratio dataset (49%).

Table 2. Total number of skates included in sex ratio analysis when > 5 skates were sexed in each haul.

Species	Sex	Commercial			Research surveys		Total
		Australian		French	Australian	French	
		Trawl	Longline	Longline	Trawl	Trawl	
<i>B. eatonii</i>	F	4,006	1,329	9,716	373	513	15,937
	M	6,097	2,382	5,163	602	638	14,882
<i>B. irrasa</i>	F	302	10,610	12,404	20	74	23,410
	M	309	13,549	11,850	30	63	25,801

Sex ratio was generally biased against females in HIMI (38% and 44% of females *B. eatonii* and *B. irrasa*, respectively – Supplementary Figure 5). Conversely in Kerguelen, sex ratio was rather biased towards females for *B. eatonii* (65% of females) or well-balanced for *B. irrasa* (52% of females).

Model selection by AIC ranking revealed that the best model to explain total length of *B. eatonii* and *B. irrasa* were, respectively:

$$SexRatio_{BEA} \sim 1 + s(Depth, k = 6) + Gear + s(Longitude, Latitude) + Year$$

$$SexRatio_{BYR} \sim 1 + s(Depth, k = 6) + Gear + s(Longitude, Latitude) + Year$$

Models provided a relatively a better fit to the data for *B. eatonii*, with 37.8% of the deviance explained, than for *B. irrasa* (18.1%) and model residuals were randomly distributed in a narrow range around zero. Cross-validation also indicated a relatively good fit to data with Pearson correlation coefficient ranging from 0.58 to 0.70 (n= 100) between observed and fitted median total length data for *B. eatonii* but a moderate fit for *B. irrasa* (Pearson correlation coefficient ranging from 0.4 to 0.5 (n=100)). Models parameters are described in Supplementary Tables 5 and 6.

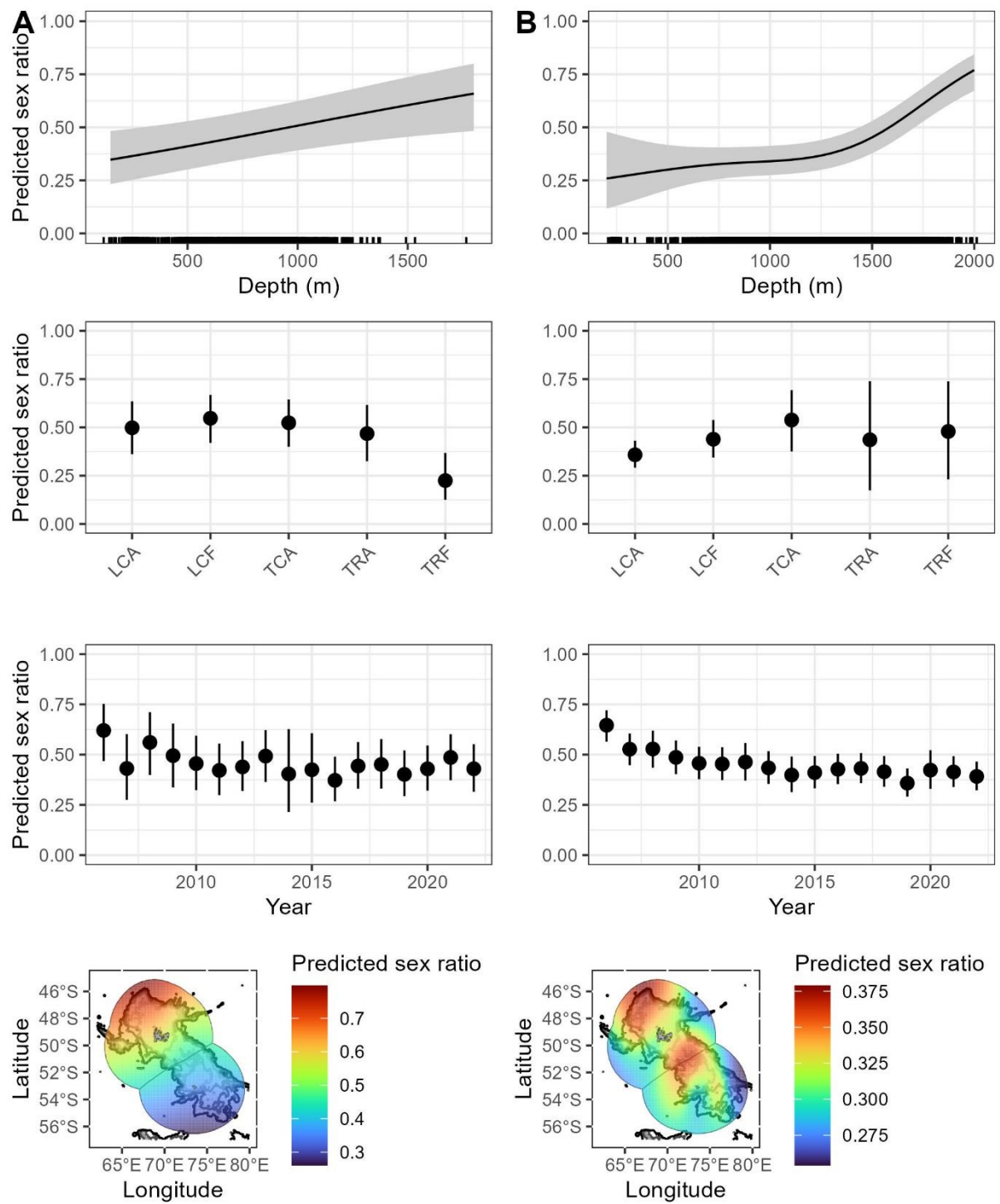


Figure 5. Predictions from the generalized additive model of sex ratio of A) *B. eatonii* and B) *B. irrasa*. Plots show the predicted sex ratio when all other variables were held fixed at their representative values (gear type as 'LCF' and year as '2020' for *B. eatonii* and gear type as 'LCA' and year as '2019' for *B. irrasa*).

Bathyraja eatonii

GAM results revealed an effect of depth on sex ratio with the proportion of females increasing at deeper depths, ranging from 35% at 150 m to 70% at 1800 m (Figure 5A). The proportion of females varied with the gear and was significantly lower in French research trawl (23%) compared to other gear/purpose which revealed similar proportion of females (ranging from 48% for Australian research trawl to 55% for French commercial longlines). The proportion of female decreased from 2006 (67% on average) to 2011 (40 % on average) before being rather stable with some fluctuations, ranging from 37% on average in 2016 up to 50% in 2013. Spatially, a strong pattern was highlighted by the model revealing a latitudinal gradient. The proportion of females decreased as latitude increased revealing strong bias against female in HIMI (30 – 45% of females) and towards females in Kerguelen (50 – 80% of females).

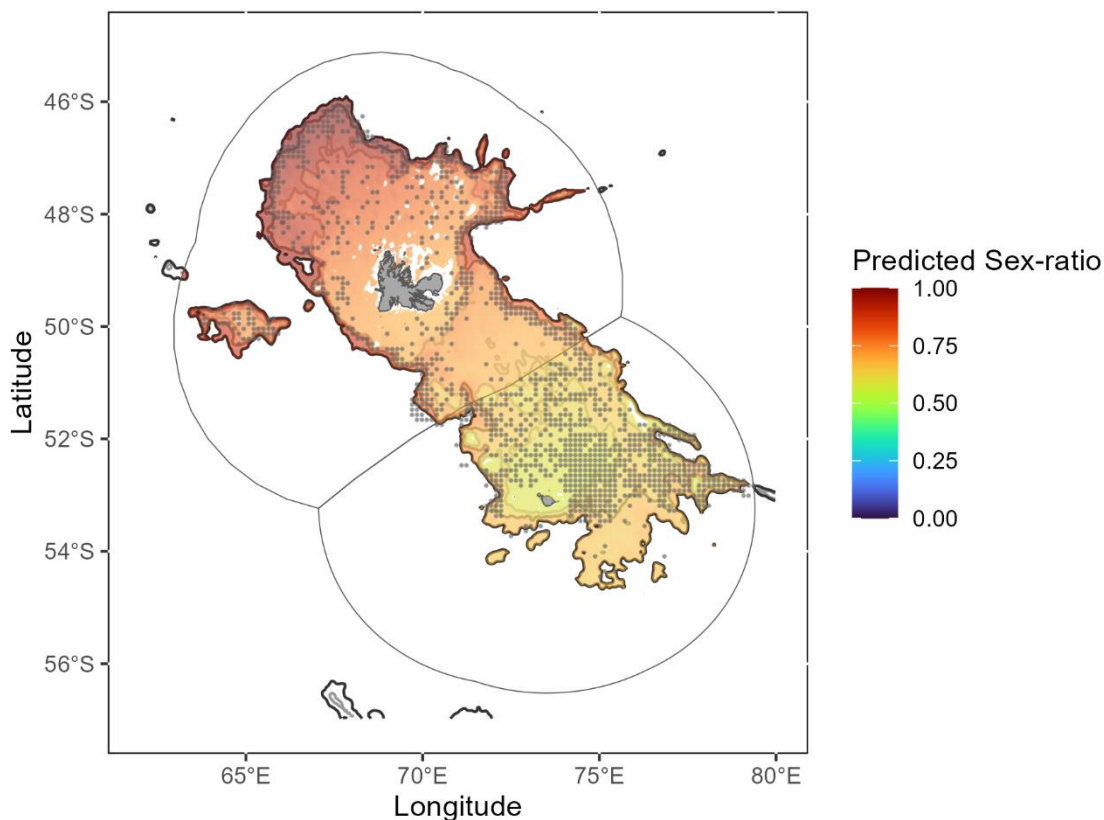


Figure 6. Prediction map of *B. eatonii* sex ratio when caught with commercial longlines by the French fishery in the French EEZ and Australian fishery in the Australian EEZ. Isobaths

represented are 500m, 1000m and 1400m. Grey dots correspond to cells where sampling occurred.

Predictions of *B. eatonii* sex ratio across the Kerguelen Plateau highlighted a strong biased towards females especially in the French EEZ acknowledging the latitudinal effect (Figure 6). Effect of depth was also noticeable with lower proportion of females at shallower waters, (75 % and 60% of females on Kerguelen and HIMI shelves, respectively; <500 m) than at greater depth (> 90% and up to 80% of females on slopes around Kerguelen and HIMI, respectively).

Bathyraja irrasa

GAM results revealed a non-linear effect of depth on sex ratio with an increase of the proportion of females of 1% per 100 m from 150 to 1250 m deep and a more significant increase of 5% per 100 m up to 2000 m (Figure 5B). Predicted sex ratio was varying through gear type from 36% of females for Australian commercial longline to 52% of females for Australian commercial trawls. Uncertainties were higher for trawl than longline gears. Across time, sex ratio was initially biased towards females (68% of females in 2006) and decreased to 38% of females in 2022 (Fig. 4B). Slight spatial effect was detected, with overall sex ratio varying from 25% of females to 37.5%.

Predictions of *B. irrasa* sex ratio across the Kerguelen Plateau highlighting a strong segregation pattern through sex depending on depth (Figure 7). The overall sex ratio biased towards females was exacerbated with depths such as up to 90% of skates are females at depth greater than 1500 m.

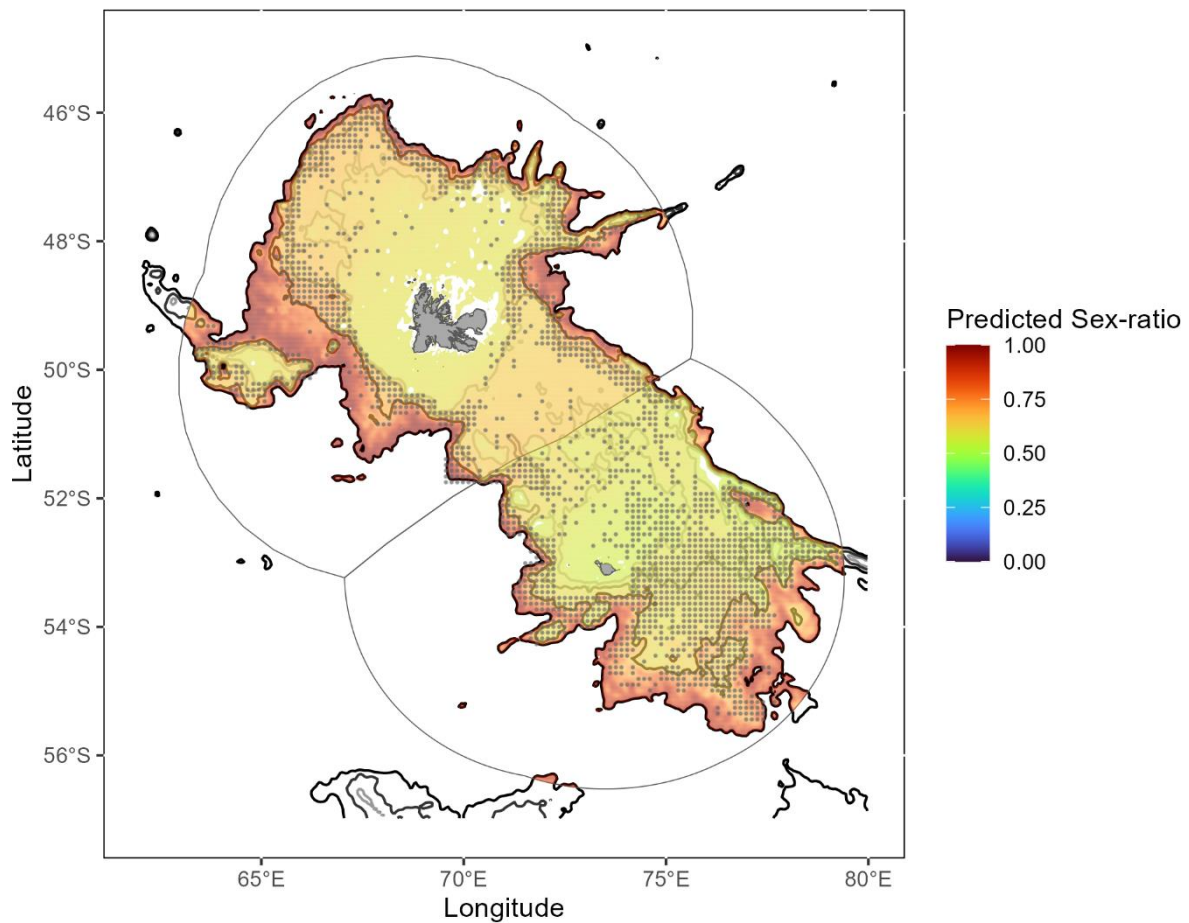


Figure 7. Prediction map *B. irrassa* sex ratio when caught with commercial longlines by the French fishery in the French EEZ and Australian fishery in the Australian EEZ. Isobaths represented are 500m, 1000m, 1500m and 2100m. The latter representing the lower limit of fishing depth with sampling. Grey dots correspond to cells where sampling occurred.

Discussion

This study is the first to investigate the structure and distribution of skate populations through size and sex across the Kerguelen Plateau. Using spatially-explicit statistical models, distribution of *B. eatonii* and *B. irrassa* through size and sex revealed strong patterns linked to latitude and depth. Ontogenetical variation in distribution of *B. eatonii* suggested limited connection between populations across the Plateau. Importantly, we found that *B. irrassa* median size and sex ratio have decreased over the 16-year study period. These results were unexpected

and address the current lack of knowledge about skate spatial ecology. Overall, these results could have important implications for the assessment of vulnerability to longline fishing and may be useful to fishery management and implementation of bycatch spatial avoidance measures.

Ontogenetic shift in distribution

Spatial patterns were exhibited by various deep-sea skate species showing ontogenetic segregation with juveniles at shallower waters and wide bathymetric range in adults (Martin et al 2012). This was suggested by *B. eatonii* with smaller individuals found in shallow areas (< 500 m) and increasing length with increasing depth across the study area. Such distribution patterns, often correlated with diet and prey abundances (Gouraguine et al., 2011) were not exhibited in *B. irrassa* at Kerguelen, displaying uniform median length across the French EEZ. Though, in HIMI, *B. irrassa* displayed larger median TL on the shelf and revealed the presence of small individuals at great depths in the south of the Australian EEZ. While shallower waters (< 500 m) are characterized by the upper limit of species distribution and subsequent low sample size, the absence of commercial trawl fishery in Kerguelen might lead to a lack of data on the shelf and may hide particular spatial patterns showed in HIMI. This distribution pattern was also shown in some benthic elasmobranchs species found in the Mediterranean Sea wherein adults exhibited shallower bathymetric range than juveniles, occurring preferably at depths (Gouraguine et al., 2011).

Yet, larger *B. eatonii* are captured and predicted in HIMI whereas predictions of median TL through gear showed larger values for the commercial longline fishery in Kerguelen than for any fishery in HIMI. Gear selectivity could be considered such as the focus is put on commercial longline fisheries only. Kerguelen and HIMI longline gears are indeed similar, both fisheries using the same type of hooks of comparable sizes baited with the same type of bait in

such a way that gear selectivity is considered similar too. One reason explaining larger median TL in Kerguelen would be the accumulation of fishing effort in areas inhabited by larger skates such as slope areas between Kerguelen Is and the Skiff Bank. In contrast fishing effort in HIMI may be widespread or aggregated in areas with much smaller individuals.

Spatial partitioning by sex

We found a clear pattern of sexual segregation in *B. eatonii* with a sex ratio bias towards females in Kerguelen EEZ and rather balanced in HIMI EEZ, females being thus predominant at lower latitudes. This pattern was already highlighted in sharks inhabiting coastal waters in the northern hemisphere such as the Tope (*Galeorhinus galeus*) in northeast Atlantic waters and explained by physiological preference linked to reproduction with males preferably distributed in colder environment to improve sperm production (Thorburn et al., 2019). However, over the Kerguelen Plateau temperature variation depending latitude could be limited and might not explain such distribution pattern. Meanwhile, depth also influenced sex ratio increasing prevalence of females *B. eatonii* with increased depth. Similar patterns were exhibited by *B. irrasa* across the Plateau suggesting preferences linked to environmental parameters explaining sexual segregation. However, the mechanism behind this relationship needs further investigation. Tough, the relatively low deviance explained by GAM models suggested that other parameters could have an effect on the spatial distribution of *B. irrasa* and were not taken in account into this study.

Due to the lack of data among the year, seasonal patterns were not investigated while reproductive cycle may affect the spatial distribution of species (mating). More frequent data collection through the year would allow to understand seasonal patterns of distribution through sex.

Implication for vulnerability assessment

Spatial structuration of *B. eatonii* suggested segregation through size or maturity stage with increasing depth including aggregation of smaller individuals in shelf areas (< 500m). Such spatial patterns usually reflect nursery grounds, where environmental conditions may be suitable for oviposition, juvenile dietary requirements or may decrease predation risks (Martin et al., 2012; Thorburn et al., 2019). These shelf areas are however, mainly included in protected areas (Skiff bank, Shell bank and around McDonald Island), where fishing is prohibited. Fishing is also prohibited at depth shallower than 500 m on Kerguelen shelf. These spatial particularities suggested that such nursery ground would be sheltering juveniles from commercial fishing effort decreasing susceptibility to fishery of *B. eatonii*. Though, large mature females are generally more fecund and produce larger eggs (Cortés, 2000; Ebert, 2005). Susceptibility to fishery of *B. eatonii* may consequently increase in Kerguelen with the increased fishing effort towards this particularly important feature of the population (Walker and Hislop, 1998). Similarly, in *B. irrassa*, sexual segregation through depth could also lead to a differential availability of sexes to the fishery affecting both juvenile and large females.

In addition, *B. irrassa* sex ratio decreases across time from a population largely dominated by females to a more balanced population simultaneously to the decrease of median TL. Assuming a generally close relationship between abundance of mature females and recruitment, decreasing sex ratio and median length could reveal long term effect of fishing on the population of this endemic species (Iglésias et al., 2010; Mucientes et al., 2009).

Skates lack planktonic life stages and generally display limited movements (Frisk et al., 2014; Simpson et al., 2020). In addition, considering the particular topography of the Plateau, with a gap between HIMI and Kerguelen shelves, and skates inhabiting slopes areas up to 1400 m, *B. eatonii* would have low probability of mix across the Kerguelen Plateau. Therefore, populations of *B. eatonii* across the Kerguelen Plateau may be well separated and have low

capacity of re-colonization if overfished (Humphries et al., 2016). This low dispersal ability is not consistent with the circumpolar distribution of *B. eatonii*. Its identification across waters surrounding Antarctica has indeed been recently questioned presuming *B. eatonii* would be endemic of the Kerguelen Plateau (Goodall-Copestake et al., 2018; Stehmann, 2021).

Further investigations would be required to explore movements related to reproductive behavior or potential migrations because such patterns have the ability to increase encounterability (Elliott et al., 2020; Simpson et al., 2020). In addition, intra-specific variations in spatial distribution need to be coupled with abundance estimates to determinate both catchability and subsequent vulnerability of species (Martin et al., 2010).

References

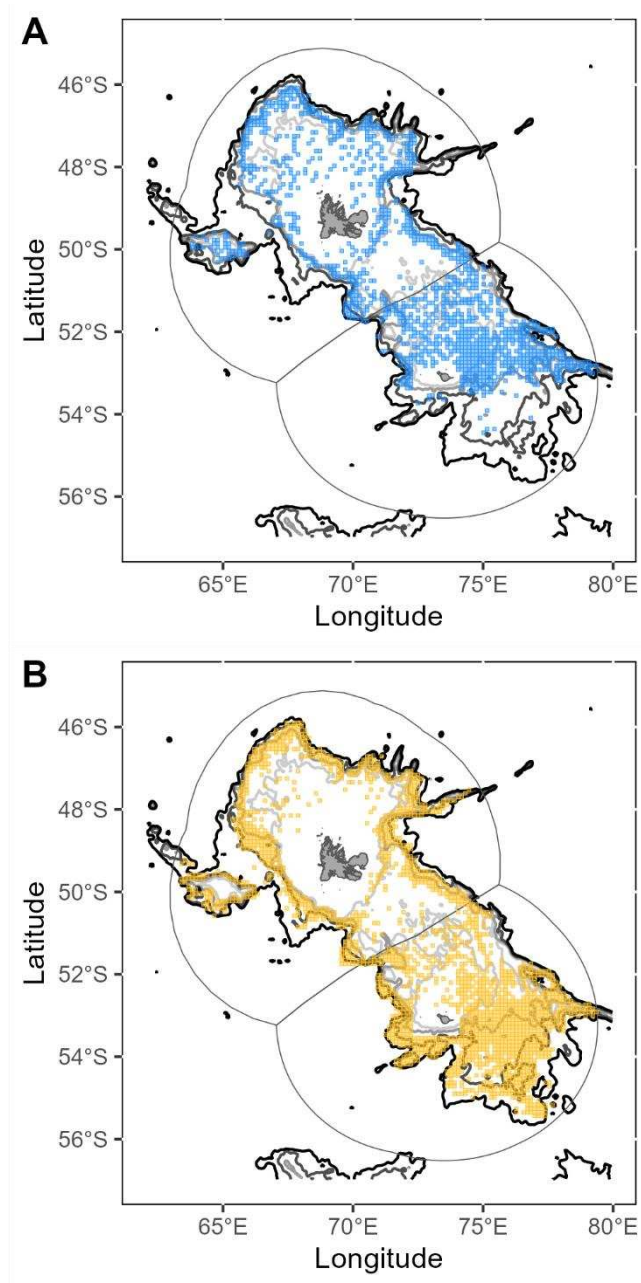
- Akaike, H., 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. IEEE Trans. Autom. Control, Springer Series in Statistics 19, 716–723. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_16
- Bass, N.C., Mourier, J., Knott, N.A., Day, J., Guttridge, T., Brown, C., 2017. Long-term migration patterns and bisexual philopatry in a benthic shark species. Mar. Freshw. Res. 68, 1414. <https://doi.org/10.1071/MF16122>
- Bizzarro, J.J., Broms, K.M., Logsdon, M.G., Ebert, D.A., Yoklavich, M.M., Kuhnz, L.A., Summers, A.P., 2014. Spatial Segregation in Eastern North Pacific Skate Assemblages. PLOS ONE 9, e109907. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109907>
- CCAMLR, 2011. Scheme of International Scientific Observation : Scientific Observers Manual.
- Cortés, E., 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. Rev. Fish. Sci. 8, 299–344. <https://doi.org/10.1080/10408340308951115>
- Cortés, E., Brooks, E.N., Shertzer, K.W., 2015. Risk assessment of cartilaginous fish populations. ICES J. Mar. Sci. 72, 1057–1068. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu157>
- de Juan, S., Hinz, H., Sartor, P., Vitale, S., Bentes, L., Bellido, J.M., Musumeci, C., Massi, D., Gancitano, V., Demestre, M., 2020. Vulnerability of Demersal Fish Assemblages to Trawling Activities: A Traits-Based Index. Front. Mar. Sci. 7, 44. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00044>
- Duffy, L.M., Lennert-Cody, C.E., Olson, R.J., Minte-Vera, C.V., Griffiths, S.P., 2019. Assessing vulnerability of bycatch species in the tuna purse-seine fisheries of the eastern Pacific Ocean. Fish. Res. 219, 105316. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105316>
- Duhamel, G., Péron, C., Sinègre, R., Chazeau, C., Gasco, N., Hauteceœur, M., Martin, A., Durand, I., Causse, R., 2019. Important readjustments in the biomass and distribution of groundfish species in the northern part of the Kerguelen Plateau and Skiff Bank. CCAMLR Sci. Proc. Second Symp. Kerguelen Plateau 50.
- Dulvy, N.K., Forrest, R.E., 2010. Life histories, population dynamics, and extinction risks in chondrichthyans, in: Sharks and Their Relatives II.

- Dulvy, N.K., Fowler, S.L., Musick, J.A., Cavanagh, R.D., Kyne, P.M., Harrison, L.R., Carlson, J.K., Davidson, L.N., Fordham, S.V., Francis, M.P., Pollock, C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno, L.J., Ebert, D.A., Gibson, C., Heupel, M.R., Livingstone, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Valenti, S., White, W.T., 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife* 3, e00590. <https://doi.org/10.7554/eLife.00590>
- Dulvy, N.K., Pacoureau, N., Rigby, C.L., Pollom, R.A., Jabado, R.W., Ebert, D.A., Finucci, B., Pollock, C.M., Cheok, J., Derrick, D.H., Herman, K.B., Sherman, C.S., VanderWright, W.J., Lawson, J.M., Walls, R.H.L., Carlson, J.K., Charvet, P., Bineesh, K.K., Fernando, D., Ralph, G.M., Matsushiba, J.H., Hilton-Taylor, C., Fordham, S.V., Simpfendorfer, C.A., 2021. Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Curr. Biol.* 31, 4773-4787.e8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062>
- Ebert, D.A., 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope. *J. Fish Biol.* 66, 618–649. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00628.x>
- Elliott, S.A.M., Carpentier, A., Feunteun, E., Trancart, T., 2020. Distribution and life history trait models indicate vulnerability of skates. *Prog. Oceanogr.* 181, 102256. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102256>
- Ellis, J.R., Phillips, S.R.M., Poisson, F., 2017. A review of capture and post-release mortality of elasmobranchs. *J. Fish Biol.* 90, 653–722. <https://doi.org/10.1111/jfb.13197>
- Fernandes, P.G., Ralph, G.M., Nieto, A., García Criado, M., Vasilakopoulos, P., Maravelias, C.D., Cook, R.M., Pollom, R.A., Kovačić, M., Pollard, D., Farrell, E.D., Florin, A.-B., Polidoro, B.A., Lawson, J.M., Lorange, P., Uiblein, F., Craig, M., Allen, D.J., Fowler, S.L., Walls, R.H.L., Comeros-Raynal, M.T., Harvey, M.S., Dureuil, M., Biscoito, M., Pollock, C., McCully Phillips, S.R., Ellis, J.R., Papaconstantinou, C., Soldo, A., Keskin, Ç., Knudsen, S.W., Gil de Sola, L., Serena, F., Collette, B.B., Nedreaas, K., Stump, E., Russell, B.C., Garcia, S., Afonso, P., Jung, A.B.J., Alvarez, H., Delgado, J., Dulvy, N.K., Carpenter, K.E., 2017. Coherent assessments of Europe's marine fishes show regional divergence and megafauna loss. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0170>
- Fischer, J., Erikstein, K., D'Offay, B., Guggisberg, S., Barone, M., 2012. Review of the implementation of the international plan of action for the conservation and management of sharks (Circular No. 1076). FAO Fisheries and Aquaculture, Rome.
- Frisk, M.G., Jordaan, A., Miller, T.J., 2014. Moving beyond the current paradigm in marine population connectivity: are adults the missing link? *Fish Fish.* 15, 242–254. <https://doi.org/10.1111/faf.12014>
- Frisk, M.G., Miller, T.J., Fogarty, M.J., 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study 58, 13.
- García, V.B., Lucifora, L.O., Myers, R.A., 2008. The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 83–89. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1295>
- Gasco, N., 2011. Contributions to marine science by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen., in: Duhamel, G., Welsford, D. (Eds.), *The Kerguelen Plateau: Marine Ecosystem and Fisheries*. Paris, pp. 93–98.
- Georgeson, L., Rigby, C.L., Emery, T.J., Fuller, M., Hartog, J., Williams, A.J., Hobday, A.J., Duffy, C.A.J., Simpfendorfer, C.A., Okuda, T., Stobutzki, I.C., Nicol, S.J., 2020. Ecological risks of demersal fishing on deepwater chondrichthyan populations in the Southern Indian and South Pacific Oceans. *ICES J. Mar. Sci.* 77, 1711–1727. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa019>

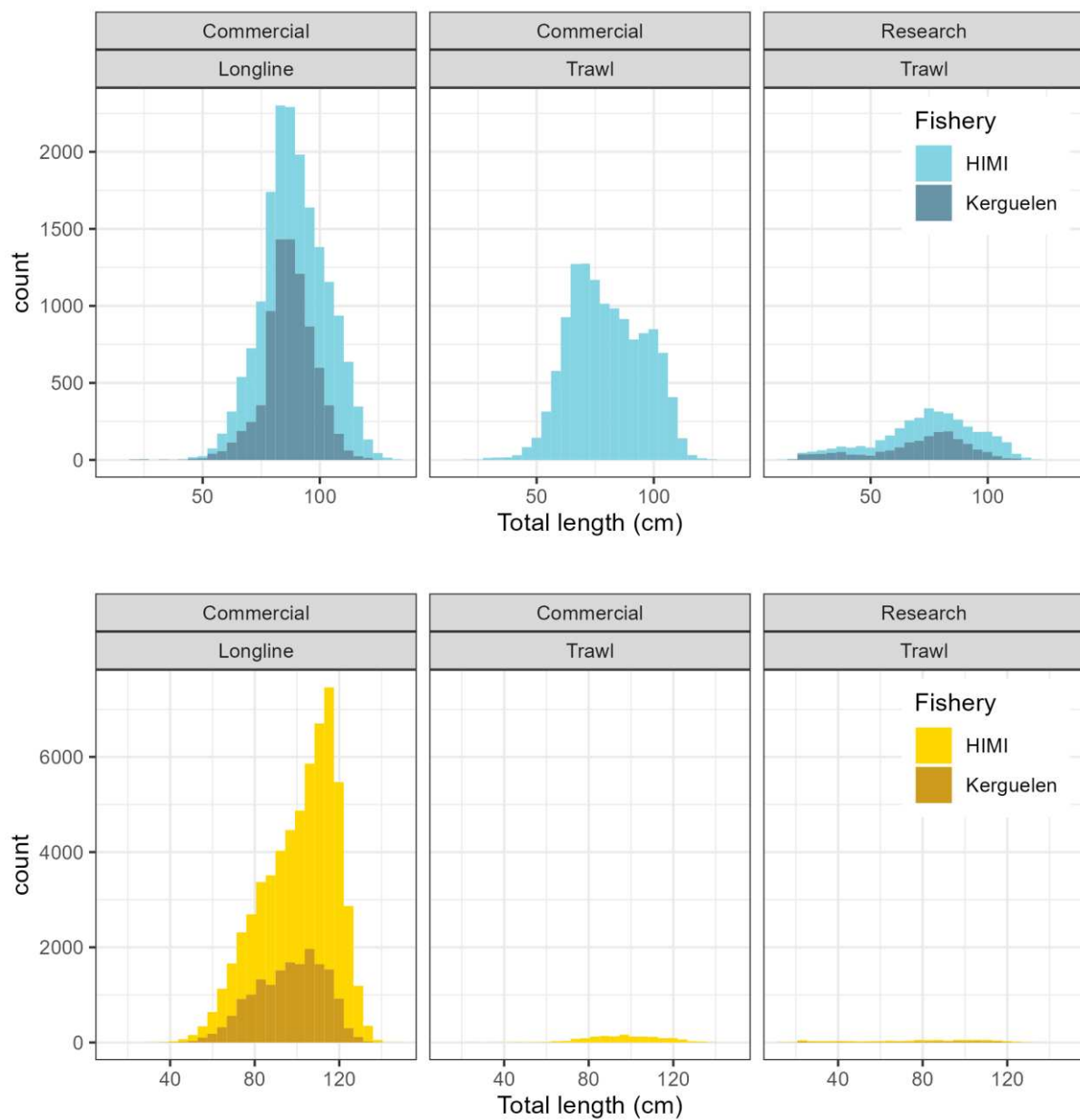
- Gilman, E.L., 2011. Bycatch governance and best practice mitigation technology in global tuna fisheries. *Mar. Policy* 35, 590–609. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2011.01.021>
- Goodall-Copestake, W.P., Perez-Espona, S., Hollyman, P., Belchier, M., 2018. Genetic analysis of skates (*Amblyraja* spp.) caught as by-catch around South Georgia and the South Sandwich Islands (WG-FSA-18-73). CCAMLR, Hobart.
- Gouraguine, A., Hidalgo, M., Moranta, J., Bailey, D.M., Ordines, F., Guijarro, B., Valls, M., Barberá, C., De Mesa, A., 2011. Elasmobranch spatial segregation in the western Mediterranean. *Sci. Mar.* 75, 653–664. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n4653>
- Griffiths, S., Duffy, L., Aires-da-Silva, A., 2017. A preliminary ecological risk assessment of the large-scale tuna longline fishery in the eastern Pacific Ocean using Productivity-Susceptibility analysis (Scientific Advisory Committee No. SAC-08-07d). Inter-American Tropical Tuna Commission, La Jolla, California, USA.
- Hobday, A.J., Smith, A.D.M., Stobutzki, I.C., Bulman, C., Daley, R., Dambacher, J.M., Deng, R.A., Dowdney, J., Fuller, M., Furlani, D., Griffiths, S.P., Johnson, D., Kenyon, R., Knuckey, I.A., Ling, S.D., Pitcher, R., Sainsbury, K.J., Sporcic, M., Smith, T., Turnbull, C., Walker, T.I., Wayte, S.E., Webb, H., Williams, A., Wise, B.S., Zhou, S., 2011. Ecological risk assessment for the effects of fishing. *Fish. Res.* 108, 372–384. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.01.013>
- Hooker, S., Cañadas, A., Hyrenbach, K., Corrigan, C., Polovina, J., Reeves, R., 2011. Making protected area networks effective for marine top predators. *Endanger. Species Res.* 13, 203–218. <https://doi.org/10.3354/esr00322>
- Humphries, N., Simpson, S., Wearmouth, V., Sims, D., 2016. Two's company, three's a crowd: fine-scale habitat partitioning by depth among sympatric species of marine mesopredator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 561, 173–187. <https://doi.org/10.3354/meps11937>
- Iglésias, S.P., Toulhoat, L., Sellos, D.Y., 2010. Taxonomic confusion and market mislabelling of threatened skates: important consequences for their conservation status. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 20, 319–333. <https://doi.org/10.1002/aqc.1083>
- Kyne, P.M., Simpfendorfer, C., 2010. Deepwater chondrichthyans, in: Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M. (Eds.), *Sharks and Their Relatives II: Biodiversity, Adaptive Physiology, and Conservation*. pp. 37–113.
- Martin, A., Chazeau, C., Gasco, N., Duhamel, G., Pruvost, P., 2021. Data Curation, Fisheries, and Ecosystem-based Management: the Case Study of the Pecheker Database. *Int. J. Digit. Curation* 16, 31. <https://doi.org/10.2218/ijdc.v16i1.674>
- Martin, C., Vaz, S., Ellis, J., Coppin, F., Le Roy, D., Carpentier, A., 2010. Spatio-temporal patterns in demersal elasmobranchs from trawl surveys in the eastern English Channel (1988–2008). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 417, 211–228. <https://doi.org/10.3354/meps08802>
- Martin, C.S., Vaz, S., Ellis, J.R., Lauria, V., Coppin, F., Carpentier, A., 2012. Modelled distributions of ten demersal elasmobranchs of the eastern English Channel in relation to the environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 418–419, 91–103. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.03.010>
- Molina, J.M., Cooke, S.J., 2012. Trends in shark bycatch research: current status and research needs. *Rev. Fish Biol. Fish.* 22, 719–737. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9269-3>
- Moura, T., Jones, E., Clarke, M.W., Cotton, C.F., Crozier, P., Daley, R.K., Diez, G., Dobby, H., Dyb, J.E., Fossen, I., Irvine, S.B., Jakobsdottir, K., López-Abellán, L.J., Lorange, P., Pascual-Alayón, P., Severino, R.B., Figueiredo, I., 2014. Large-scale distribution of three deep-water squaloid sharks: Integrating data on sex, maturity and environment. *Fish. Res.* 157, 47–61. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.03.019>
- Moura, T., Serra-Pereira, B., Gordo, L.S., Figueiredo, I., 2011. Sperm storage in males and females of the deepwater shark Portuguese dogfish with notes on oviducal gland

- microscopic organization. *J. Zool.* 283, 210–219. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00775.x>
- Mucientes, G.R., Queiroz, N., Sousa, L.L., Tarroso, P., Sims, D.W., 2009. Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. *Biol. Lett.* 5, 156–159. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0761>
- Nowara, G.B., Burch, P., Gasco, N., Welsford, D.C., Lamb, T.D., Chazeau, C., Duhamel, G., Pruvost, P., Wotherspoon, S., Candy, S.G., 2017. Distribution and abundance of skates (*Bathyraja* spp.) on the Kerguelen Plateau through the lens of the toothfish fisheries. *Fish. Res.* 186, 65–81. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.07.022>
- Oliver, S., Braccini, M., Newman, S.J., Harvey, E.S., 2015. Global patterns in the bycatch of sharks and rays. *Mar. Policy* 54, 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2014.12.017>
- Péron, C., Welsford, D.C., Ziegler, P., Lamb, T.D., Gasco, N., Chazeau, C., Sinègre, R., Duhamel, G., 2016. Modelling spatial distribution of Patagonian toothfish through life-stages and sex and its implications for the fishery on the Kerguelen Plateau. *Prog. Oceanogr.* 141, 81–95. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.003>
- Queiroz, N., Humphries, N.E., Mucientes, G., Hammerschlag, N., Lima, F.P., Scales, K.L., Miller, P.I., Sousa, L.L., Seabra, R., Sims, D.W., 2016. Ocean-wide tracking of pelagic sharks reveals extent of overlap with longline fishing hotspots. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 1582–1587. <https://doi.org/10.1073/pnas.1510090113>
- R Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Simpson, S.J., Humphries, N.E., Sims, D.W., 2020. The spatial ecology of Rajidae from mark-recapture tagging and its implications for assessing fishery interactions and efficacy of Marine Protected Areas. *Fish. Res.* 228, 105569. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105569>
- Stehmann, M.F.W., 2021. First complete description of the dark-mouth skate *Raja arctowskii* Dollo, 1904 from Antarctic waters, assigned to the genus *Bathyraja* (Elasmobranchii, Rajiformes, Arhynchobatidae). *Mar. Biodivers.* 27.
- Stevens, J., Bonfil, R., Dulvy, N.K., Walker, P.A., 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 476–494. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0724>
- Stobutzki, I., Miller, M., Brewer, D., 2001. Sustainability of fishery bycatch: a process for assessing highly diverse and numerous bycatch. *Environ. Conserv.* 28, 167–181. <https://doi.org/10.1017/S0376892901000170>
- Stobutzki, I.C., Miller, M.J., Heales, D.S., Brewer, D.T., 2002. Sustainability of elasmobranchs caught as bycatch in a tropical prawn (shrimp) trawl fishery. *Fish. Bull.* 100, 800–821.
- Thorburn, J., Jones, R., Neat, F., Pinto, C., Bendall, V., Hetherington, S., Bailey, D.M., Leslie, N., Jones, C., 2018. Spatial versus temporal structure: Implications of inter-haul variation and relatedness in the North-east Atlantic spurdog *Squalus acanthias*. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 28, 1167–1180. <https://doi.org/10.1002/aqc.2922>
- Thorburn, J., Neat, F., Burrett, I., Henry, L.-A., Bailey, D.M., Jones, C.S., Noble, L.R., 2019. Ontogenetic Variation in Movements and Depth Use, and Evidence of Partial Migration in a Benthopelagic Elasmobranch. *Front. Ecol. Evol.* 7.
- Walker, P.A., Hislop, J.R.G., 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. *ICES J. Mar. Sci.* 55, 392–402. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1997.0325>

- Walker, T.I., 2005. Management Measures. Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fish. Tech. Pap. 474, 216–242. <https://www.fao.org/3/a0212e/A0212E17.htm#ch13>
- Walker, T.I., Day, R.W., Awruch, C.A., Bell, J.D., Braccini, J.M., Dapp, D.R., Finotto, L., Frick, L.H., Garcés-García, K.C., Guida, L., Huveneers, C., Martins, C.L., Rochowski, B.E.A., Tovar-Ávila, J., Trinnie, F.I., Reina, R.D., 2021. Ecological vulnerability of the chondrichthyan fauna of southern Australia to the stressors of climate change, fishing and other anthropogenic hazards. *Fish. Fish.* 22, 1105–1135. <https://doi.org/10.1111/faf.12571>
- Wearmouth, V.J., Sims, D.W., 2008. Chapter 2 Sexual Segregation in Marine Fish, Reptiles, Birds and Mammals: Behaviour Patterns, Mechanisms and Conservation Implications, in: *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp. 107–170. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)00002-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)00002-3)
- Williams, A.J., Georgeson, L., Summerson, R., Hobday, A., Hartog, J., Swimmer, Y., Wallace, B., Nicol, S.J., 2018. Assessment of the vulnerability of sea turtles to IOTC tuna fisheries.
- Wood, S.N., 2023. mgcv: Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation.
- Wood, S.N., 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. CRC Press.
- Zhou, S., Griffiths, S.P., 2008. Sustainability Assessment for Fishing Effects (SAFE): A new quantitative ecological risk assessment method and its application to elasmobranch bycatch in an Australian trawl fishery. *Fish. Res.* 91, 56–68. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.11.007>
- Zhou, S., Hobday, A.J., Dichmont, C.M., Smith, A.D.M., 2016. Ecological risk assessments for the effects of fishing: A comparison and validation of PSA and SAFE. *Fish. Res.* 183, 518–529. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.07.015>
- Ziegler, P.E., Burch, P., Peron, C., Welsford, D.C., Farmer, B.M., Yates, P.M., Potts, J.M., Woodcock, E.J., Barnes, T.C., Duhamel, G., Gardner, C., 2021. Development of robust assessment methods and harvest strategies for spatially complex, multi-jurisdictional Toothfish fisheries in the Southern Ocean - Final Report.



Supplementary Figure 1. Distribution of captures of A) *Bathyrhaja eatonii* in blue and B) *B. irrassa* in yellow. French and Australian EEZs are delineated by grey lines. Isobaths appear in grey shades (500, 1000, 1500, 2000, 3000 m).



Supplementary Figure 2. Total length distributions of *B. eatonii* (top panel) and *B. irrasa* (bottom panel) for each gear in HIMI (light shades) and Kerguelen (dark shades).

Supplementary Table 1. Number of hauls used in *B. eatonii* and *B. irrassa* median total length analysis when > 5 skates were measured

Species	Commercial			Research surveys		Number of hauls
	Australian		French	Australian	French	
	Trawl	Longline	Longline	Trawl	Trawl	
BEA	843	551	544	99	79	2116
BYR	46	3178	1294	5	13	4536
Total	889	3729	1838	104	92	6652

Supplementary Table 2. Number of hauls used in *B. eatonii* and *B. irrassa* sex ratio analysis when > 5 skates were sexed

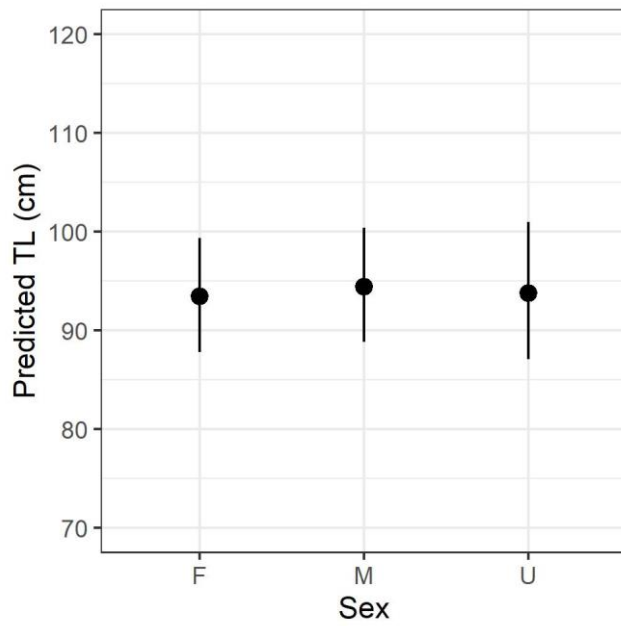
Species	Commercial			Research surveys		Number of hauls
	Australian		French	Australian	French	
	Trawl	Longline	Longline	Trawl	Trawl	
BEA	643	525	756	81	80	2085
BYR	79	3166	1707	9	15	4976
Total	722	3691	2463	90	95	7061

Supplementary Table 3. Parameters and fit of the GAM model of median total length for *B. eatonii*. Note that parametric terms have a t statistic and smooth terms have an F statistic estimates. The model was run on a sample size of 2116 hauls.

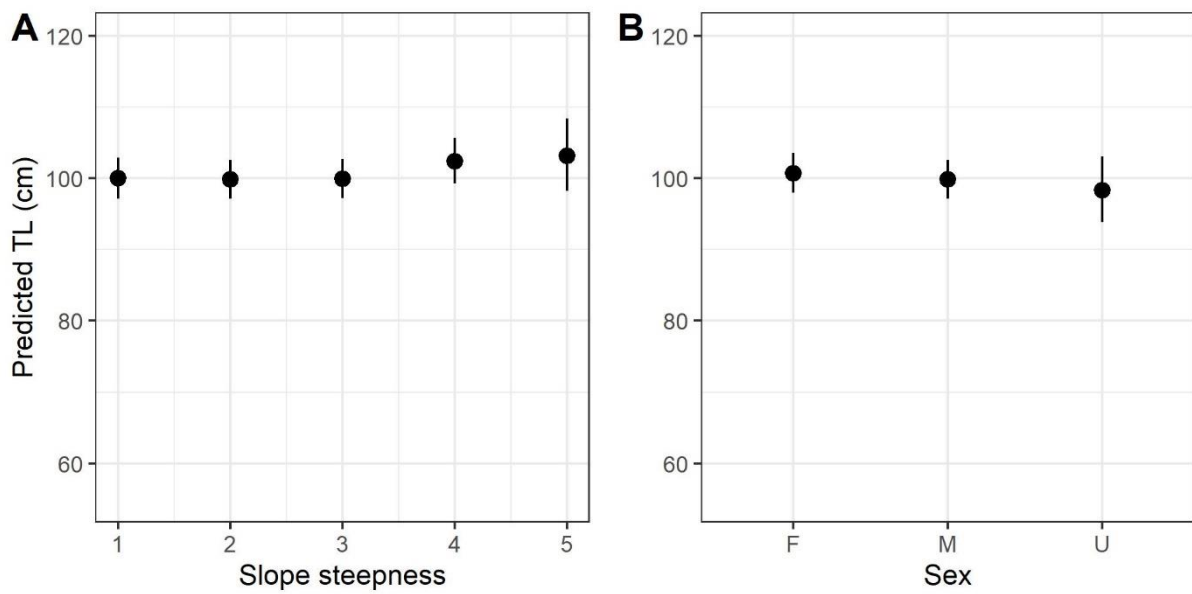
	<i>df</i>	Estimate	Std. error	t value	Pr(> t)
<i>Parametric terms</i>					
(Intercept)		4.440	0.028	163.662	< 0.0001
Gear: LCF		0.142	0.046	3.124	< 0.001
Gear: TCA		-0.094	0.016	-5.957	< 0.0001
Gear: TRA		-0.101	0.018	-5.719	< 0.0001
Gear: TRF		-0.058	0.049	-1.185	0.236
Sex: M		0.011	0.005	2.126	< 0.05
Sex: U		0.004	0.021	0.177	0.860
Year: 2007		-0.037	0.023	-1.589	0.112
Year: 2008		-0.023	0.022	-1.029	0.304
Year: 2009		-0.050	0.022	-2.204	< 0.05
Year: 2010		-0.040	0.020	-1.997	< 0.05
Year: 2011		-0.046	0.020	-2.297	< 0.05
Year: 2012		-0.061	0.019	-3.185	< 0.01
Year: 2013		-0.062	0.019	-3.199	< 0.01
Year: 2014		-0.049	0.025	-1.946	0.052
Year: 2015		-0.029	0.025	-1.136	0.256
Year: 2016		-0.034	0.019	-1.811	0.070
Year: 2017		-0.031	0.019	-1.634	0.102
Year: 2018		-0.044	0.019	-2.292	< 0.05
Year: 2019		-0.029	0.019	-1.488	0.137
Year: 2020		-0.011	0.019	-0.604	0.546
Year: 2021		-0.046	0.019	-2.425	< 0.05
Year: 2022		0.002	0.019	0.080	0.936
<i>Smooth terms</i>					
	<i>edf</i>			F	p -Value
s(Depth, k=7)	4.752			10.31	< 0.0001
s(Lon, Lat)	25.857			12.53	< 0.0001

Supplementary Table 4. Parameters and fit of the GAM model of median total length for *B. irrasa*. Note that parametric terms have a t statistic and smooth terms have an F statistic estimates. The model was run on a sample size of 4536 hauls.

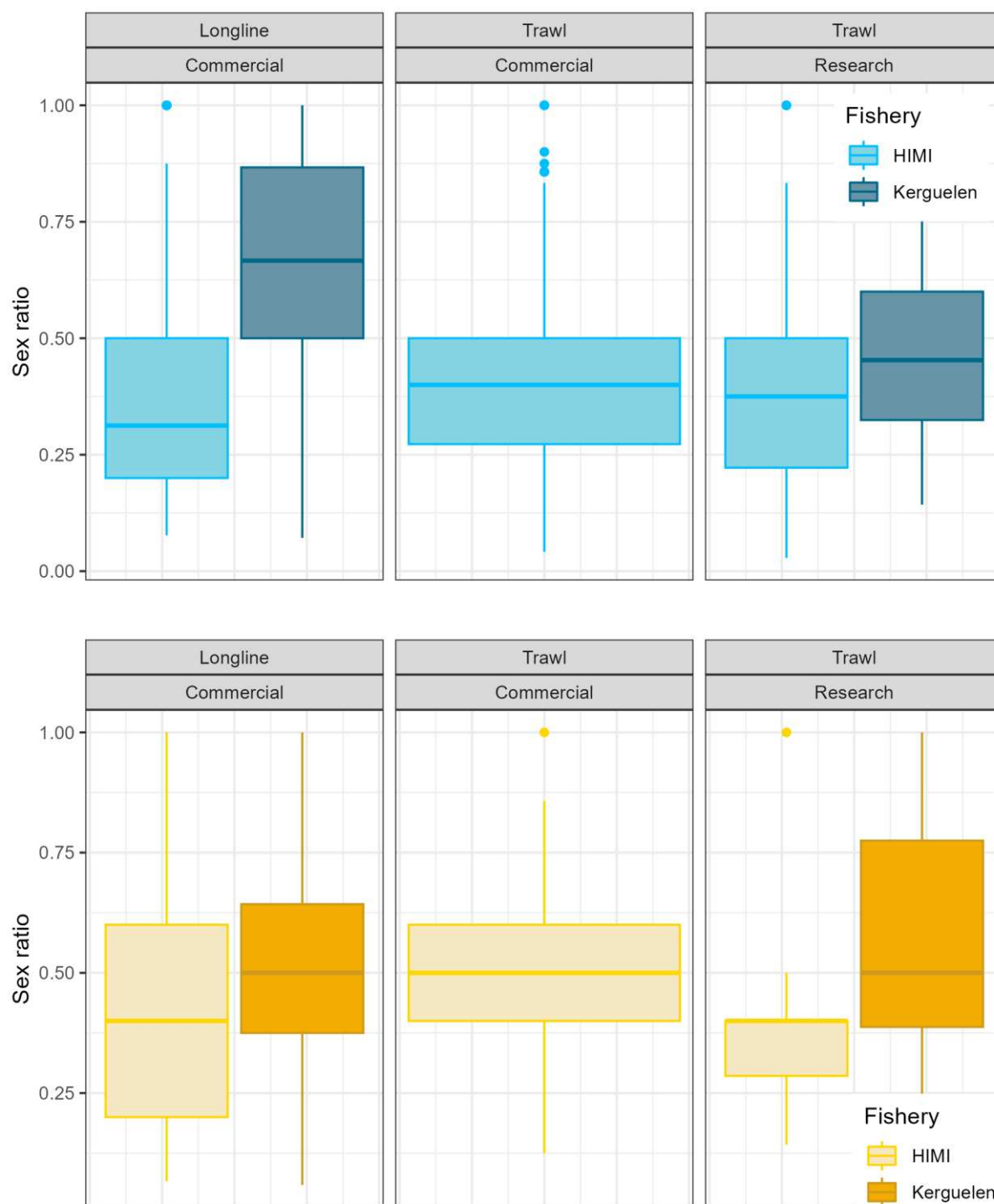
	<i>df</i>	Estimate	Std. error	t value	Pr(> t)
<i>Parametric terms</i>					
(Intercept)		4,7	0,014	327,761	< 0,0001
Slope: 2		-0,002	0,005	-0,331	0,741
Slope: 3		-0,001	0,006	-0,073	0,942
Slope: 4		0,024	0,009	2,668	< 0,001
Slope: 5		0,032	0,021	1,521	0,128
Slope: 6		0,074	0,061	1,202	0,229
Gear: LCF		-0,072	0,023	-3,127	< 0,001
Gear: TCA		-0,079	0,025	-3,178	< 0,001
Gear: TRA		-0,45	0,049	-9,143	< 0,0001
Gear: TRF		-0,28	0,039	-7,166	< 0,0001
Sex: M		-0,009	0,003	-2,689	< 0,001
Sex: U		-0,024	0,019	-1,268	0,205
Year: 2006		0,014	0,013	1,102	0,269
Year: 2007		0,007	0,013	0,518	0,605
Year: 2008		-0,003	0,013	-0,193	0,847
Year: 2009		-0,03	0,012	-2,408	< 0,01
Year: 2010		-0,011	0,012	-0,928	0,354
Year: 2011		-0,015	0,012	-1,218	0,223
Year: 2012		-0,032	0,013	-2,523	< 0,01
Year: 2013		-0,028	0,012	-2,221	< 0,01
Year: 2014		-0,053	0,013	-3,996	< 0,0001
Year: 2015		-0,048	0,013	-3,796	< 0,0001
Year: 2016		-0,053	0,012	-4,502	< 0,0001
Year: 2017		-0,065	0,012	-5,516	< 0,0001
Year: 2018		-0,089	0,012	-7,501	< 0,0001
Year: 2019		-0,074	0,011	-6,458	< 0,0001
Year: 2020		-0,079	0,013	-5,93	< 0,0001
Year: 2021		-0,09	0,012	-7,467	< 0,0001
Year: 2022		-0,081	0,012	-6,977	< 0,0001
<i>Smooth terms</i>	<i>edf</i>			F	p -Value
s(Depth, k=7)	4			1,708	0,017
s(Lon, Lat)	29			27,273	< 0,0001



Supplementary Figure 3. Plots show the predicted median total length of *B. eatonii* when all other variables were held fixed at their representative values.



Supplementary Figure 4. Plots show the predicted median total length of *B. irrassa* when all other variables were held fixed at their representative values.



Supplementary Figure 5. Average sex ratio of *Bathyraja eatonii* (top panel) and *B. irrasa* (bottom panel) for each gear in HIMI EEZ (light shades) and Kerguelen EEZ (dark shades).

Supplementary Table 5. Parameters and fit of the GAM model of *B. eatonii* sex ratio. Note that parametric terms have a *t* statistic and smooth terms have a Chi. sq. statistic estimates. The model was run on a sample size of 2085 hauls.

	<i>df</i>	Estimate	Std. error	<i>z</i> value	Pr(> <i>t</i>)
<i>Parametric terms</i>					
(Intercept)		0,441	0,270	1,632	0,103
Gear: LCF		0,197	0,333	0,592	0,554
Gear: TCA		0,654	0,188	3,474	< 0,0001
Gear: TRA		0,508	0,259	1,964	< 0,01
Gear: TRF		-0,602	0,432	-1,395	0,163
Year: 2007		-0,769	0,385	-1,998	< 0,01
Year: 2008		-0,246	0,364	-0,675	0,5
Year: 2009		-0,511	0,381	-1,340	0,18
Year: 2010		-0,669	0,327	-2,049	< 0,01
Year: 2011		-0,808	3284,000	-2,459	< 0,01
Year: 2012		-0,736	0,319	-2,306	< 0,01
Year: 2013		-0,520	0,308	-1,689	< 0,05
Year: 2014		-0,881	0,480	-1,838	< 0,05
Year: 2015		-0,794	0,386	-2,056	< 0,01
Year: 2016		-1,015	0,279	-3,640	< 0,0001
Year: 2017		-0,718	0,275	-2,610	< 0,001
Year: 2018		-0,687	0,293	-2,341	< 0,01
Year: 2019		-0,890	0,276	-3,231	< 0,001
Year: 2020		-0,776	0,282	-2,750	< 0,001
Year: 2021		-0,546	0,286	-1,910	< 0,05
Year: 2022		-0,774	0,281	-2,756	< 0,001
<i>Smooth terms</i>					
	<i>edf</i>			<i>Chi. Sq.</i>	<i>p</i> -Value
s(Depth, k=6)	1			9,167	< 0,0001
s(Lon, Lat)	4			37,244	< 0,0001

Supplementary Table 6. Parameters and fit of the GAM model of *B. irrassa* sex ratio. Note that parametric terms have a *t* statistic and smooth terms have a Chi. sq. statistic estimates. The model was run on a sample size of 4976 hauls.

	<i>df</i>	Estimate	Std. error	<i>z</i> value	Pr(> <i>t</i>)
<i>Parametric terms</i>					
(Intercept)		0,830	0,175	4,729	< 0,0001
Gear: LCF		0,337	0,209	1,612	0,107
Gear: TCA		0,998	0,451	2,212	< 0,01
Gear: TRA		0,652	0,695	0,939	0,348
Gear: TRF		0,825	0,614	1,345	0,179
Year: 2006		-0,159	0,201	-0,791	0,43
Year: 2007		-0,654	0,204	-3,211	< 0,001
Year: 2008		-0,649	0,217	-2,997	< 0,001
Year: 2009		-0,816	0,200	-4,080	< 0,0001
Year: 2010		-0,934	0,200	-4,659	< 0,0001
Year: 2011		-0,948	0,202	-4,694	< 0,0001
Year: 2012		-0,939	0,222	-4,099	< 0,0001
Year: 2013		-1,028	0,203	-5,070	< 0,0001
Year: 2014		-1,173	0,215	-5,464	< 0,0001
Year: 2015		-1,124	0,203	-5,550	< 0,0001
Year: 2016		-1,056	0,190	-5,569	< 0,0001
Year: 2017		-1,038	0,190	-5,457	< 0,0001
Year: 2018		-1,106	0,195	-5,664	< 0,0001
Year: 2019		-1,645	0,193	-6,971	< 0,0001
Year: 2020		-1,073	0,230	-4,660	< 0,0001
Year: 2021		-1,111	0,200	-5,557	< 0,0001
Year: 2022		-1,203	0,191	-6,311	< 0,0001
<i>Smooth terms</i>					
	<i>edf</i>			<i>Chi. Sq.</i>	<i>p</i> -Value
s(Depth, k=7)	3			128,570	< 0,0001
s(Lon, Lat)	11			25,510	< 0,001

Annexe 2 :

Faure, J., Caraguel, J-M., Péron, C., 2023. Age and growth of the subantarctic skates *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* in Kerguelen and *Amblyraja taaf* in Crozet through the use of the vertebrae centrum. [WG-FSA-2023/11]. CCAMLR



CCAMLR

Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources
Commission pour la conservation de la faune et la flore marines de l'Antarctique
Комиссия по сохранению морских живых ресурсов Антарктики
Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos

WG-FSA-2023/11

16 September 2023

Original: English

WG-FSA

Age and growth of the subantarctic skates *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* in Kerguelen and *Amblyraja taaf* in Crozet through the use of the vertebrae centrum

Faure, J. and C. Péron



This paper is presented for consideration by CCAMLR and may contain unpublished data, analyses, and/or conclusions subject to change. Data in this paper shall not be cited or used for purposes other than the work of the CCAMLR Commission, Scientific Committee or their subsidiary bodies without the permission of the originators and/or owners of the data.

Age and growth of the subantarctic skates *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* in Kerguelen and *Amblyraja taaf* in Crozet through the use of the vertebrae *centrum*

Johanna Faure¹, Jean-Marie Caraguel², Clara Péron¹

¹ Laboratoire de Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA), UMR 8067 – MNHN, CNRS, IRD, SU, UCN, UA, 75005 Paris, France

² Laboratoire de Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA) – Muséum national d'Histoire Naturelle (MNHN), CNRS, IRD, SU, UCN, UA, 29900 Concarneau, France.

Abstract

In the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fishery occurred in Kerguelen and Crozet, three species of skates are mainly caught as bycatch. Ageing has proven to be difficult for deep-sea skate species though, this is of dire importance to perform fishery assessment and management. Preliminary studies had indicated that *centrum* observations may provide reliable information when conventional method based on the *corpus calcareum* is unlikely to produce results due to low calcification. In this analysis, we therefore performed age reading on the *centrum* of 285 vertebrae resulting in length-at-age and growth curves estimations. Overall, our results revealed that the three skate species display faster growing pattern than expected suggesting relatively productive life-history traits. However, this ageing method was not validated yet.

Introduction

Three species of skates are frequently taken as by-catch in the French fishery targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in Kerguelen and Crozet exclusive economic zones (EEZs). *Amblyraja taaf* represents 10% of the total capture at Crozet and *Bathyraja*

eatonii and *Bathyraja irrasa* both represent 5% of the total capture at Kerguelen. In order to assess the potential impact of fishing on these species there is a strong need to understand their biology and productivity. To date, only few studies have investigated biological traits in skate species in the Southern Ocean, especially for *B. eatonii* and *B. irrasa* (Francis and Maolagáin, 2001, 2005; Wong *et al.*, 2022) and to our knowledge, nothing is known on *A. taaf*. However, to determine the extent of which these species are vulnerable to exploitation, information on growth rate, age-at-maturity and longevity is required and all of these rely on adequate age estimation. Determination of age of these three species is therefore crucial. Age determination of most chondrichthyan species, including skates, generally relies on regularly deposited growth increments on the *corpus calcareum* of the vertebrae, appearing as a pair of alternating wide opaque band and narrow translucent band, referred to as band pair (Cailliet and Goldman, 2004). However, growth bands are often less visible in deep-sea species living in cold environment because of low vertebrae calcification (Cailliet, 2015). Although this method may be inconclusive in some cases, no other method has been received consensus from scientific community to estimate individual age. We therefore developed the use of the vertebrae *centrum* as a novel ageing method on the three main species of skate caught in Crozet and Kerguelen waters. Even though this method may need some improvement and validation, this may be seen as an alternative when growth bands from *corpus calcareum* are not readable.

Material and methods

Data collection

Vertebrae were collected on dead skates specifically by scientific observers onboard the fishing vessels *Ile de la Réunion II* (March – June 2021) and *Cap Kersaint* (March – May 2021). For each individual, three vertebrae (the fourth, the tenth and the twenty-fourth) were collected to test reading suitability despite structure variation of vertebrae along the spine and were kept

frozen (-16°C). Vertebrae were labelled by observers with species, total length (TL), sex, maturity stage and haul number.

Data were extracted from the ‘PecherKer’ database (Martin *et al.*, 2021).

Vertebrae preparation

Vertebrae samples were thawed at room temperature and adhering tissues were removed by chemical cleaning using a sodium hydroxide solution. After a drying period of approximately 10 days to limit the risk of deformation, vertebrae were prepared performing a sagittal cross-section. Half-vertebrae were photographed revealing the inner side of the cone, the *centrum* (Figure 1A) and then mounted in epoxy resin. Half-vertebrae mounted were sanded and polished to observe the internal structure of the *corpus calcareum* (Figure 1B).

Age reading and age determination

Age reading were performed through *corpus calcareum* and *centrum* observations under binocular equipped with a camera (NIKON SMZ1000) and micro measurements using NIKON NIS Element.

A first study conducted on 285 vertebrae samples from 95 specimens (27 *Bathyraja eatonii*, 34 *Bathyraja irrasa* and 34 *Amblyraja taaf*) revealed that the fourth vertebrae was less suitable for sclerochronology studies and also revealed a large number of vertebrae fractured in the *primordium* area which made sample preparation more difficult (Figure 1C; Faure *et al.*, 2022). Age readings were thus conducted on the tenth and the twenty-fourth vertebrae only from 81 remaining specimens. Samples of the first study (only 10th and 24th vertebrae) were analyzed again with supplementary samples to ensure consistency (Table 1). A total of 352 vertebrae were analyzed from a total of 176 individuals sampled.

Table 1. Number of specimens analyzed for *Amblyraja taaf*, *Bathyraja eatonii* and *Bathyraja irrasa* and the minimum and maximum total length (TL) observed.

	Specimens (n)	TL min. (mm)	TL max. (mm)
<i>Amblyraja taaf</i>	34	567	980
<i>Bathyraja eatonii</i>	66	541	1083
<i>Bathyraja irrasa</i>	76	508	1277

Band pairs were not readable on the *corpus calcareum*, we thus used sequences of swelling and recesses at the surface of the *centrum* as equivalents of growth increments. The birthmark was identified where there was an obvious change in angle along the *corpus calcareum*, also readable on the *centrum* (Figure 1D). Age counts started at the first growth increment after the birthmark.

We hypothesized that pairs of swelling and recesses at the surface of the centrum represent annual growth increments as for band pairs on the *corpus calcareum* (Cailliet and Goldman, 2004; Goldman *et al.*, 2012). The age of each individual was then estimated as the number of band pairs present after the birthmark.

In egg-layer skate species, asynchronous reproduction throughout the year is often reported (Ainsley *et al.*, 2011). Depending on when the individual hatched, it may have less than one year at the first growth increment. To account for this uncertainty, when the ratio between the length of the first growth increment and the length of the embryonic vertebrae was lower than 1.6, we performed age adjustments and remove 0.5 years to the observed age.



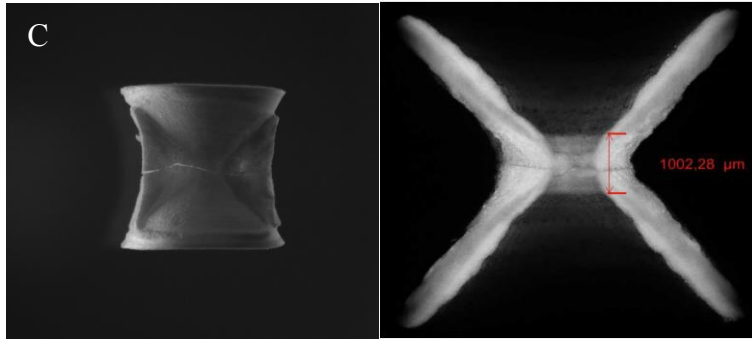


Figure 1. Vertebrae cross section revealing (A) the inner side of the cone, *centrum* and (B) the internal structure, *corpus calcareum* and poor band pairs readability (C) Vertebrae presenting fracture in the *primordium* area (D) measure of birthmark on the *corpus calcareum*. Source: J-M Caraguel

Size-at-hatching determination

Size-at-hatching (L_0) was determined from the length of the embryonic vertebrae (L_v), delimited by the birthmark, precisely measured on the *corpus calcareum* of the tenth and the twenty-fourth vertebrae:

$$L_0 = \frac{L_v \times TL}{L_v}$$

Where TL is the total length of individual. Vertebrae exhibiting fractures in the *primordium* area were excluded from this specific analysis.

Growth model fitting

To determine the most appropriate growth model, a multi-model approach was used, each model representing an alternative hypothesis for growth as it is recommended and frequently used for modelling elasmobranch growth (Rigby *et al.*, 2016; Smart *et al.*, 2016). The von Bertalanffy growth function (VBGF), the logistic function and the Gompertz function were explored (Table 2) using L_0 estimated from the measure of embryonic vertebrae. Using frequentist multi-model approach, we used the Akaike Information Criterion (AIC) to select the best model fit based on the lowest AIC value (Akaike, 1974). Growth models were fitted to

length-at-age data using the *Estimate_Growth()* function within the *AquaticLifeHistory* R package (Smart *et al.*, 2016; Smart, 2019).

Due to the limited number of observed length-at-data, no sex-specific growth modelling was conducted.

Table 2. Equations of the three growth functions used in the multi-model approach. L_t is length as a function of time, L_0 the length-at-hatching, L_∞ the asymptotic length and k/g , the growth-completion coefficients.

Model	Growth function	References
von Bertalanffy	$L(t) = L_0 + (L_\infty - L_0)(1 - e^{-kt})$	(von Bertalanffy, 1938)
Logistic	$L(t) = \frac{L_\infty L_0 g t}{L_\infty + L_0 e^{gt} - 1}$	(Ricker, 1979)
Gompertz	$L(t) = L_\infty e^{-L_0 e^{-gt}}$	(Ricker, 1975)

Results

Age reading

Although the *centrum* showed variably contrasted pair bands, exploited bands were not noticeable on the *corpus calcareum* of the same vertebrae. Estimating the age thus proved to be difficult using the conventional method.

Centrum, however, showed high percentage of readability across the two vertebrae varying between 66.2% for *A. taaf*, 71.1% for *B. irrasa* and 73.5% for *B. eatonii*. Excluding non-exploitable samples, we obtained estimates of length-at-age from 45 samples from annual growth bands counts on the *centrum* for *A. taaf*, 97 samples for *B. eatonii* and 108 samples for *B. irrasa* (Tables A1 to A3 in Supplementary Materials).

Size-at-hatching

The size-at-hatching estimations were very consistent for the two vertebrae (10th and 24th vertebrae) of each individual species (Table 3). *A. taaf* had the smallest size-at-hatching (14. m

± 0.19 according to 10th vertebrae) compared to *B. eatonii* (17,9 cm ± 0.22) and *B. irrasa* (21.5 cm ± 0.38).

Table 3. Size-at-hatching ($\pm$ SD) in cm.

Species	Sample	n	Mean L ₀ ($\pm$ SD) (cm)	Min – max TL (cm)
<i>A. taaf</i>	10 th vertebrae	25	14.3 $\pm$ 0.19	11.6 – 19.9
	24 th vertebrae	22	13.9 $\pm$ 0.14	11.5 – 16.3
<i>B. eatonii</i>	10 th vertebrae	53	17.9 $\pm$ 0.22	14.4 – 25.4
	24 th vertebrae	53	17.9 $\pm$ 0.19	14.6 – 23.0
<i>B. irrasa</i>	10 th vertebrae	52	21.5 $\pm$ 0.38	15.1 – 37.9
	24 th vertebrae	66	21.0 $\pm$ 0.25	16.2 – 30.8

Growth curves

From the three frequentist growth models (von Bertalanffy; Logistic and Gompertz) applied to the observed length-at-age data, the Logistic growth model had the best fit to the data (lower AIC values) and lower residuals values (RSE) for the three species (Table 4).

Table 4. Asymptotic length (L_∞) estimates generated by growth models: von Bertalanffy, Logistic and Gompertz with L₀ set at 14.3 cm TL for *A. taaf*, 17.9 cm TL for *B. eatonii* and 21.5 cm TL for *B. irrasa*. Growth coefficient (k/g), residual standard error (RSE) and AIC estimates also generated by models.

Species	Model	L _∞ ($\pm$ S.E.)	k/g ($\pm$ S.E.)	RSE	AIC
<i>A. taaf</i>	von Bertalanffy	108.1 $\pm$ 12.69	0.28 $\pm$ 0.07	82.53	482.83
	Logistic	91.3 $\pm$ 3.35	0.86 $\pm$ 0.06	78.37	478.59
	Gompertz	96.6 $\pm$ 5.57	0.54 $\pm$ 0.07	80.43	480.71
<i>B. eatonii</i>	von Bertalanffy	123.0 $\pm$ 9.51	0.30 $\pm$ 0.05	81.86	111.0
	Logistic	102.6 $\pm$ 2.60	0.93 $\pm$ 0.04	80.72	110.8
	Gompertz	109.0 $\pm$ 4.20	0.58 $\pm$ 0.04	81.04	110.9
<i>B. irrasa</i>	von Bertalanffy	155.5 $\pm$ 12.0	0.21 $\pm$ 0.03	120.58	125.9
	Logistic	121.1 $\pm$ 2.75	0.79 $\pm$ 0.03	116.57	125.2
	Gompertz	130.2 $\pm$ 4.41	0.47 $\pm$ 0.03	117.46	125.4

Logistic growth model estimated L_{∞} as 91.26 ± 3.35 cm TL and $g = 0.86 \pm 0.06$ for *A. taaf*, $L_{\infty} = 102.6$ cm TL ± 2.60 and $g = 0.93 \pm 0.04$ for *B. eatonii* and $L_{\infty} = 121.13$ cm TL ± 2.75 and $g = 0.79 \pm 0.03$ for *B. irrasa* (Figure 3).

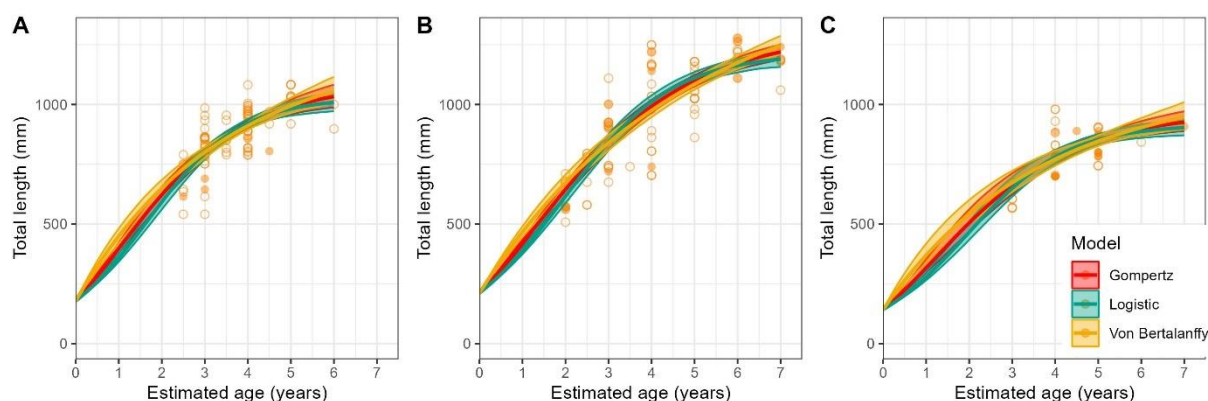


Figure 3. Growth models for A) *B. eatonii*, B) *B. irrasa* and C) *A. taaf*, with von Bertalanffy growth curve in yellow, Logistic in green and Gompertz in red. Points represent length-at-age data with plain circle being reference samples (Figures in Appendices 1 to 3).

Discussion

Ageing methodology

Skate ageing through the examination of growth bands on the *corpus calcareum* of vertebrae has proven to be difficult, especially for deep-water species (Cailliet, 2015) and species from Kerguelen and Crozet waters are no exception. The band pattern could be enhanced by several stains like silver nitrate or crystal violet that seem to give the best results on *Raja clavata* for example (Basusta *et al.*, 2017). However, this would necessitate supplementary preparative steps before band counts and results cannot be guaranteed. Furthermore, band-like structures present on the *centrum* of vertebrae were exploitable and provided reliable age estimates suggesting valuable alternative method when growth bands on the *corpus calcareum* are difficult to discern. Furthermore, bands may become too narrow to reliably determine the age

of slow growing adult, adding uncertainty in age determination (Cailliet, 2015). Age of older individuals may thus be underestimated.

The large number of vertebrae fractured in the *primordium area* was likely to be linked to the sampling due to poor resistance to mechanical stress. One explanation would be the effect of capture or handling on board affecting the spine. Alternatively, multiple freezing/deep-freezing and thawing due to the transport from La Réunion Island (Indian Ocean) and the laboratory (Concarneau, France) was first suspected but a few samples kept in alcohol were collected and appeared to be also fractured clearing freezing cause. This phenomenon was not noticed in other studies conducted in similar species and areas (Francis and Maolagáin, 2001, 2005; Wong *et al.*, 2022) but in these studies, specimens were often brought intact in the laboratory where sampling occurs. In our case, vertebrae sampling occurred on board fishing vessels where sea conditions and bad light might make it difficult.

This ageing method yet requires validation. Though, validation may prove to be difficult using conventional chemical marking mostly due to low recapture probabilities and effect of capture on growth (Nowara *et al.*, 2013; Parker *et al.*, 2020). Simultaneous ageing on other structures of individuals such as caudal thorns may however support current estimates.

In fishes, growth bands are typically due to winter growth interruption related to metabolism decrease with environmental variations such as water temperature decrease (Beckman and Wilson, 1995). In cold and deep-water species, growth bands should rather represent resumption of strong growth unlikely to be linked to environmental variations but perhaps to food web productivity. Microchemistry methods are developing such as laser ablation-inductively coupled plasma-mass spectrometry (LA-ICP-MS) owing fine-scale sampling through the *corpus calcareum* to perform isotopic analysis on trace elements. These methods provide information on environmental parameters responsible for variations in growth but also

validate ageing results if environmental parameters variation is annual (Scharer *et al.*, 2012). Various studies have been investigated variations in calcium (Ca), phosphorus (P), strontium (Sr) and manganese (Mn) and while some of them characterized sea water (Sr being correlated with salinity), others are linked to growth bands such as Mn (Scharer *et al.*, 2012; Raoult *et al.*, 2016; Mohan *et al.*, 2018). Strong concentrations of Mn, mainly provided by food supply, in translucent bands relate to increased food consumption and fast growth. Assuming growth bands are shaped by growth resumption, there is a possibility for growth band to be more contrasted in individuals exhibiting faster growth rate. In this study, about 30% of vertebrae were not analyzed due to their low contrast. Age determination could therefore rely on the 70% fastest growing individuals and growth should be considered as the upper range.

Demographic outputs

From the measure of embryonic vertebrae, the size-at-hatching of *A. taaf* was estimated at relatively small values (14 cm TL) compared to previous values from literature (17.0 cm TL ; Duhamel *et al.*, 2005). Assuming offspring size is inversely related to fecundity, such that more fecund species have smaller offspring (Cortés, 2000; Barrowclift *et al.*, 2023), *A. taaf* could be more fecund than *B. eatonii* and *B. irrasa*. In contrast, size-at-hatching of the two *Bathyraja* species were similar to measurements on individuals about to hatch from egg cases (Duhamel *et al.*, 2005).

Growth models revealed that logistic curve fitted best, as found in other studies highlighting sigmoid growth functions better characterized the growth of skates than standard VBGF (Ainsley *et al.*, 2011; Smart *et al.*, 2016). Growth completion rate ($k/g > 0.80$) indicated relatively rapid growth. However, estimate of L_{∞} is likely to be underestimated due to reading problems and lack of large individuals in our vertebrae dataset for *A. taaf* (Francis, 2006; Wong *et al.*, 2022). In contrast, for the *Bathyraja* species, length distributions of vertebrae dataset

were consistent with length distributions of captures. L_{∞} was similarly found underestimated in Wong et al., 2022. Using two-parameter models by fixing a single size-at-hatching values is not recommended as this can constrain model fit (Smart *et al.*, 2016); however, it is the only alternative when there is limited data for smaller age groups and low sample size (Thorson and Simpfendorfer, 2009).

Potential alternative to estimate growth would be the use of biometry data from capture-mark-recapture experiments (Régnier *et al.*, 2021; Dureuil *et al.*, 2022). Using the difference between length-at-capture and length-at-recapture would provide an estimation of growth during time-at-liberty. However, capture may cause physical and physiological trauma resulting in substantial effect on growth (Skomal and Mandelman, 2012). A long time-at-liberty would therefore be required to limit this bias.

Acknowledgements

We are especially thankful to Marc Leménager and Julie Caquelard who collect vertebrae samples onboard. We acknowledge the crew members of the fishing vessels *Ile de la Réunion II* and *Cap Kersaint* and their shipowners COMATA and CAP BOURBON. We also acknowledge the staff of the Administration of the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) for their help with technical coordination, the operational setup and the delivery of frozen samples from La Réunion Island to Paris, France. Special thanks to Marc Eléaume for sample delivery from Paris to Concarneau.

Funding: Fondation des Mers Australes and TAAF.

References

- Ainsley, S. M., Ebert, D. A., and Cailliet, G. M. 2011. Age, growth, and maturity of the whitebrow skate, *Bathyraja minispinosa*, from the eastern Bering Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 1426–1434.
- Akaike, H. 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19: 716–723.

- Barrowclift, E., Gravel, S., Pardo, S., Bigman, J., Berggren, P., and Dulvy, N. 2023. Tropical rays are intrinsically more sensitive to overfishing than the temperate skates. *Biological Conservation*, 281: 110003.
- Basusta, N., Demirhan, S. A., Cicek, E., and Basusta, A. 2017. Comparison of Staining Techniques for Age Determination of Some Chondrichthyan Species. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 17. http://www.trjfas.org/pdf/issue_17_01/0106.pdf (Accessed 7 September 2023).
- Beckman, D. W., and Wilson, C. A. 1995. Seasonal timing of opaque zone formation in fish otoliths. *In* Recent Developments in Fish Otolith Research, University of South Carolina Press, pp. 27–43. Ed. by D. H. Secor, J. M. Dean, and S. E. Campana. University of south Carolina Press, Columbia, SC, USA. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1573387449055343232> (Accessed 7 September 2023).
- Cailliet, G., and Goldman, K. 2004. Age Determination and Validation in Chondrichthyan Fishes. *In* Biology of Sharks and Their Relatives, pp. 399–447. Ed. by J. Musick, J. Carrier, and M. Heithaus. CRC Press. <http://www.crcnetbase.com/doi/abs/10.1201/9780203491317.pt3> (Accessed 5 November 2020).
- Cailliet, G. M. 2015. Perspectives on elasmobranch life-history studies: a focus on age validation and relevance to fishery management. *Journal of Fish Biology*, 87: 1271–1292.
- Cortés, E. 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8: 299–344. Taylor & Francis.
- Duhamel, G., Gasco, N., and Davaine, P. 2005. Poisson des Iles Kerguelen et Crozet. Guide régional de l’océan Austral. Patrimoines Naturels. Paris. 419 pp.
- Dureuil, M., Aeberhard, W. H., Dowd, M., Pardo, S. A., Whoriskey, F. G., and Worm, B. 2022. Reliable growth estimation from mark–recapture tagging data in elasmobranchs. *Fisheries Research*, 256: 106488.
- Faure, J., Caraguel, J.-M., and Péron, C. 2022. Preliminary study on the use of the vertebrae centrum in the age determination of skates in Crozet and Kerguelen waters. CCAMLR, Hobart, Australia. 8 pp.
- Francis, M. P., and Maolagáin, C. Ó. 2001. Age and Growth of the Antarctic Skates, *Bathyraja eatonii* and *Amblyraja georgiana*. CCAMLR, Hobart, Australia. 11 pp.
- Francis, M. P., and Maolagáin, C. Ó. 2005. Age and growth of the antarctic skate (*Amblyraja georgiana*) in the Ross Sea. *CCAMLR Science*, 12: 183–194.
- Francis, M. P. 2006. Review of biological parameters for Ross Sea skates. CCAMLR, Hobart, Australia. 18 pp.
- Goldman, K. J., Cailliet, G. M., Andrews, A. H., and Natanson, L. J. 2012. Assessing the Age and Growth of Chondrichthyan Fishes. *In* Biology of sharks and their relatives, p. 30.
- Martin, A., Chazeau, C., Gasco, N., Duhamel, G., and Pruvost, P. 2021. Data Curation, Fisheries, and Ecosystem-based Management: the Case Study of the Pecheker Database. *International Journal of Digital Curation*, 16: 31.
- Mohan, J. A., Miller, N. R., Herzka, S. Z., Sosa-Nishizaki, O., Kohin, S., Dewar, H., Kinney, M., *et al.* 2018. Elements of time and place: manganese and barium in shark vertebrae reflect age and upwelling histories. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285: 20181760.
- Nowara, G. B., Lamb, T., and Welsford, D. C. 2013. Skate tagging in the Heard Island and McDonald Island (Division 58.5.2) toothfish fishery up to 2013. CCAMLR, Hobart, Australia. 10 pp.
- Parker, S., Finucci, B., and Francis, M. 2020. Tagging and recapture protocols for skates in the Ross Sea region. CCAMLR, Hobart, Australia. 8 pp.

- Raoult, V., Peddemors, V. M., Zahra, D., Howell, N., Howard, D. L., de Jonge, M. D., and Williamson, J. E. 2016. Strontium mineralization of shark vertebrae. *Scientific Reports*, 6: 29698.
- Régnier, T., Dodd, J., Benjamins, S., Gibb, F. M., and Wright, P. J. 2021. Age and growth of the Critically Endangered flapper skate, *Dipturus intermedius*. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31: 2381–2388.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the fisheries research board of Canada*, 191: 1–382.
- Ricker, W. E. 1979. Growth Rates and Models. *In Fish Physiology*, Academic Press, pp. 677–743. Ed. by W. S. Hoar, D. J. Randall, and J. R. Brett. New York NY.
- Rigby, C. L., White, W. T., Smart, J. J., and Simpfendorfer, C. A. 2016. Life histories of two deep-water Australian endemic elasmobranchs: Argus skate *Dipturus polyommata* and eastern spotted gummy shark *Mustelus walkeri*. *Journal of Fish Biology*, 88: 1149–1174.
- Scharer, R. M., Iii, W. F. P., Carlson, J. K., and Poulakis, G. R. 2012. Age and Growth of Endangered Smalltooth Sawfish (*Pristis pectinata*) Verified with LA-ICP-MS Analysis of Vertebrae. *PLOS ONE*, 7.
- Skomal, G. B., and Mandelman, J. W. 2012. The physiological response to anthropogenic stressors in marine elasmobranch fishes: A review with a focus on the secondary response. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162: 146–155.
- Smart, J. J., Chin, A., Tobin, A. J., and Simpfendorfer, C. A. 2016. Multimodel approaches in shark and ray growth studies: strengths, weaknesses and the future. *Fish and Fisheries*, 17: 955–971.
- Smart, J. J. 2019. AquaticLifeHistory: Fisheries life history analysis using contemporary methods. <https://github.com/jonathansmart/AquaticLifeHistory>.
- Thorson, J. T., and Simpfendorfer, C. A. 2009. Gear selectivity and sample size effects on growth curve selection in shark age and growth studies. *Fisheries Research*, 98: 75–84.
- von Bertalanffy, L. 1938. A Quantitative Theory of Organic Growth (inquiries on Growth Laws. II). *Human Biology*, 10: 181–213. Wayne State University Press.
- Wong, D., Smart, J. J., Barrow, J., Cleeland, J., Yates, P., Ziegler, P., and Rizzari, J. R. 2022. Age, growth and maturity of Southern Ocean skates (*Bathyraja* spp.) from the Kerguelen Plateau. *Polar Biology*, 45: 1119–1130.

Supplementary Materials

Table A1. *A. taaf*

Age estimate	n	LT mean $\pm$ SD (cm)	LT min-max (cm)
3	7	60.9 $\pm$ 0.44	56.7 – 67.5
4	15	81.3 $\pm$ 0.98	69.9 – 98.0
4.5	1	88.9	88.9
5	16	83.5 $\pm$ 0.54	74.4 – 90.5
6	2	87.6 $\pm$ 0.33	84.3 – 90.8
7	1	90.8	90.8

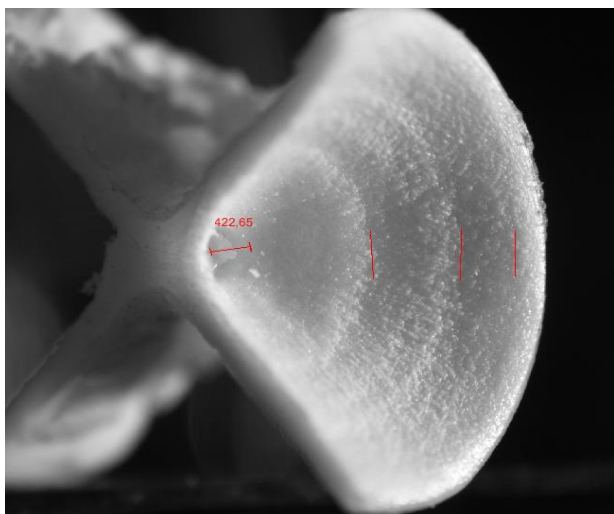
Table A2. *B. eatonii*

Age estimate	n	LT mean $\pm$ SD (cm)	LT min-max (cm)
2.5	7	67.5 $\pm$ 0.83	54.1 – 79.0
3	30	81.1 $\pm$ 0.93	54.1 – 98.5
3.5	8	85.8 $\pm$ 0.56	79.0 – 95.5
4	36	91.4 $\pm$ 0.70	78.9 – 108.2
4.5	3	89.8 $\pm$ 0.69	80.5 – 97.0
5	9	102.9 $\pm$ 0.52	91.9 – 108.3
6	2	94.9 $\pm$ 0.51	89.8 – 100.0

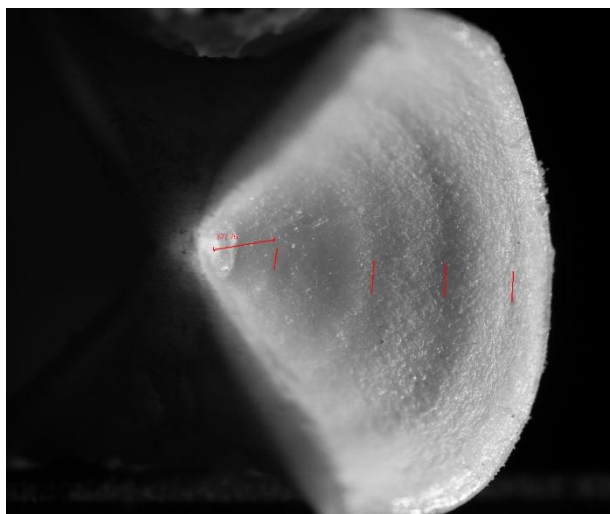
Table A3. *B. irrasa*

Age estimate	n	LT mean $\pm$ SD (cm)	LT min-max (cm)
2	13	60.8 $\pm$ 0.58	50.8 – 71.0
2.5	7	71.2 $\pm$ 0.92	58.0 – 79.5
3	21	86.8 $\pm$ 0.11	67.5 – 111.0
3.5	1	74.0	74.0
4	21	101.7 $\pm$ 0.18	70.4 – 124.9
5	16	106.7 $\pm$ 0.88	86.2 – 118.0
6	15	120.4 $\pm$ 0.52	111.0 – 127.7
7	7	117.5 $\pm$ 0.51	106.0 – 124.1

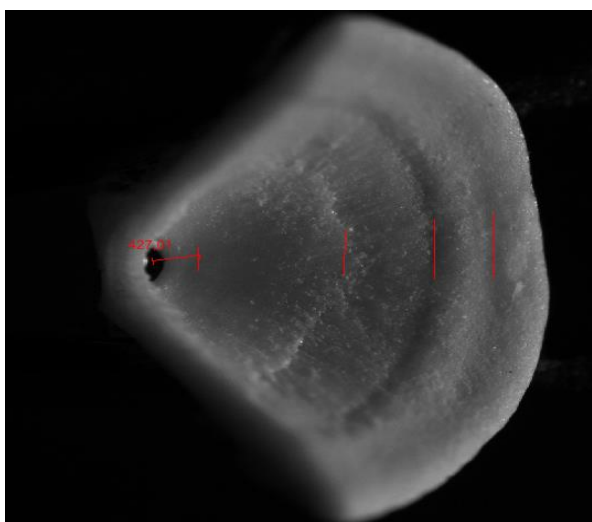
Appendix 1 : Growth pattern in *Amblyraja taaf*



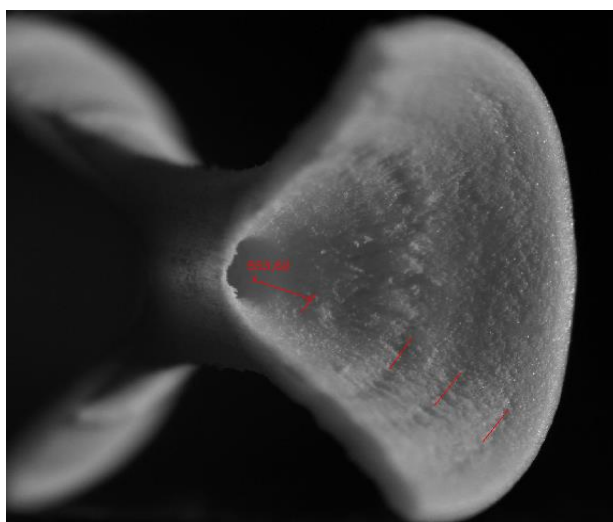
CG 5004_0322 Lot 1 plaque 6 322V24 1 **70 cm**



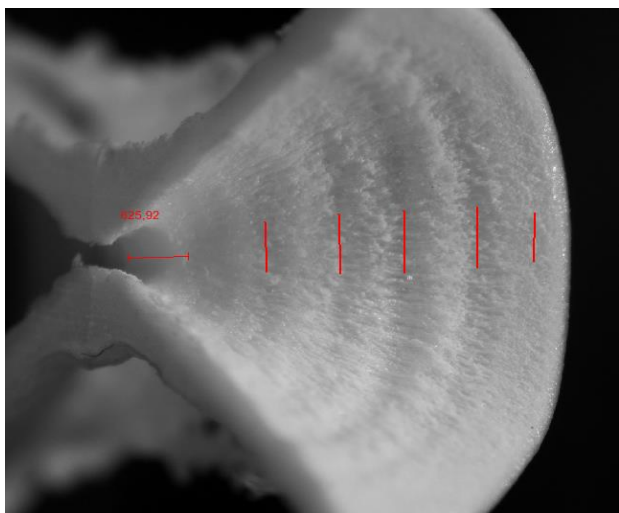
CG 5004_0336 Lot 1 plaque 2 336V10 1 **80 cm**



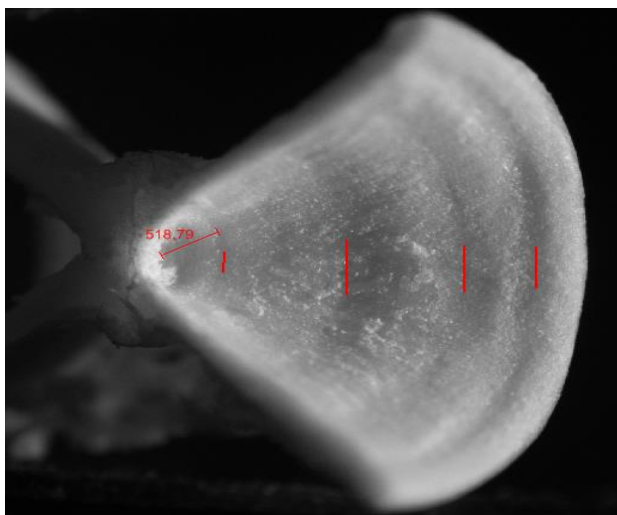
CG 5004_0347 Lot 1 plaque 4 347V24 1 **88 cm**



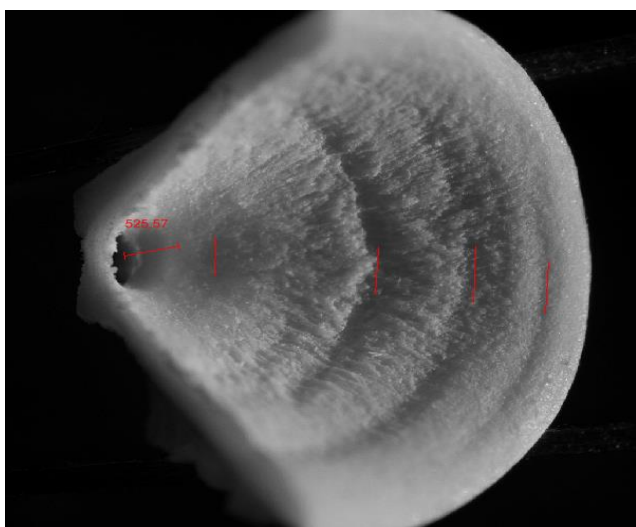
CG 5004_0354 Lot 1 plaque 14 354V24 1 **70 cm**



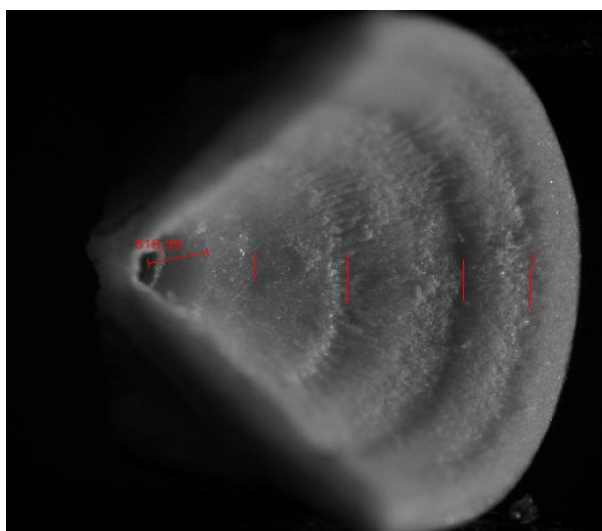
CG 5004_0366 Lot 1 plaque 5 366V24 1 **91 cm**



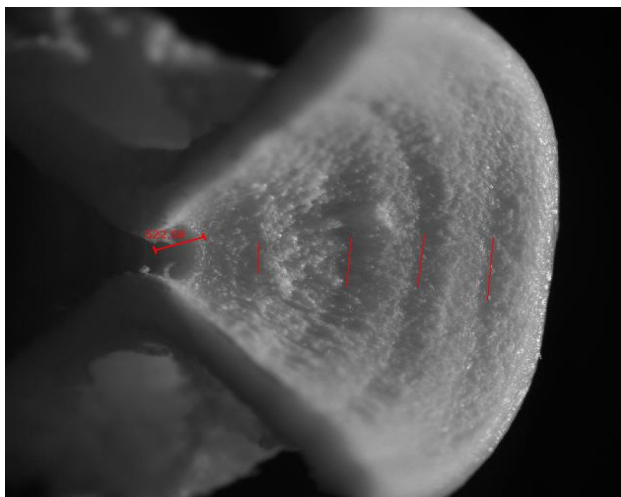
CG 5004_0369 Lot 1 plaque 4 369V4 1 **80 cm**



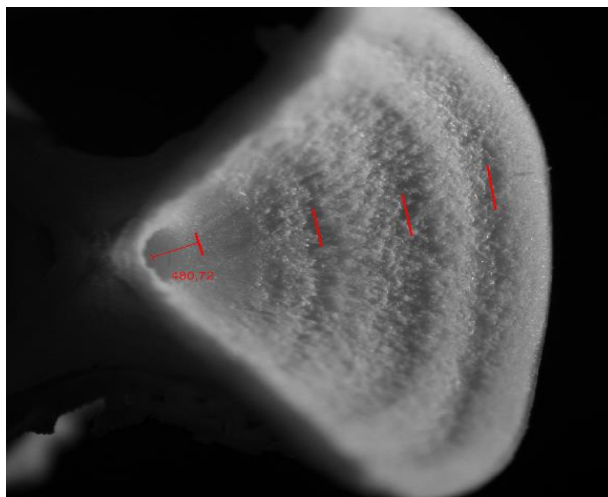
CG 5004_0371 Lot 1 plaque 4 371V10 1 **89 cm**



CG 5004_0380 Lot 1 plaque 4 380V24 1 **78 cm**

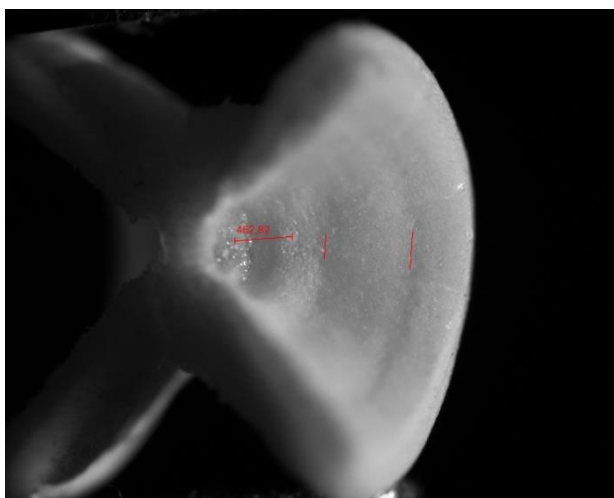


CG 5004_0391 Lot 1 plaque 5 391V24 1 **85 cm**

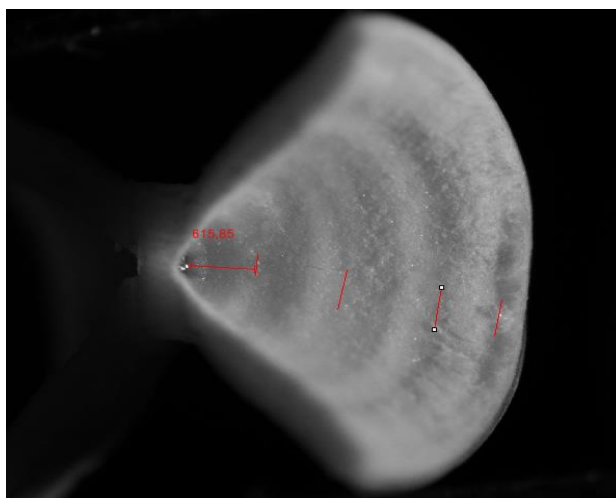


CG 5004_0403 Lot 1 plaque 4 403V24 1 **78 cm**

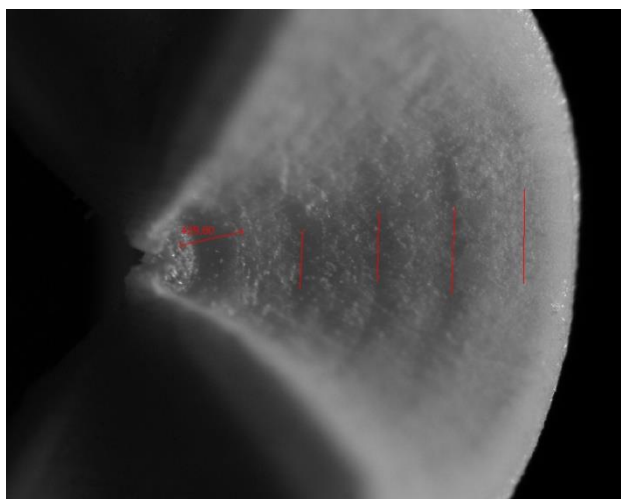
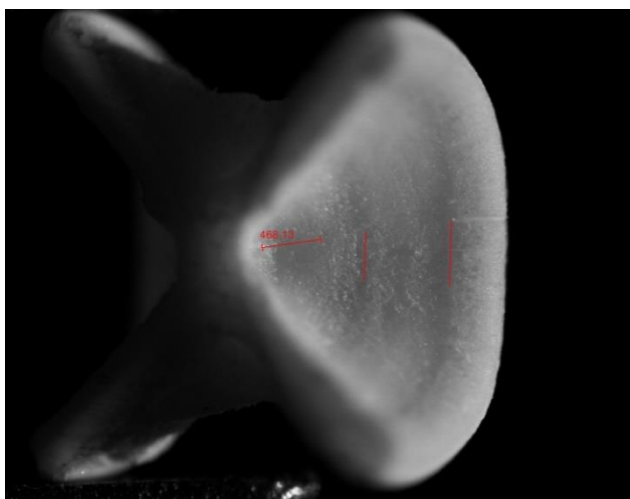
Appendix 2 : Growth pattern in *Bathyraja eatonii*



CG 5004_0209 Lot 1 plaque 11 209V24 1 **61 cm**



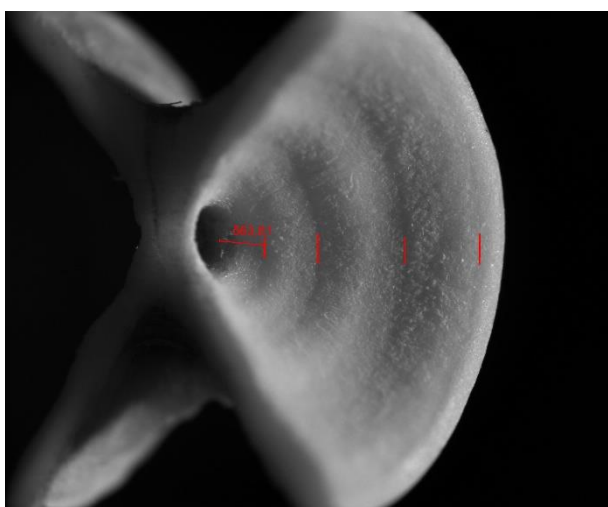
CG 5004_0104 Lot 1 plaque 12 104V24 1 **86 cm**



CG 5004_0217 Lot 1 plaque 12 217V10 1 **64 cm**

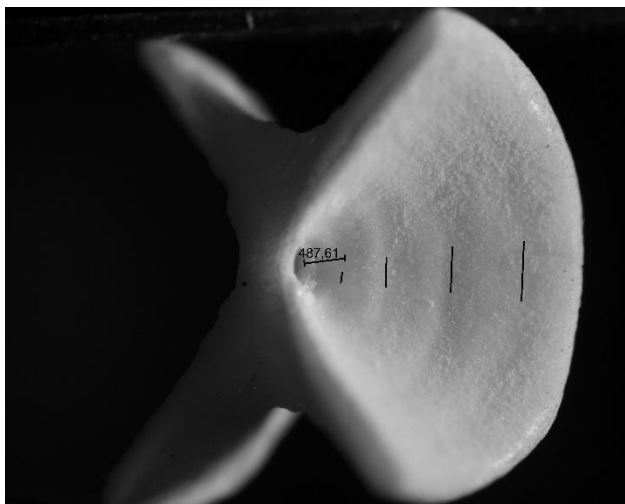
CG 5004_0317 Lot 1 plaque 12 317V10 1 **80 cm**

Appendix 3 : Growth pattern in *Bathyrhaja irrasa*

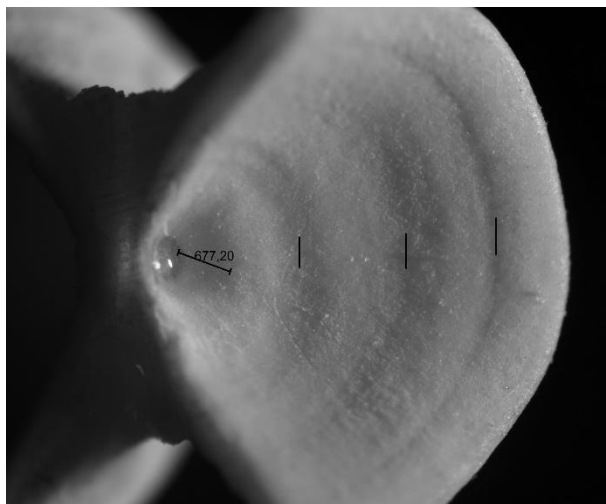


CG 5002_0004 Lot 2 plaque 2 4v24 1 **100 cm**

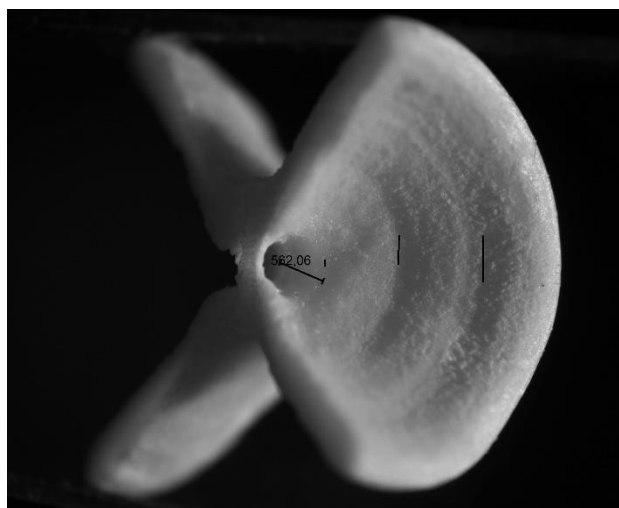
CG 5004_0091 Lot 2 plaque 4 91v24 1 **92 cm**



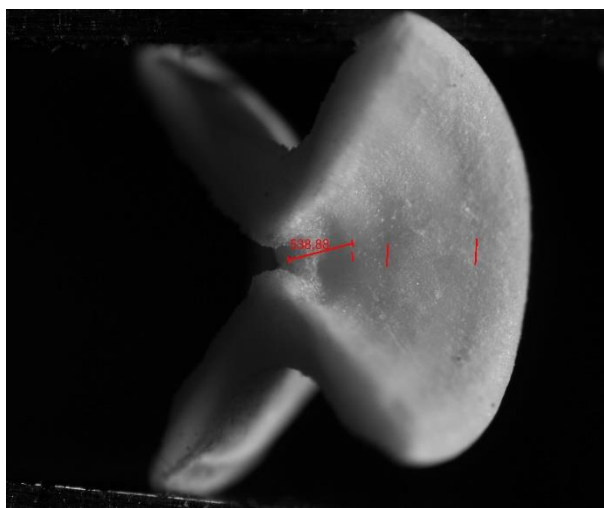
CG 5004_0033 Lot 2 plaque 4 33v10 1 **98 cm**



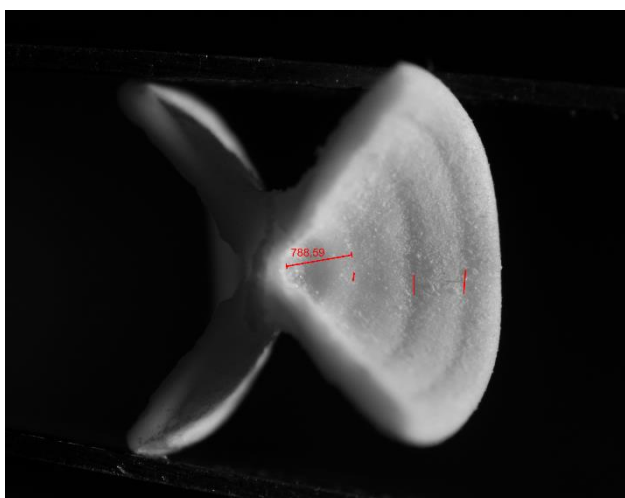
CG 5004_0084 Lot 2 plaque 4 84v10 1 **122 cm**



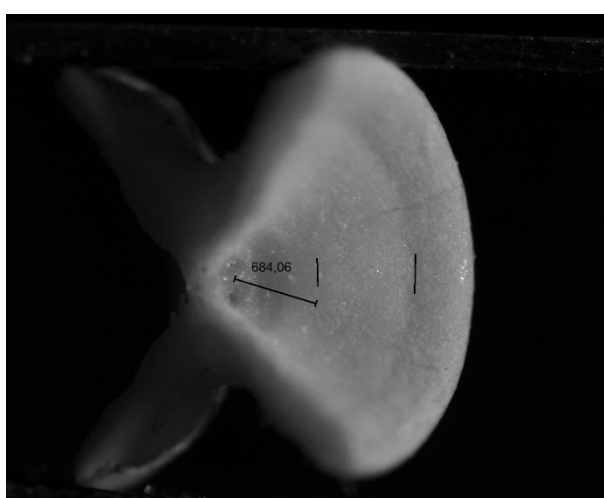
CG 5004_0117 Lot 2 plaque 4 117v24 1 **90 cm**



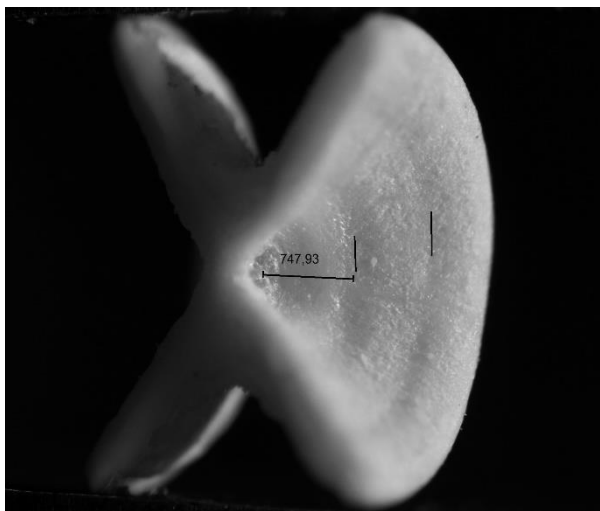
CG 5004_0049 Lot 2 plaque 6 49V24 1 **57 cm**



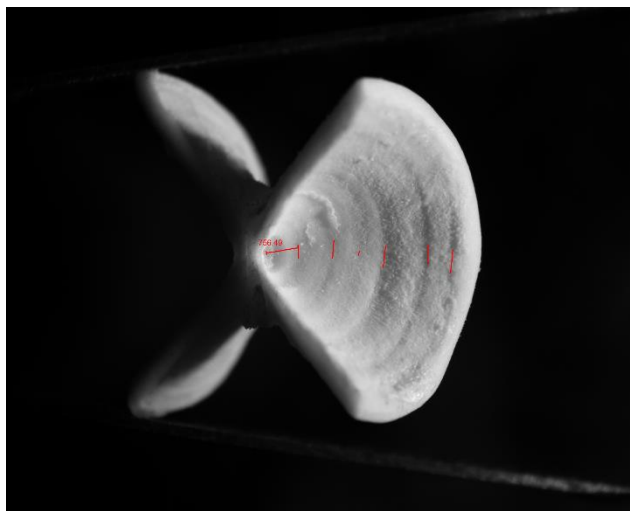
CG 5004_0003 Lot 2 plaque 6 3V24 1 **72 cm**



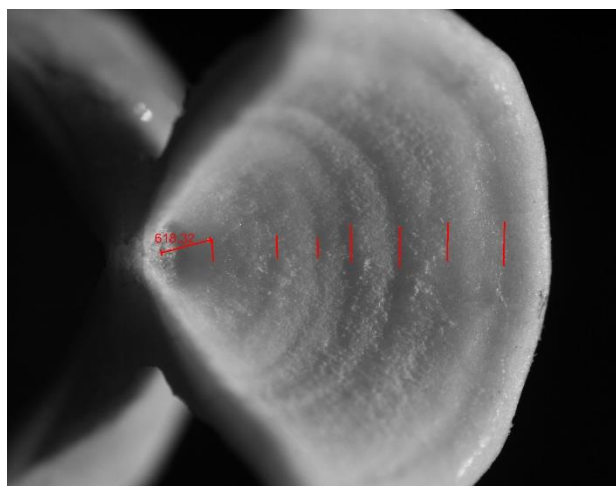
CG 5002_0028 Lot 2 plaque 9 28V24 1 **57 cm**



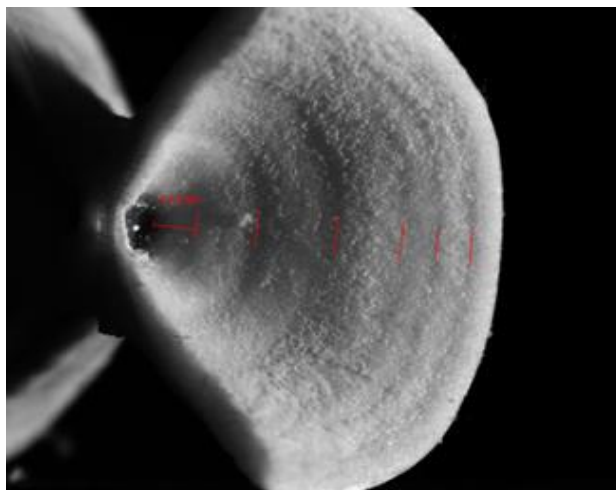
CG 5004_0141 Lot 2 plaque 9 141V24 1 **56 cm**



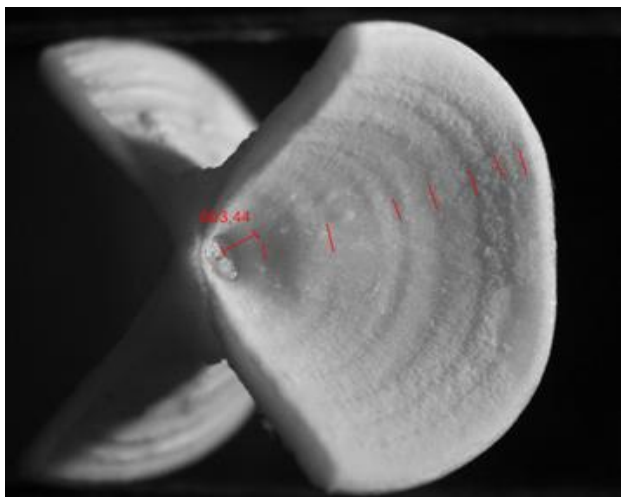
CG 5002_0106 Lot 2 plaque 10 106V24 1 **128 cm**



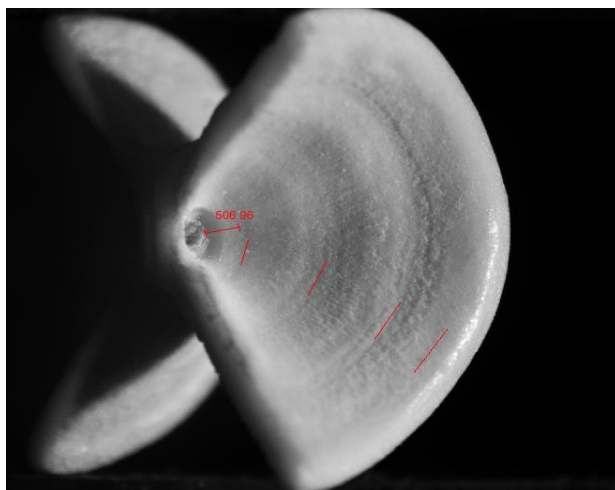
CG 5004_0040 Lot 2 plaque 10 40V24 1 **118 cm**



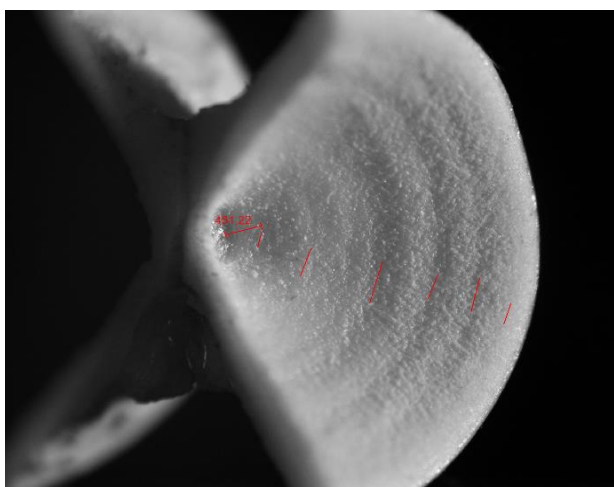
CG 5004_0069 Lot 1 plaque 17 69V10 1 **126 cm**



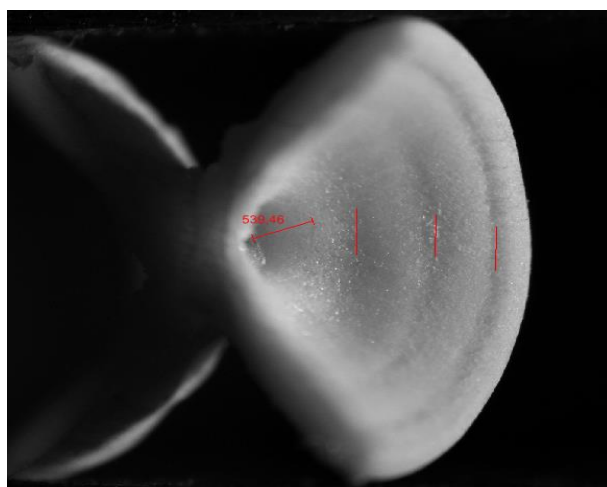
CG 5004_0071 Lot 1 plaque 16 71V24 1 **124 cm**



CG 5004_0075 Lot 1 plaque 19 75V24 1 **114 cm**



CG 5004_0109 Lot 1 plaque 17 109V24 1 **111 cm**



CG 5004_0150 Lot 1 plaque 18 150V24 1 **74 cm**

Annexe 3 :

Faure, J., Péron, C., 2023. Length at maturity of the subantarctic skates *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* in Kerguelen and *Amblyraja taaf* in Crozet. [WG-FSA-2023/35]. CCAMLR



CCAMLR

Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources
Commission pour la conservation de la faune et la flore marines de l'Antarctique
Комиссия по сохранению морских живых ресурсов Антарктики
Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos

WG-FSA-2023/35

16 September 2023

Original: English

Length at maturity of the subantarctic skates *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* in Kerguelen and *Amblyraja taaf* in Crozet

Faure, J. and C. Péron

WG-FSA



This paper is presented for consideration by CCAMLR and may contain unpublished data, analyses, and/or conclusions subject to change. Data in this paper shall not be cited or used for purposes other than the work of the CAMLR Commission, Scientific Committee or their subsidiary bodies without the permission of the originators and/or owners of the data.

Length at maturity of the subantarctic skates *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* in Kerguelen and *Amblyraja taaf* in Crozet

Johanna Faure¹, Clara Péron¹

¹ Laboratoire de Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA), UMR 8067 – MNHN, CNRS, IRD, SU, UCN, UA, 75005 Paris, France

Abstract

In the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fishery occurred in Kerguelen and Crozet, three species of skates are mainly caught as bycatch. Determination of maturity stage of bycatch species by scientific observers is opportunistic resulting in low sample size, especially for females for which dissection is needed. However, length-at-maturity was estimated for *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* in Kerguelen and *Amblyraja taaf* in Crozet. *B. irrasa* revealed the largest length-at-maturity for males and females (both > 100 cm TL) with the best goodness-of-fit through all models. *B. eatonii* and *A. taaf* showed length-at-maturity approximating 80 cm TL except for females *A. taaf* (98 cm TL) which also exhibit very low goodness-of-fit (0.1%).

Introduction

Elasmobranch, and skate species in particular, generally display life history characteristics such as large adult size, late sexual maturity and reduced number of offspring, making them more susceptible to increased mortality (Hoenig and Gruber, 1990; Camhi *et al.*, 1998). Their resilience to fishing is thus directly related to biological productivity and mostly to their age-at-maturity (Musick, 1999). However, length-at-age data may be difficult to obtain for these species (Cailliet, 2015) and length-at-maturity, which generally represent the length at which 50% of the population have reached sexual maturity, is widely used instead (Walker, 1998; Francis and Duffy, 2005). This information is indeed relevant for demographic analysis, stock assessment and ecological risk analysis (Gedamke *et al.*, 2007; Ellis *et al.*, 2008; Patrick *et al.*, 2009; Goldman *et al.*, 2012). To date, length-at-maturity has been estimated for several skate species in the Southern Ocean but none of these studies investigated *Amblyraja taaf*, which is commonly found around Crozet IS. (Subarea 58.6). Furthermore, Wong *et al.*, 2022 have recently estimated length and age-at-maturity for *Bathyraja eatonii* and *B. irrada* in Heard Island and McDonald Island but this was still unknown for both species in the northern part of the Kerguelen plateau (French EEZ). We therefore use data from commercial and scientific fisheries in Crozet and Kerguelen to estimate length-at-maturity of the three skate species commonly caught as bycatch in longline fisheries.

Material and methods

Data collection

Biological data were collected during commercial and research activities conducted by French vessels at Kerguelen and Crozet. Research trawling occurred from 100 to 1000 m and commercial longline fisheries between 500 and 2000 m. Data were collected under the French Southern Ocean Fishery Observer Program (Gasco, 2011) by one observer during commercial

activities from 2006 to 2022 and 8 scientists during the ‘POissons de KERGuelen’ (POKER) research surveys in 2006, 2010, 2013 and 2017 (Duhamel *et al.*, 2019). French research surveys were conducted using a 35 m bottom trawl with a mesh size of 40 mm except in 2013 when a mesh size of 90 mm was used (Duhamel *et al.*, 2019). POKER surveys were carried out with approximately 200 hauls in the Kerguelen EEZ (shelf, slope, surrounding banks), respectively.

Biological sampling included the species identification, measurements (total length and wingspan), sex and maturity stage determinations. In French fisheries, biometry and biological data collection on skates is tasked but not prioritized compared to others protocols on the target species (toothfish). For this reason, our dataset on skate maturity (which requires dissection for females) was scarce. From 2020 to 2023, specific protocols dedicated to skate data collection were carried out by an extra scientist collecting data on skate specifically during a 3 months trip (in March-June). Maturity stage assessment was based on external examination of males and internal examination of the gonads for females. The 3-stages maturity scale recommended for CCAMLR fisheries was used classifying individuals as ‘immature’, ‘maturing’ or ‘mature’ (CCAMLR, 2011). All data were extracted from the ‘Pecheker’ database (Martin *et al.*, 2021).

Modelling length-at-maturity

Length-at-maturity (L_{50} in cm) for females and males was estimated for the three skate species using individuals for which length, sex and maturity stage were reported. It was defined as the length at which a randomly chosen individual has a 50% chance of being mature and estimated using a frequentist binomial logistic regression model. Total length (TL, in cm) was considered as an explanatory variable and maturity stage as the response variable, expressed as a binary maturity category (immature/maturing = 0 and mature = 1). Length-at-maturity was estimated separately for males and females. The following logistic model was fitted, using *gonad_mature()* function in the R package *sizeMat* (Torrejon-Magallanes, 2020):

$$P_{Mat} = \frac{1}{1 + e^{-(a+b*L_t)}}$$

where P_{Mat} is the probability for an individual of being mature at size L_t and a (intercept) and b (slope) are estimated parameters. L_{50} was subsequently calculated as :

$$L_{50} = \frac{-a}{b}$$

Results

Biological sampling of females was smaller than males for all species (Table 1). However, we conducted length-at-maturity analysis based on a dataset including 1495 *B. eatonii*, 2667 *B. irrassa* and 2060 *A. taaf*. Overall, goodness-of-fit was limited for *A. taaf* ($R^2 = 0.14$ and 0.09 for males and females, respectively) and females *B. eatonii* ($R^2 = 0.23$) while it was good for the others (Table S1 in the Supplementary Materials).

Table 1. Total number of skates measured and sexed with maturity stage reported during commercial and scientific fishing activities between 2006 and 2022 at Kerguelen and Crozet (F=Females, M=Males).

Species	<i>B. eatonii</i>		<i>B. irrassa</i>		<i>A. taaf</i>	
Sex	F	M	F	M	F	M
Immature	171	411	440	1448	264	996
Mature	524	389	145	634	109	691
Total	1495		2667		2060	

B. irrassa had greater length-at-maturity estimates than other species. L_{50} was higher for females than males for all species, except for *B. eatonii*. For females *B. eatonii*, L_{50} was 77.2 cm (74.2 – 79.1 cm; CI) and L_{50} for males was 82.6 cm (81.5 – 83.7 cm; 95% CI) (Figure 1A). *B. irrassa* females matured at 109.1 cm (107.5 – 110.6 cm; 95% CI) and males at 104.2 cm (103.6 - 104.8 cm; 95% CI) (Figure 1B). Mean estimates of L_{50} for females *A. taaf* were 98.4 cm (91.9 – 113.8 cm; 95% CI) and 81.3 cm (79.6 – 83.3 cm; 95% CI) for males (Figure 1C). Overall, the

uncertainty around L_{50} was greater for females than males due to the lack of data collection for females.

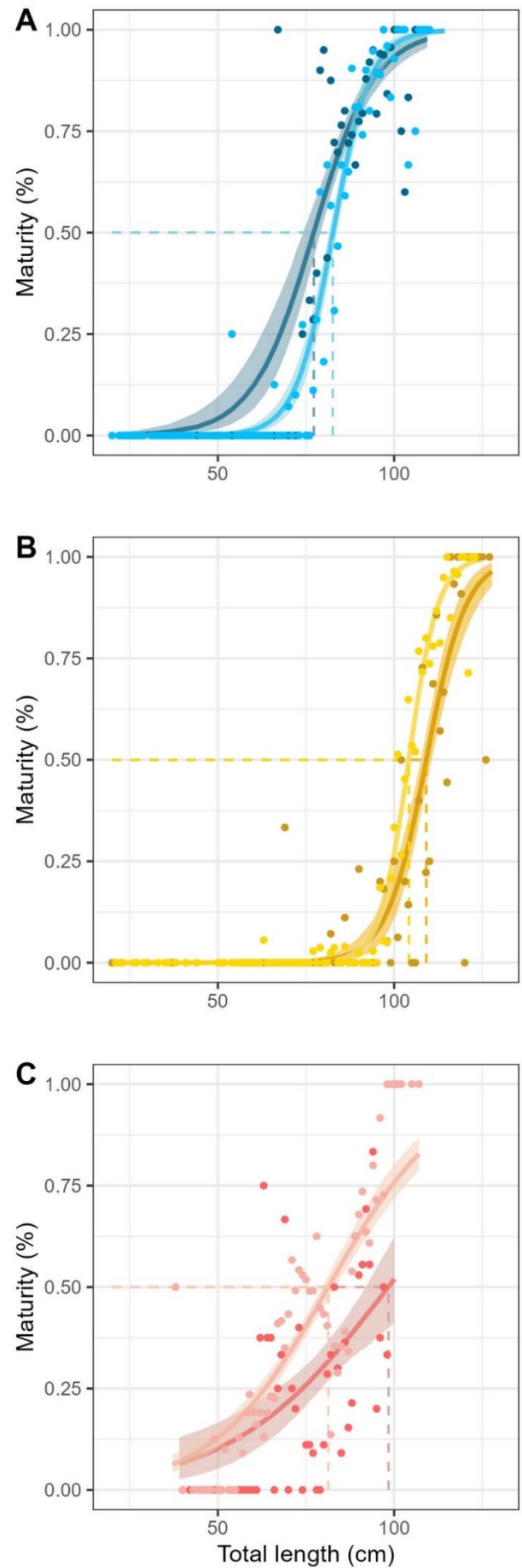
Discussion

Length-at-maturity revealed intra-specific (sex) and inter-specific differences. Females L_{50} values were estimated based on smaller sample size than males. This limitation can be explained by the need to dissect females to assess their gonads. As most skates are in good condition and immediately returned to sea, maturity is only assessed on dead individuals which led to low sample size; besides the sex ratio appeared to be biased towards males in *A. taaf*, decreasing the potential number of females sampled. This lack of data for females resulted in larger uncertainties around maturity curves. Moreover, there were very few maturity assessments on *A. taaf* with $TL > 80$ cm, while they are caught by the fishery according to histograms of TL measurements (Supplementary Figure 1).

Besides the lack of data, females were found to mature at greater size than males, except for *B. eatonii*. This pattern is widely known in elasmobranch species (Cortés, 2000) but not always the case for skates (Ebert, 2005; Ruocco *et al.*, 2006; Ainsley *et al.*, 2011; Delpiani, 2016). Skates are oviparous species such as eggs develop outside the body (Musick and Ellis, 2005). This implies that total length of females has little effect on the size-at-hatching. Thus, selection pressure for large length-at-maturity in females to grow larger offsprings is not as strong as among viviparous species.

Associated with growth estimations, length-at-maturity could provide age-at-maturity estimates which are assumed to be more informative about life-histories and useful in population dynamics models and fishery management (Ellis *et al.*, 2008).

Figure 1. Length-at-maturity ogives for A) *B. eatonii*, B) *B. irrasa* and C) *A. taaf*. Females are in dark shades and males in light shades. Circle points represent the observed percentage of mature individuals for each bin of 1 cm.



For *Bathyraja* species in particular, overall L_{50} was acquired at smaller size than in the nearby area of Heard Island and McDonald Island (HIMI; Wong *et al.*, 2022). This may be explained by environmental factors, including ecosystem productivity being known to affect life-history parameters (García *et al.*, 2008). The Kerguelen Plateau indeed encompasses a large latitudinal gradient, from 46°S to 56°S and populations tends to grow faster and mature at lower size at lower latitudes (Frisk and Miller, 2006) as well as in areas characterized by high productivity and subsequent less limited resources. Waters of the Kerguelen EEZ, located north of the polar front are characterized by higher productivity that may explain regional variations in life history traits of species. However, productivity and other latitudinally-driven environmental factors are unlikely to explain the difference observed for female *B. eatonii* which mature at a much smaller size in Kerguelen EEZ ($L_{50}=77.2$ cm TL) than in HIMI EEZ ($L_{50} = 108.5$ cm TL). Observers of both fisheries used similar material based on the same maturity scale assessment which eliminates this potential bias. Other factors could be at play such as fishing-induced evolution, which can occur when a population (or sub-population) is subjected to high exploitation rates (Law, 2000). Phenotypic variations may have arisen between two sub-populations poorly connected affected by different fishing effort. If a population is heavily exploited, individuals that mature at older ages and larger lengths are more likely to be caught before maturation and individuals maturing earlier or at smaller size therefore contribute more to recruitment. In Kerguelen EEZ, there has been extensive trawl fishing effort in the 70s and 80s compared to HIMI EEZ (Duhamel *et al.*, 2005) and skate bycatch in longline fishery was high before 2014 (75,000 individuals/year), when all skates were retained on board (no release). As many Rajiforms (Thorburn *et al.*, 2019), *B. eatonii* show ontogenetic segregation through size over the Kerguelen Plateau: as for P. toothfish (*Dissostichus eleginoides*), smaller individuals are found in the shallower waters of the plateau (unpublish. results). Moreover, preliminary results from tagging data showed that mature fish tend to not move long distances (unpublish results).

Together, these results suggest that there may be two distinct nursery areas in both sides of Kerguelen and HIMI highlighting poor connection between both skate population (unpublish. results). This result requires further investigations by increasing sampling effort for skate maturity in the French EEZ (particularly for large individuals > 80 cm) and exploring the effect of seasonal variations in sampling effort on maturity stages determination.

Acknowledgements

We are especially thankful to fishery observers and dedicated scientists (Marc Leménager, Julie Caquelard and Camille Biechy) for data collection and to Xavier Dabrin for his implication in statistical analysis.

Funding: Fondation des Mers Australes and TAAF.

References

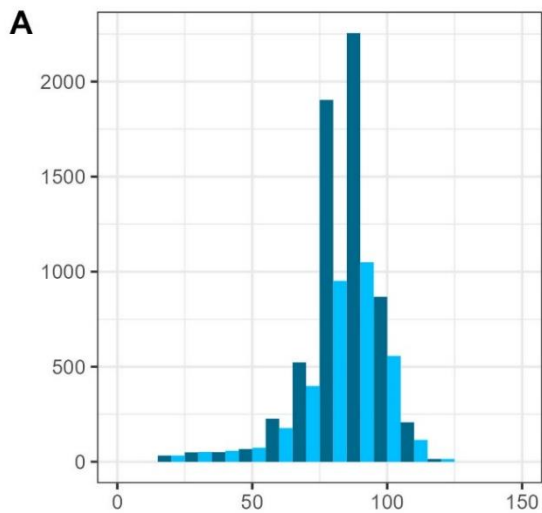
- Ainsley, S. M., Ebert, D. A., and Cailliet, G. M. 2011. Age, growth, and maturity of the whitebrow skate, *Bathyraja minispinosa*, from the eastern Bering Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 1426–1434.
- Cailliet, G. M. 2015. Perspectives on elasmobranch life-history studies: a focus on age validation and relevance to fishery management. *Journal of Fish Biology*, 87: 1271–1292.
- Camhi, M., Fowler, S., Musick, J., Bräutigam, A., and Fordham, S. 1998. Sharks and their relatives: ecology and conservation. IUCN.
- CCAMLR. 2011. Scheme of International Scientific Observation : Scientific Observers Manual. <https://www.ccamlr.org/en/document/publications/scientific-observers-manual-%E2%80%932011> (Accessed 23 August 2023).
- Cortés, E. 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8: 299–344. Taylor & Francis.
- Delpiani, G. 2016. Reproductive biology of the southern thorny skate *Amblyraja doellojuradoi* (Chondrichthyes, Rajidae). *Journal of Fish Biology*, 88: 1413–1429.
- Duhamel, G., Gasco, N., and Davaine, P. 2005. Poisson des Iles Kerguelen et Crozet. Guide régional de l’océan Austral. Patrimoines Naturels. Paris. 419 pp.
- Duhamel, G., Péron, C., Sinègre, R., Chazeau, C., Gasco, N., Hauteceœur, M., Martin, A., *et al.* 2019. Important readjustments in the biomass and distribution of groundfish species in the northern part of the Kerguelen Plateau and Skiff Bank. *CCAMLR Science Proceedings of the second Symposium on the Kerguelen Plateau*: 50.
- Ebert, D. A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope. *Journal of Fish Biology*, 66: 618–649.
- Ellis, J. R., Clarke, M. W., Corts, E., Heessen, H. J. L., Apostolaki, P., Carlson, J. K., and Kulka, D. W. 2008. Management of Elasmobranch Fisheries in the North Atlantic. *In Advances in Fisheries Science*, pp. 184–228. Ed. by A. Payne, J. Cotter, and T. Potter. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781444302653.ch9> (Accessed 25 July 2022).
- Francis, M. P., and Duffy, C. 2005. Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus*, and *Prionace glauca*) from New Zealand. *Fishery Bulletin*, 103: 489–500.
- Frisk, M. G., and Miller, T. J. 2006. Age, growth, and latitudinal patterns of two Rajidae species in the northwestern Atlantic: little skate (*Leucoraja erinacea*) and winter skate (*Leucoraja ocellata*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. NRC Research Press Ottawa, Canada. <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/F06-005> (Accessed 18 November 2020).
- García, V. B., Lucifora, L. O., and Myers, R. A. 2008. The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275: 83–89. Royal Society.
- Gasco, N. 2011. Contributions to marine science by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen. *In The Kerguelen Plateau: marine ecosystem and fisheries*, Société française d’ichthyologie, pp. 93–98. Ed. by G. Duhamel and D. Welsford. Paris.
- Gedamke, T., Hoenig, J. M., Musick, J. A., DuPaul, W. D., and Gruber, S. H. 2007. Using Demographic Models to Determine Intrinsic Rate of Increase and Sustainable Fishing for Elasmobranchs: Pitfalls, Advances, and Applications. *North American Journal of Fisheries Management*, 27: 605–618. Taylor & Francis.

- Goldman, K. J., Cailliet, G. M., Andrews, A. H., and Natanson, L. J. 2012. Assessing the Age and Growth of Chondrichthyan Fishes. *In* Biology of sharks and their relatives, p. 30.
- Hoenig, J., and Gruber, S. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs : Implications for fisheries management. *In* Elasmobranchs as Living Resources : Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries, NOAA Technical Report 90. Ed. by H. L. Pratt Jr., S. H. Gruber, and T. Taniuchi.
- Law, R. 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 659–668.
- Martin, A., Chazeau, C., Gasco, N., Duhamel, G., and Pruvost, P. 2021. Data Curation, Fisheries, and Ecosystem-based Management: the Case Study of the Pecheker Database. *International Journal of Digital Curation*, 16: 31.
- Musick, J. 1999. Criteria to Define Extinction Risk in Marine Fishes: The American Fisheries Society Initiative. *Fisheries*, 24: 6–14.
- Musick, J. A., and Ellis, J. 2005. Reproductive Evolution of Chondrichthyans. *In* Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes : Sharks, Batoids and Chimaeras. Ed. by W. C. Hamlett. CRC Press. https://www.vims.edu/people/musick_ja/pubs/Repro_Evol_of_Chondrichthyans.pdf (Accessed 7 September 2023).
- Patrick, W. S., Spencer, P., Ormseth, O., Cope, J., Field, J., Kobayashi, D., Gedamke, T., *et al.* 2009. Use of productivity and susceptibility indices to determine stock vulnerability, with example applications to six U.S. fisheries. Technical Memorandum NMFS-F/SPO - 101. NOAA, U.S. Department of Commerce.
- Ruocco, N. L., Lucifora, L. O., Díaz de Astarloa, J. M., and Wöhler, O. 2006. Reproductive biology and abundance of the white-dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in the Southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 105–116.
- Torrejon-Magallanes, J. 2020. sizeMat : Estimate Size at Sexual Maturity. <https://CRAN.R-project.org/package=sizeMat>.
- Walker, T. I. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research*, 49: 553.
- Wong, D., Smart, J. J., Barrow, J., Cleeland, J., Yates, P., Ziegler, P., and Rizzari, J. R. 2022. Age, growth and maturity of Southern Ocean skates (*Bathyraja* spp.) from the Kerguelen Plateau. *Polar Biology*, 45: 1119–1130.

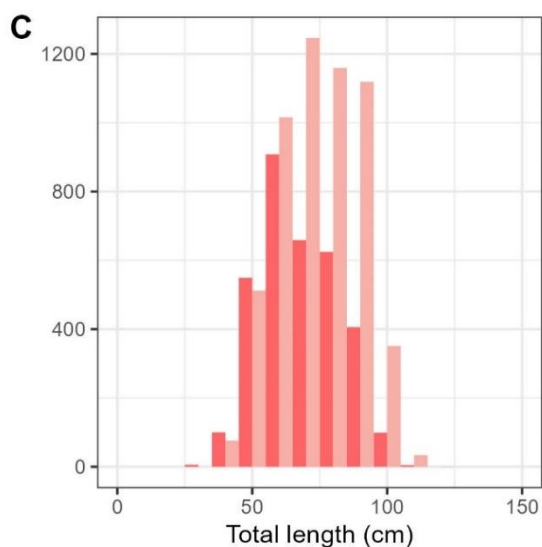
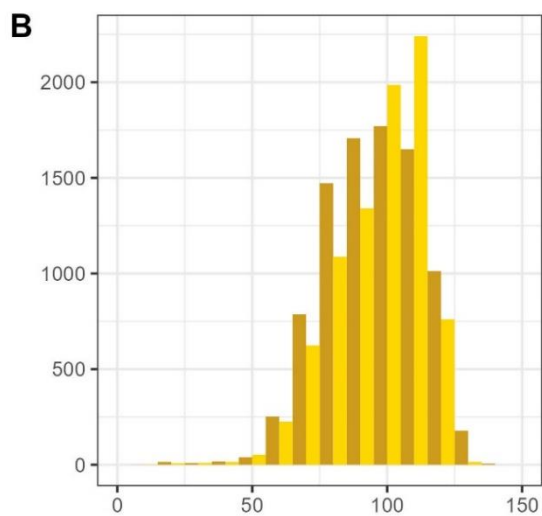
Supplementary material

Table S1. Goodness-of-fit (R^2) of length-at-maturity models for the three species.

Species	<i>B. eatonii</i>		<i>B. irrassa</i>		<i>A. taaf</i>	
Sex	F	M	F	M	F	M
R^2	0.23	0.66	0.64	0.72	0.09	0.14



Supplementary Figure 1. Histogram of total length (TL) measurements of A) *B. eatonii* (n=9869 including 3357 females and 5514 males) with median TL=86 and 85 cm for females and males, B) *B. irrasa* (n=17424 including 8919 females and 8366 males) with median TL=96 and 100 cm for females and males and C) *A. taaf* (n=9027 including 3357 females and 5514 males) with median TL=67 and 75 cm for females and males. Females are in dark shades and males in light shades.



Annexe 4 :

Faure, J., Gasco, N., Bonillo, C., Munaron, J.-M., Cherel, Y., Péron, C., 2023. Feeding ecology of two deep-sea skates bycaught on demersal longlines off Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 194, 103980



Feeding ecology of two deep-sea skates bycaught on demersal longlines off Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean

Johanna Faure^{a,*}, Nicolas Gasco^a, Céline Bonillo^a, Jean-Marie Munaron^b, Yves Cherel^c, Clara Péron^a

^a Laboratoire de Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA), UMR 8067 – MNHN, CNRS, IRD, SU, UCN, UA, 75005, Paris, France

^b Institut de Recherche pour le Développement, Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, IUEM, 29280, Plouzané, France

^c Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 du CNRS - La Rochelle Université, 79360, Villiers-en-Bois, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Trophic niche
Top predators
Bathyraja
Stable isotopes
DNA barcoding
Stomach contents

ABSTRACT

Elasmobranchs, and particularly skates (Rajiforms), are commonly caught in fisheries worldwide as targeted catch or bycatch. Their life history traits make them particularly sensitive to elevated fishing mortality, especially in slow-growing deep-sea species. Knowledge of their ecology is key to ensure effective conservation and mitigation measures, especially dietary references to understand trophic relationships within the ecosystem. This study presents the first comprehensive description of diet composition and trophic position of two skate species (*Bathyraja eatonii* and *B. irrasa*) caught as bycatch in the French Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fishery in the Indian sector of the Southern Ocean (Kerguelen waters). Stomach content and stable isotopic analyses were performed on both species according to sex and maturity stage. DNA barcoding analysis was performed on prey tissue samples to identify or confirm identification of prey items found in stomachs. Overall, both skate species were generalist feeders with high $\delta^{15}\text{N}$ values. The higher $\delta^{15}\text{N}$ values of *B. irrasa* result in a higher estimated trophic position than *B. eatonii*. The diet of *B. eatonii* mainly consisted of fish, pelagic crustaceans and squids, while *B. irrasa* preyed more on benthic crustaceans, fish and annelids. While sex had no effect on diet and trophic position for both species, maturity stage influenced the prey composition of *B. irrasa*. Annelids and isopods were prevalent in the stomachs of immature individuals of *B. irrasa*, while mature individuals fed more on decapods and fish. Our results revealed a wide range of prey items for these two generalist predators (>57 species). Understanding the diet, trophic position and trophic relationships of *B. eatonii* and *B. irrasa* is critical to a better comprehension of the impact of the exploitation of top predators on the subantarctic demersal ecosystem.

1. Introduction

For the last decades, elasmobranch populations have experienced strong declines in large part due to overfishing (Barbini et al., 2020; Oliver et al., 2015; Worm et al., 2013). Elasmobranchs and especially skates (Rajiforms) are commonly caught in fisheries as targeted but also as non-targeted catch (termed “bycatch”) and discarded (Oliver et al., 2015; Stevens et al., 2000). Furthermore, their specific life-history traits – long life span, slow growth and late age at maturity – make them intrinsically sensitive to elevated fishing mortality (Brander, 1981; Davidson et al., 2016; Dulvy et al., 2014; Dulvy and Reynolds, 2002; Field et al., 2009). Bycatch has become an issue for global fisheries management and conservation due to increasing awareness of

anthropogenic impacts on the environment (Soykan et al., 2008). Following the holistic approach of ecosystem-based fisheries management, there is increasing pressure on the fishing industry to address the unintended consequences of fishing (Pikitch et al., 2004; European Union, 2013). Managing environmental impacts of fishing is therefore a priority, including improving baseline knowledge on species affected by fisheries (Stobutzki et al., 2001; Tschopp et al., 2020).

An important step in the conservation and management of skate populations is to understand their feeding ecology, which can be done by studying their feeding habits and trophic interactions. Although skates are commonly considered as top predators alongside pinnipeds, seabirds and large teleost fish, important differences in their feeding strategies exist between species, with some skates being considered as

* Corresponding author. 43 rue Cuvier, CP 26, 75005, Paris, France.

E-mail address: johanna.faure@mnhn.fr (J. Faure).

<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2023.103980>

Received 10 November 2022; Received in revised form 16 January 2023; Accepted 17 January 2023

Available online 19 January 2023

0967-0637/© 2023 Elsevier Ltd. All rights reserved.

generalists and other species as specialist consumers (Cortés, 1999; Barriá et al., 2018a). Generalist species are likely to be less vulnerable to anthropogenic pressures, such as fishing, because of their wide trophic niche (Barbini et al., 2020; Gallagher et al., 2015; Matich et al., 2011). On the contrary, diet specialization is associated with narrow trophic niche and thus specialist species are likely to be more vulnerable to environmental changes in marine ecosystems, especially if their main prey becomes less abundant in the environment (Barbini et al., 2020). Stomach content analysis is widely used in feeding ecology studies and provides information about the prey species consumed; however, different rates of prey digestion and rare prey items may bias diet determination (Brown et al., 2012). For this reason, stable isotope analysis (SIA) have been used as a complementary method for a more integrative diet study (Matich et al., 2011). In most cases, SIA does not allow prey determination at the species level, but it provides information about trophic pathways through food webs and patterns in resource use (Blanco-Parra et al., 2012; Crook et al., 2019). In marine ecological studies, carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotopic values of predator tissues are frequently used. $\delta^{13}\text{C}$ varies little along the food chain and therefore provides an indication of the primary production source responsible for the energy flow in a food web. In contrast, consumers are enriched in $\delta^{15}\text{N}$ relative to their food and thus $\delta^{15}\text{N}$ indicates their relative trophic position within the food web (Cherel and Hobson, 2007; Hussey et al., 2012).

Three species of skates are caught as bycatch in the demersal longline fisheries targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) within the area of the Southern Indian Ocean under regulation of the Convention for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR; CCAMLR Secretariat, 2014). Two of them, the Eaton's skate (*Bathyraja eatonii*) and the Kerguelen sandpaper skate (*B. irrassa*), are frequently caught on the slopes of the Kerguelen Plateau (49°S, 69°E), where a French fishery operates between 500 and 2000 m deep (Nowara et al., 2017; Ziegler et al., 2021). They are large deep-sea skates (up to 115 cm total length (TL) for *B. eatonii* and 130 cm (TL) for *B. irrassa*) with partially overlapping bathymetric ranges (100–1200 m for *B. eatonii* and 800–1800 m for *B. irrassa*) and constitute a major component of benthic fish biomass on the Kerguelen Plateau (Duhamel et al., 2005, 2019; Nowara et al., 2017). *B. eatonii* is found on continental shelves and slopes of all subantarctic islands and the Antarctic continent while *B. irrassa* is endemic to the Kerguelen Plateau (Stehmann and Bürkel, 1990). In the highly regulated Kerguelen fishery, measures have been implemented to reduce skate bycatch such as move-on rules, allocation of individual fishing quotas based on the amount of skate bycatch, as well as the provision of support tools for spatial avoidance of high-density areas (TAAF, 2019). Despite these mitigation measures, skate bycatch still represents about 250 tons (5% of total catch) in the Kerguelen longline fishery, of which 90% are released at sea with potentially high survival chance (CCAMLR Secretariat, 2022). Given that their post-released survival is unknown, our ability to assess the impact of the fishery on skate populations and demersal ecosystems remains limited (Valls et al., 2011; Wetherbee and Cortés, 2004).

Studying food habits of these two species is one of the prerequisites to understand their ecological role in the ecosystem and subsequently the impact of their exploitation on demersal communities (Blanco-Parra et al., 2012; Brown-Vuillemin et al., 2020; Cailliet et al., 2005; Matich et al., 2011; Navia et al., 2007). Deep-sea skates are often generalists, with diets composed of annelids, crustaceans, cephalopods and fish; but prey group contribution varies with skate size. Many skate species show ontogenetic changes in diet, with small individuals often feeding on crustaceans and large individuals on fish (Barbini et al., 2018; Belleggia et al., 2008; Brown et al., 2012; Koen Alonso, 2001; Main and Collins, 2011). Furthermore, ecological niche partitioning can arise among species sharing similar morphology and habitat when they are competing for limited resources, as described in *Bathyraja* species found over the Patagonian shelf, which specialize either on fish, annelids or crustaceans (Tschoop et al., 2020). Understanding the trophic

relationship of coexisting species can indicate whether they share similar ecological niches, and whether they should be considered as a functional unit, or should be managed separately (Barriá et al., 2018a).

Unraveling feeding ecology of *B. eatonii* and *B. irrassa* on the Kerguelen Plateau is therefore crucial to assess their vulnerability and the potential ecosystem impact of skate biomass reduction (Bizzarro et al., 2007; Ebert and Bizzarro, 2007). As a leader in ecosystem-based fishery management, CCAMLR emphasizes the need to ensure efficient ecosystem fishery management and biodiversity conservation of skate bycatch species (CCAMLR Secretariat, 2014). Thus, in this study we undertook the first comprehensive study of feeding ecology of *B. eatonii* and *B. irrassa* off the Kerguelen Plateau through stomach content and SIA analyses. The identification of prey species was confirmed using DNA barcoding when muscle tissues were available. Our main objectives were to i) describe diet of *B. eatonii* and *B. irrassa*; ii) test for potential differences in their feeding ecology related to sex and maturity stage, and iii) provide information on their role in the marine food web. Finally, we discuss our results in the context of ecosystem-based management and bycatch mitigation.

2. Materials and methods

2.1. Data collection

Sampling was carried out onboard the French commercial longliners *Ile de la Réunion II* (March to June 2020, and March to May 2021) and *Cap Kersaint* (March to June 2021) within the Kerguelen Exclusive Economic Zone (EEZ) in the Indian sector of the Southern Ocean (Fig. 1A and 1B) at depths ranging from 500 to 1600 m (Fig. 1C and 1D). Stomachs and tissues were collected from dead individuals. All individuals were identified, sexed, weighed and measured (total and pelvic lengths) following guidelines provided by the French Southern Ocean Fishery Observer Program (Gasco, 2011). Following these guidelines, maturity stage was also determined using the internal development of the reproductive system for females: immatures have small and undeveloped ovaries with no visible ovarian follicles, while maturing females present developing follicles, typically small and white, and mature females show big, fully developed ovaries with the presence of large and yellow yolk-filled follicles. Immature males, have undeveloped testes, and claspers smaller than pelvic fins, while maturing males present developing testes associated with noncalcified claspers longer than pelvic fins, and matures show big and fully developed testes with the presence of large lobules with long and fully calcified claspers. Whole stomachs were collected after palpation to minimize the risk of collecting empty stomachs. When a stomach contained food items, strings were tied around the esophagus and the gut before removing it. A total of 101 and 98 stomachs were collected from *B. eatonii* and *B. irrassa*, respectively. Tissue samples from the dorsal-anterior muscle of the body were collected for stable isotope analysis from individuals from which stomachs had also been collected. A total of 69 and 73 muscle samples were collected from *B. eatonii* and *B. irrassa*, respectively. Stomachs were stored deep-frozen (−20 °C) and tissue samples were kept in ethanol (90%). Location and depth were reported for each capture event.

2.2. Stomach content analysis

A few empty stomachs were discarded from the analysis ($n = 5$ for *B. irrassa*). Whole stomachs were thawed and their content was weighed to the nearest 0.01 g using an electronic scale. Accumulated prey items (mainly cephalopod beaks without flesh attached, fish eye lenses and worn otoliths) were subsequently sorted and analyzed separately from fresh prey items (Cherel et al., 2000). Fresh remains were sorted into four prey classes (fish, cephalopods, crustaceans and others) that were weighed to the nearest 0.01 g. If present, the bait (the Atlantic mackerel *Scomber scombrus* that does not occur in the fishing area) was also weighed and counted, but it was not included in further analyses.

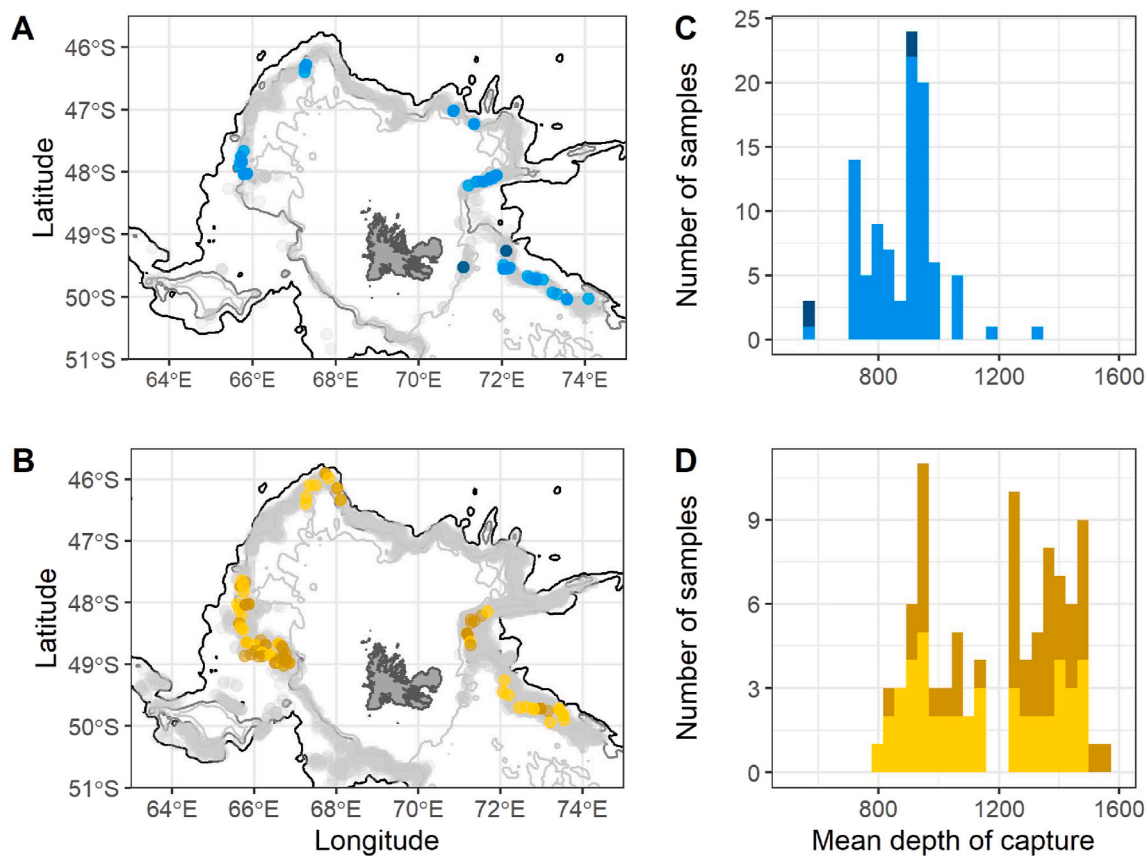


Fig. 1. Location of skate bycatch (grey) and samples collected for A) *Bathyraja eatonii* (in blue) and C) *B. irrassa* (in yellow). Isobaths 500, 1000 and 2000 m are indicated on the map. Distribution of mean depth of hauls where samples of B) *B. eatonii* and D) *B. irrassa* were collected. Dark and light shading indicate immature and mature individuals, respectively.

Identification of prey was based on the examination of the remaining hard structures, including sclerotized beaks for cephalopods, otoliths, jaws and caudal bones for fishes, and exoskeletal remains for crustaceans. Prey items were counted and identified to the lowest taxonomic level using reference materials held in the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC-CNRS, France) and by reference to the available literature including Williams and McEldowney (1990) and Duhamel et al. (2005) for fish, Boltovskoy (1999) for crustaceans, and Xavier and Cherel (2021) for cephalopods. Species names of cephalopods followed a recent review on Southern Ocean squids that includes taxonomic revisions conducted over the last decades (Cherel, 2020).

2.3. DNA barcoding and prey identification

Tissue samples (dorsal muscle in fish and mantle muscle in cephalopods) were collected either from nearly intact and well identified prey items to build up a reference collection, or from digested and undetermined prey items to help identification. Muscle samples (~10 mg) were stored in ethanol (90%) and DNA barcoding was conducted on 47 prey items. DNA was extracted using Qiagen DNA extraction kit (QIAamp DNA Micro Kit). The COI region was amplified using the following primer sets: (a) FishF1 and FishR1; (b) TelF1 and TelR1, (c) LCO1490, HCO2198, mlCOIintF, dgHCO2198 (Table A1). PCR amplifications were performed in a final volume of 20 µL with 0.625 U of Qiagen Taq DNA polymerase containing 3 ng DNA, 1 × reaction buffer, 2.5 mM MgCl₂, 0.26 mM dNTP, 0.3 mM of each primer, 5% DMSO. The PCR thermal regime consisted of an initial denaturation step of 5 min at 94 °C followed by 40 cycles of denaturing (40 s, 94 °C), annealing (30 s, 52 °C), and elongation (30 s at 72 °C) with a final extension step of 5 min at 72 °C. PCR products were purified and Sanger sequenced in both

Table 1

Mass (mean [min – max]) and composition of the food in stomach contents of *Bathyraja eatonii* and *B. irrassa* in Kerguelen waters.

	<i>Bathyraja eatonii</i> (n = 90)	<i>Bathyraja irrassa</i> (n = 91)
Mass (g)	28.0 [0.3–330.2]	36.6 [1.1–213.3]
Fresh prey items (g)	27.9 [0.2–330.2]	36.5 [0.1–213.3]
Fish (g)	14.1 [0–330.2]	6.0 [0–87.9]
Cephalopods (g)	2.6 [0–179.1]	10.2 [0–213.3]
Crustaceans (g)	3.7 [0–26.4]	14.0 [0–89.6]
Worms (g)	0.03 [0–1.3]	0.9 [0–13.5]
Bait (g)	7.2 [0–71.9]	5.4 [0–53.5]
Accumulated cephalopods (n)	19	13
Accumulated fishes (n)	12	24
Overall composition by mass (all samples pooled):		
Fish (%)	69.1	19.4
Cephalopods (%)	12.7	32.7
Crustaceans (%)	18.1	44.9
Other organisms (%)	0.1	3.0

directions by Eurofins sequencing (Germany). The obtained sequences were visualized, assembled and edited using Geneious 11.1.5. (Genes Code Corporation - Kearse et al., 2012). A BLASTn search was performed to identify sequences with the best hits from the genomic sequence databases, NCBI and BOLD systems (Altschul et al., 1990; Benson et al., 2005; Ratnasingham and Hebert, 2007). Species identification was confirmed when the degree of similarity between the obtained sequences and reference sequences was higher than 99%.

2.4. Diet comparisons

Diet comparisons were conducted using fresh items, meaning that the few stomachs containing accumulated prey items only ($n = 3$ for *B. eatonii*) were considered empty. In the same way, stomachs containing only the bait were discarded ($n = 3$ for *B. eatonii*, and $n = 1$ for *B. irrasa*) and not included in further analyses. Euphausiacea, Mysida and small amphipods such as Gammaridea spp. and *Themisto gaudichaudii* were considered as secondary prey that were incidentally ingested with primary prey, because they are known to be major food items of bathypelagic fish and cephalopods in the Southern Ocean (Cherel and Hobson, 2005; Gaskett et al., 2001). These species were often associated with damaged visceral cavity of their likely predators but this information was not reported. They were consequently not considered as skate prey and excluded from statistical analysis; this was also the case for parasites (Table A2). Some stomachs containing only incidentally ingested prey or parasites were therefore excluded ($n = 4$ for *B. eatonii*, and $n = 1$ for *B. irrasa*). Thus, a total of 91 stomach contents were statistically analyzed for both *B. eatonii* and *B. irrasa*.

Prey items were grouped into one of the following seven ecological dietary categories: pelagic fish, benthic and demersal fish, pelagic crustaceans, benthic crustaceans, squids, octopus and worms (including Polychaeta and Priapulida). Cumulative prey curves were constructed using the prey species and prey categories for each skate species against the randomly pooled number of analyzed stomachs to check if a sufficient number of stomach contents had been collected to accurately describe the diet of each predator (Cortés, 1997). Curves were generated after 100 randomizations of the original data using the Vegan Community Ecology package (Oksanen et al., 2020) in R-Studio, version 4.1 (R Core Team 2021). When curves approached an asymptote, it was considered that sufficient stomach samples had been processed to describe the diet. To statistically assess the adequacy of sample size, a linear regression was performed on the final five points of the curve. The levelling off of the prey curve was considered acceptable when the slope was $b < 0.05$ (Brown et al., 2012). To test dietary differences, males and females of each species were separated into maturity classes, with immature individuals separated from maturing and mature individuals (hereafter 'mature individuals').

Percent frequencies of occurrence and number of each prey group were calculated for each skate species by sex and maturity stage. Comparisons of diet composition (frequency of occurrence of each prey category) between species, maturity stages and sexes were assessed using nonmetric multidimensional scaling (nMDS) ordination based on Bray-Curtis dissimilarities using species presence/absence data (Brown-Vuillemin et al., 2020). Ordination mean plots were constructed through bootstrap averages ($n = 100$). We also tested the correlation of environmental variables (longitude, latitude and depth of sampling) with the ordination configuration to investigate environmental drivers for the composition of dietary samples and test for sensibility to sampling. The significance of fitted vectors was assessed using a permutation of environmental variables ($n = 999$). Analyses of similarities (ANOSIM) also based on Bray-Curtis dissimilarities were used to test the significance of the observed patterns in the NMDS (Somerfield et al., 2021). When a difference was established by ANOSIM, a similarity percentage analysis (SIMPER) was performed to investigate which prey category was mainly responsible for diet differentiation within groups. nMDS, ANOSIM and SIMPER were performed using R-Studio and the Vegan Community Ecology package (Oksanen et al., 2020).

2.5. Stable isotope analysis

Muscle samples were dried and powdered before extracting lipids using cyclohexane (C_6H_{12}). Since lipids are depleted in ^{13}C compared to proteins, lipid content can significantly affect the relative abundance of ^{13}C in consumer tissues (Bodin et al., 2007; Hussey et al., 2012; Post et al., 2007). Relative abundance of ^{13}C and ^{15}N were obtained from

~0.5 mg of delipidated samples packed in tin capsules, that were then measured by continuous flow on a Flash EA 2000 elemental analyzer (Thermo Scientific, Milan, Italy) coupled to a Delta V Plus, isotope ratio mass spectrometer (Thermo Scientific, Bremen, Germany) at the Pôle Spectrométrie Océan (Plouzané, France). For reference standards, an in house standard Thermo-Acetanilide, USGS-61 (certified values: $\delta^{15}N = -2.87 \pm 0.04\text{‰}$, $\delta^{13}C = -35.05 \pm 0.04\text{‰}$ and measured values: $\delta^{15}N = -2.94 \pm 0.07\text{‰}$, $\delta^{13}C = -35.07 \pm 0.06\text{‰}$), USGS-62 (certified values: $\delta^{15}N = +20.17 \pm 0.06\text{‰}$, $\delta^{13}C = -14.79 \pm 0.04\text{‰}$ and measured values: $\delta^{15}N = -20.13 \pm 0.12\text{‰}$, $\delta^{13}C = -14.77 \pm 0.09\text{‰}$) and USGS-63 (certified values: $\delta^{15}N = +37.83 \pm 0.06\text{‰}$, $\delta^{13}C = -1.17 \pm 0.04\text{‰}$ and measured values: $\delta^{15}N = +37.84 \pm 0.15\text{‰}$, $\delta^{13}C = -1.15 \pm 0.09\text{‰}$) were used for isotopic corrections and to assign the data to the appropriate isotopic scale. Results were reported in δ unit notation and expressed as parts per thousand relative to international standards (atmospheric N_2 for nitrogen and Vienna-Pee Dee Belemnite for carbon). Analytical precision based on replicate measurements after every six samples using the in house standard Thermo-Acetanilide was $<0.17\text{‰}$ for both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values. C:N mass ratios were determined from percentage element weights.

Values are mean $\pm$ SD. Statistical tests were conducted using R-Studio and the Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests package (Kassambara, 2021). Normality was assessed using a Shapiro-Wilk test. We evaluated possible differences in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values between sexes and maturity classes within species and between species using Student's t-test when data were normally distributed; otherwise Mann-Whitney test was used. Assuming a level of significance of 0.05, the null hypothesis was rejected if the p value was <0.05 .

3. Results

3.1. Prey identification

One thousand and fifteen fresh prey items were found in the pooled stomach contents. Most were identified to species level based on morphological identification: 61% for fish ($n = 74$ prey items), 63% for cephalopods ($n = 25$ prey items) and 71% for crustaceans ($n = 473$ prey items). Among these specimens, 47 identifications were checked by DNA barcoding. The method failed in nine samples, but it worked on the 38 remaining samples, thus confirming the species identification of 25 fish and five cephalopods. Among morphologically unidentifiable prey items, four fish (*Gymnoscopelus piabilis*, *Luciosudis normani*, *Macrourus whitsoni* and *Paraliparis thalassobathyalis*) and four cephalopods (three *Muusoctopus thielei* and one *Filipovia knipovitchi*) were identified through barcoding analysis. At the family level 8.4% ($n = 85$) of prey items remained undetermined and only one prey item remained unidentified at all taxonomic levels. This remaining unidentified prey item was the only occurrence in the stomach in which it was found; the sample was therefore not included in further analysis ($n = 1$ for *B. eatonii*).

3.2. Diet composition and intraspecific comparison

While stomach contents were rarely empty when analyzed in the laboratory, more than half of the skates sampled onboard were considered to have empty stomachs (based on palpation), and thus were not sampled. Cumulative prey curves indicated sample sizes did not reach asymptote ($b < 0.05$) at the species level but did using prey categories (Fig. A.1 and Fig. A.2). Sample sizes were thus sufficient to describe the overall diet composition of *B. eatonii* and to investigate differences between sex groups, but not sufficient for maturity groups with only four samples within the group of immature individuals (Fig. A.3 and Fig. A.4). For *B. irrasa*, sample sizes were sufficient to describe the overall diet composition at the prey category level, as well as to investigate differences between both sex and maturity groups. Thus, only mature individual diet composition was analyzed for intraspecific differences between sexes for *B. eatonii*, while interspecific differences were

Table 2

Frequency of occurrence and numbers of prey items identified in stomach contents from all 90 samples of *Bathyrāja eatonii* pooled and 91 samples of *B. irrada* pooled, excluding secondary prey.

Species	Bathyrāja eatonii								Bathyrāja irrada							
	Immature (M = 1, F = 3)				Mature (M = 25, F = 61)				Immature (M = 24, F = 22)				Mature (M = 18, F = 27)			
	Occurrence		Number		Occurrence		Number		Occurrence		Number		Occurrence		Number	
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
FISH	3	75.0	4	57.2	54	62.8	73	34.8	14	30.4	17	2.8	20	44.4	28	14.0
Pelagic fish																
<i>Centrolophidae</i>																
<i>Ichthyus australis</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gempylidae</i>																
<i>Paradiplospinus gracilis</i>	–	–	–	–	2	2.3	2	1.0	1	2.2	1	0.2	2	4.4	2	1.0
<i>Melamphidae</i>																
<i>Poromitra atlantica</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	1	2.2	1	0.2	1	2.2	1	0.5
<i>Microstomatidae</i>																
<i>Nansenia antarctica</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Myctophidae</i>																
<i>Electrona carlsbergi</i>	–	–	–	–	2	2.3	2	1.0	3	6.5	3	0.5	2	4.4	3	1.5
<i>Gymnoscopelus bolini</i>	–	–	–	–	2	2.3	2	1.0	1	2.2	1	0.2	–	–	–	–
<i>Gymnoscopelus braueri</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.2	–	–	–	–
<i>Gymnoscopelus hintonoides</i>	–	–	–	–	2	2.3	2	1.0	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gymnoscopelus microlampas</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gymnoscopelus nicholsi</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
<i>Gymnoscopelus piabilis</i>	1	25.0	1	14.3	5	5.8	5	2.4	–	–	–	–	2	4.4	2	1.0
<i>Protomyctophum bolini</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
<i>Unidentified Myctophidae</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Notosudidae</i>																
<i>Luciosudis normani</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Paralepididae</i>																
<i>Magnisudis prionosa</i>	1	25.0	1	14.3	1	1.2	2	1.0	1	2.2	1	0.2	3	6.67	3	1.5
<i>Unidentified Paralepididae</i>	–	–	–	–	10	11.6	12	5.7	1	2.2	1	0.2	–	–	–	–
<i>Stomiidae</i>																
<i>Borostomias antarcticus</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Unidentified Stomiidae</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
Benthic and demersal fish																
<i>Achiropsettidae</i>																
<i>Unidentified Achiropsettidae</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bathyracidae</i>																
<i>Bathyraco antarcticus</i>	–	–	–	–	2	2.3	3	1.4	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Liparidae</i>																
<i>Paraliparis thalassobathyalis</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Paraliparis</i> sp.	–	–	–	–	2	2.3	2	1.0	2	4.4	3	0.5	1	2.2	1	0.5
<i>Moridae</i>																
<i>Antimora rostrata</i>	–	–	–	–	2	2.3	2	1.0	1	2.2	1	0.2	1	2.2	1	0.5
<i>Guttigadus kongi</i>	–	–	–	–	1	1.2	2	1.0	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Unidentified Moridae</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Macrouridae</i>																
<i>Coryphaenoides armatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
<i>Coryphaenoides ferrieri</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
<i>Macrourus carinatus</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	3	6.7	3	1.5
<i>Macrourus whitsoni</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Muraenolepididae</i>																
<i>Muraenolepis marmoratus</i>	2	50.0	2	28.6	3	3.5	3	1.4	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nototheniidae</i>																
<i>Lepidonotothen squamifrons</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
<i>Zoaridae</i>																
<i>Lycenchelys hureaui</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	3	6.5	4	0.7	–	–	–	–
<i>Lycodapus antarcticus</i>	–	–	–	–	3	3.5	3	1.4	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Melanostigma gelatinosum</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
<i>Unidentified fish</i>	–	–	–	–	14	16.3	15	7.1	–	–	–	–	4	8.9	5	2.5
CEPHALOPODS	1	25.0	1	14.3	14	16.3	19	9.0	3	6.5	3	0.5	12	26.7	17	8.5
Squids																
<i>Brachioteuthidae</i>																
<i>Slosarczykovia circumantarctica</i>	–	–	–	–	3	3.5	3	1.4	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cranchiidae</i>																
<i>Taonius notalia</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.2	–	–	–	–
<i>Gonatidae</i>																
<i>Gonatus antarcticus</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
<i>Onychoteuthidae</i>																
<i>Filippovia knipovitchi</i>	–	–	–	–	2	2.3	2	1.0	1	2.2	1	0.2	1	2.2	1	0.5
<i>Moroteuthopsis longimana</i>	1	25.0	1	14.3	3	3.5	3	1.4	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Moroteuthopsis</i> sp. <i>B. (Imber)</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Mastigoteuthidae</i>																
<i>Mastigoteuthis psychrophila</i>	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
Octopus																

(continued on next page)

Table 2 (continued)

Species	Bathyragea eatonii								Bathyragea irrasa							
	Immature (M = 1, F = 3)				Mature (M = 25, F = 61)				Immature (M = 24, F = 22)				Mature (M = 18, F = 27)			
	Occurrence		Number		Occurrence		Number		Occurrence		Number		Occurrence		Number	
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
Octopodidae																
Graneledone gonzalezi	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	4.4	3	1.5
Muusoctopus thielei	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	5	11.1	5	2.5
G. gonzalezi/M. thielei	–	–	–	–	4	4.7	6	2.9	–	–	–	–	4	8.9	5	2.5
Opisthoteuthidae																
Opisthoteuthis sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
Unidentified cephalopods	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	1	2.2	1	0.2	1	2.2	1	0.5
CRUSTACEANS	1	25.0	2	28.6	55	64.0	113	53.8	43	93.5	425	71.2	38	84.4	123	61.5
Pelagic crustaceans																
Amphipoda																
Pegohyperia princeps	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
Caridea																
Campylonotus capensis	–	–	–	–	9	10.5	14	6.7	1	2.2	1	0.2	1	2.2	2	1.0
Chorismus antarcticus	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
Chorismus tuberculatus	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
Nematocarcinus romenskyi	–	–	–	–	2	2.3	2	1.0	2	4.4	2	0.3	4	8.9	4	2.0
Nematocarcinus sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
Pasiphaea ledoyeri	–	–	–	–	4	4.7	5	2.4	1	2.2	1	0.2	3	6.7	3	1.5
Pasiphaea rathbunae	–	–	–	–	3	3.5	3	1.4	1	2.2	1	0.2	2	4.4	2	1.0
Pasiphaea scotiae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	4.4	2	1.0
Pasiphaea sp.	–	–	–	–	3	3.5	3	1.4	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
Unidentified Natantia	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
Lophogastrida																
Neognathophausia gigas	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.2	1	2.2	1	0.5
Benthic crustaceans																
Anomura																
Paralomis sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2.2	1	0.5
Isopoda																
Brucerolis bromleyana	–	–	–	–	2	2.4	2	1.0	32	69.6	210	35.2	15	33.3	51	25.5
Ceratoserolis trilobitoides	1	25.0	2	28.6	25	29.1	63	30.0	7	15.2	46	7.7	2	4.4	2	1.0
Sursumura sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	26	56.5	125	20.9	3	6.7	3	1.5
Unidentified Isopoda	–	–	–	–	1	1.2	1	0.5	2	4.4	14	2.4	3	6.7	4	2.0
Reptantia																
Thymopides grobovi	–	–	–	–	2	2.3	2	1.0	8	17.4	12	2.0	26	57.8	38	19.0
Unidentified crustaceans	–	–	–	–	13	15.1	14	6.7	9	19.6	12	2.0	7	15.6	7	3.5
WORMS	–	–	–	–	3	3.5	5	2.4	39	84.8	152	25.5	18	40.0	32	16.0
Polychaeta																
Unidentified Nephthyidae	–	–	–	–	–	–	–	–	22	47.8	52	8.7	9	20.0	11	5.5
Unidentified Nereidae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	4.4	2	0.3	–	–	–	–
Unidentified Polynoidae	–	–	–	–	3	3.5	5	2.4	33	71.7	81	13.6	13	28.9	18	9.0
Unidentified Polychaeta	–	–	–	–	–	–	–	–	4	8.7	9	1.5	1	2.2	1	0.5
Priapulida																
Priapulius tuberculispinosus	–	–	–	–	–	–	–	–	6	13.0	8	1.3	1	2.2	2	1.0
TOTAL	–	–	7	100	–	–	210	100	–	–	597	100	–	–	200	100

explored for mature individuals only.

3.2.1. Bathyragea eatonii

A total of 90 individuals (64 females and 26 males) of *B. eatonii* were used for diet composition and intraspecific comparison. *B. eatonii* ranged from 54 to 108 cm TL with only four stomachs collected from immature individuals (Fig. 2A).

Stomach content analysis indicated that the diet of *B. eatonii* was dominated by fish, which accounted for 69% of the diet by fresh mass (Table 1). Other significant food sources were crustaceans (18%) and cephalopods (13%), while worms, mostly polychaetas, were negligible (<1% by mass). On average, stomach samples contained 2.4 prey items. For mature individuals only ($n = 86$), a total of 210 fresh prey items from at least 44 species were found. Crustaceans were predominant, occurring in 55 food samples (64%) and the most prevalent by number (54% - Table 2). Fish and cephalopods occurred in 54 and 14 dietary samples (63% and 16% respectively) and ranked second and third by number (35% and 9%, respectively).

Bathyragea eatonii mature individuals fed on a large diversity of crustaceans (11 species), with the isopod *Ceratoserolis trilobitoides* being the most important crustacean prey (30% by number). Other crustacean

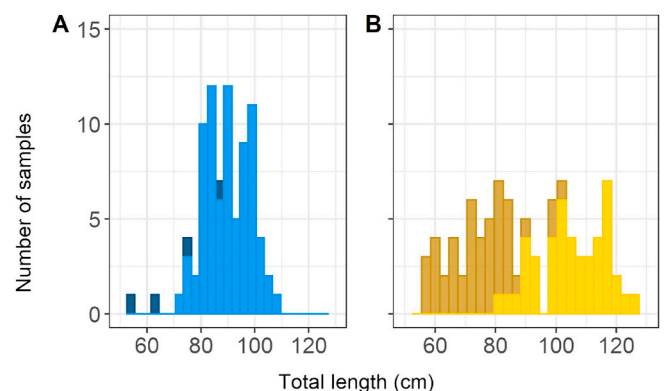


Fig. 2. Length distribution of individuals of A) *Bathyragea eatonii* (in blue) and B) *B. irrasa* (in yellow). Dark and light shading indicate immature and mature individuals in stacked bars, respectively.

prey items were the decapod *Campylonotus capensis* (7%) and specimens from the genus *Pasiphaea* (5%). The second most important group by number was fish, with 25 species. Two families dominated the fish diet. Myctophids ranked first (7% by number, at least 6 different species), with *Gymnoscopelus piabilis* being the most abundant species (2%). Paralepidids were also common prey (7%), but their high level of digestion precluded identifying them to the species level, except for two individuals of *Magnisudis prionosa*. Nonmetric multidimensional scaling (nMDS) ordinations and statistical analyses were unable to identify differences in dietary composition between females and males for *B. eatonii* (ANOSIM, global R statistic 0.03, $p = 0.151$ – Fig. 3A).

Analysis of accumulated beaks increased the number of cephalopod prey, with the onychoteuthid *Filipovia knipovitchi* being predominant ($n = 5$). Accumulated beaks added two taxa to the skates' diets, namely the ommastrephid *Todarodes* sp. ($n = 2$) and the histioteuthid *Histioteuthis eltaninae* ($n = 3$). Fish accumulated items included five individuals from counting eye lenses, and seven individuals from analyzing worn otoliths,

four of which were morid fish.

3.2.2. *Bathyrhaja irrassa*

A total of 91 individuals (49 females and 42 males) of *B. irrassa* were used for diet composition and intraspecific comparison. *B. irrassa* ranged from 56 to 125 cm TL (Fig. 2B).

According to stomach content analysis, the diet of *B. irrassa* was dominated by crustaceans and cephalopods, which accounted for 45% and 33% by fresh mass of the diet, respectively (Table 1). Other significant food sources were fish (19%), while worms were only minor prey items (3%). In average, stomach samples contained 8.8 prey items. A total of 797 fresh prey items from at least 39 prey species were found. Prey items were dominated by crustaceans (548 prey items) occurring in 81 food samples (89%) and ranked first by number (69%). Worms ranked second by occurrence and number (63% by occurrence and 23% by number) and fish ranked third (37% by occurrence and 6% by number).

Bathyrhaja irrassa fed on a large diversity of crustaceans (13 species), of which isopods were the main prey taxon. Statistical analyses were unable to identify differences in the dietary composition between females and males (ANOSIM, global R statistic -0.005 , $p < 0.571$ – Fig. 3B). However, nMDS ordinations indicated dietary segregation between immature and mature individuals ($n = 46$ and $n = 45$) (ANOSIM, global R statistic 0.134, $p < 0.001$ – Fig. 3C). The most important prey species was the isopod *Brucerolis bromleyana*, although they were found in greater occurrence and abundance in immature (70% and 35%, respectively) than mature skates (33% and 26%). Other isopods were recorded almost exclusively in the diet of immature individuals, namely *Sursumura* sp. (57% and 21%) and *Ceratoserolis trilobitoides* (15% and 8%). In contrast, the decapod *Thymopides grobovi* was less frequently found in the diet of immature (17%) than mature individuals (58%). This is also highlighted by the SIMPER test showing that benthic crustaceans (including Isopoda) had a substantial contribution to the dietary difference between maturity groups (SIMPER, 16% among immature/

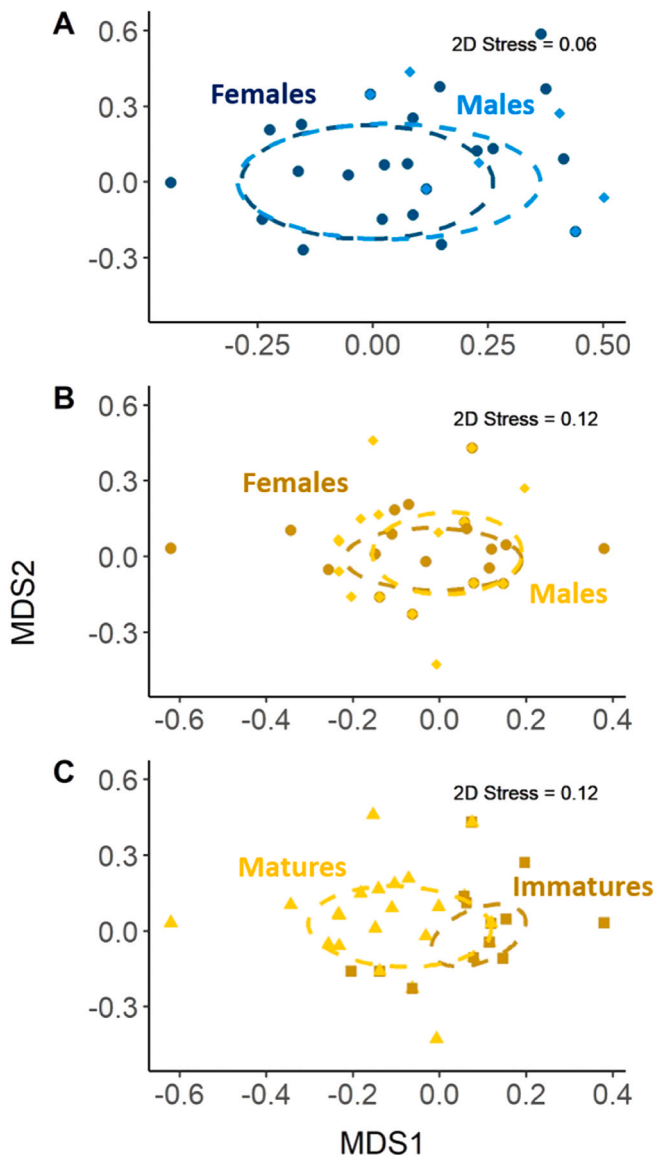


Fig. 3. (Two-column fitting image) Nonmetric multidimensional scaling (nMDS) ordinations of the occurrence of different prey categories in dietary samples of: A) *Bathyrhaja eatonii* with S.E. ellipses based on sex and B) *B. irrassa* with S.E. ellipses based on sex and C) S.E. ellipses based on maturity. Females are in dark shades (plain circles) and males in light shades (diamonds). Immature individuals are in dark shades (square) and matures in light shades (triangles).

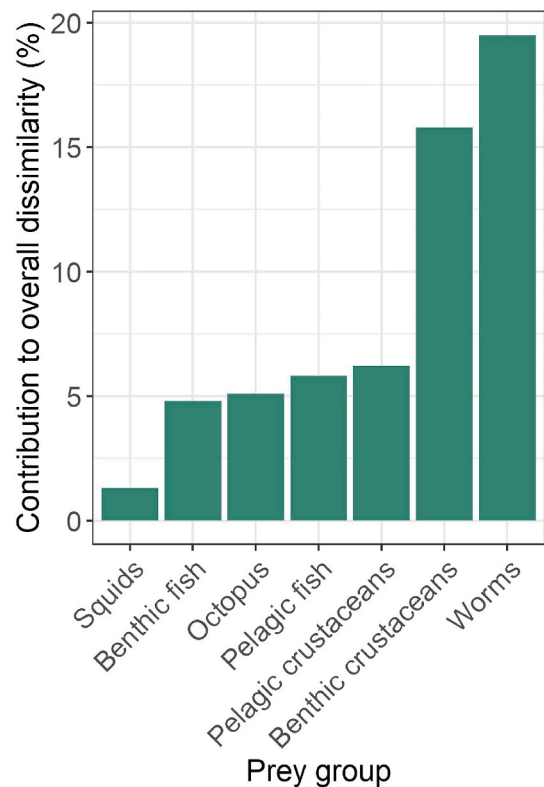


Fig. 4. Average contribution of prey groups to overall dissimilarity (%) between mature and immature individuals of *Bathyrhaja irrassa*.

mature – Fig. 4). The second highest group in abundance was Polychaeta, of which two families were particularly abundant in the overall diet, Polynoidae and Nephtyidae. Polychaeta were more frequently encountered in the diet of immature individuals (72% and 48% respectively) than mature individuals (29% and 20%). This difference in stomach contents composition between immature and mature individuals is also supported by the SIMPER test showing that worms were responsible for the major difference in diet composition between maturity groups (SIMPER, 19% among immature/mature). *B. irrasa* mature individuals also fed on a large diversity of fish ($n = 19$ species) along with the octopuses *Muusoctopus thielei* and *Graneledone gonzalezi* (7% by number), in contrast with immature individuals. *Depth* was a significant vector ($r^2 = 0.15$, $p < 0.005$) explaining the ordination of samples as a function of the axis MDS2.

The analysis of accumulated prey items increased the number of cephalopod prey, with three additional squid species (*Todarodes* sp., *Gonatus antarcticus* and *Galiteuthis glacialis*), which totaled 10 of the 13 accumulated beaks. Analysis of accumulated fish items included nine prey found by counting pairs of eye lenses and vertebral remains, and 15 prey identified by heavily worn otoliths that include those of an additional myctophid species, *Gymnoscopelus microlampas* ($n = 1$). Samples also contained a small gastropod and a foraminifera, as well as pebbles and mud that were considered incidentally ingested.

3.3. Interspecific diet comparison

Although analysis of mass composition showed *B. eatonii* fed primarily on fish (69%), while *B. irrasa* preyed primarily on crustaceans and cephalopods (45% and 33% respectively – Table 1), both nMDS ordinations and statistical analyses were unable to identify any differences in dietary composition between the two skate species (ANOSIM, global R statistic 0.062, $p < 0.009$ – Fig. 5). Environmental variables were fitted to the nMDS ordination and *Depth* appeared to be a significant vector ($r^2 = 0.13$, $p < 0.01$) explaining the ordination of samples as a function of the axis MDS2 while *Longitude* explained the ordination of samples as a function of the axis MDS1 ($r^2 = 0.09$, $p < 0.01$).

3.4. Stable isotopes

Bathyragea eatonii isotopic values ranged from -20.4 to -17.5‰ (mean = $-19.1 \pm 0.6\text{‰}$) for $\delta^{13}\text{C}$, and from 9.4 to 12.9‰ (mean = $11.1 \pm 0.8\text{‰}$) for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3). Muscle isotopic values showed no differences between sex classes for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (Fig. 6A), but $\delta^{15}\text{N}$ values differed between maturity classes ($t\text{-test}_{67} = -3.1$, $p < 0.004$; Table 4). Immature individuals had lower mean $\delta^{15}\text{N}$ values than mature individuals (Fig. 6B).

Bathyragea irrasa isotopic values ranged from -20.4 to -17.5‰ (mean = $-19.2 \pm 0.8\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$) and from 9.6 to 13.8‰ (mean = 12.3

Table 3

Sample size (n) and mean ($\pm$ standard deviation) of muscle isotopic values of *Bathyragea eatonii* and *B. irrasa* for immature, mature and all individuals sampled.

Species	Groups	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C: N
<i>Bathyragea eatonii</i>	males	34	-19.02 ± 0.48	11.22 ± 0.77	3.18 ± 0.04
	females	35	-19.13 ± 0.66	11.01 ± 0.91	3.17 ± 0.04
	immature	4	-19.60 ± 0.55	9.93 ± 0.50	3.15 ± 0.02
	mature	65	-19.04 ± 0.57	11.19 ± 0.81	3.18 ± 0.05
	all	69	-19.07 ± 0.58	11.12 ± 0.85	3.18 ± 0.04
<i>Bathyragea irrasa</i>	males	32	-19.29 ± 0.89	12.26 ± 0.73	3.19 ± 0.06
	females	40	-19.15 ± 0.80	12.30 ± 0.80	3.20 ± 0.07
	immature	33	-19.50 ± 0.85	12.16 ± 0.87	3.19 ± 0.07
	mature	39	-18.96 ± 0.76	12.38 ± 0.66	3.20 ± 0.06
	all	72	-19.21 ± 0.84	12.28 ± 0.77	3.20 ± 0.06

$\pm 0.8\text{‰}$) for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3). One muscle sample was an outlier ($\delta^{13}\text{C} = -23.13\text{‰}$ and $\delta^{15}\text{N} = 7.01\text{‰}$), which was therefore removed from the analysis. Muscle isotopic composition between males and females showed no differences for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (Fig. 6C). However, $\delta^{13}\text{C}$ values differed between maturity classes (U test = 365, $p < 0.002$; Table 4). Immature individuals had lower mean $\delta^{13}\text{C}$ values than mature individuals (Fig. 6D).

Muscle $\delta^{15}\text{N}$ values, but not $\delta^{13}\text{C}$ values, differed between species (U test = 764, $p < 0.005$; Table 4) with *B. eatonii* having lower $\delta^{15}\text{N}$ values than *B. irrasa* (Fig. 7).

4. Discussion

The present study is the first to investigate the feeding ecology of two skate species commonly caught as bycatch in the French toothfish fishery occurring at the Kerguelen Islands. The majority of prey (73%) were identified to the species level, thus allowing a precise description of the diet of *Bathyragea eatonii* and *B. irrasa*. The use of barcoding analysis on prey tissues confirmed the morphological identification and allowed identifying well-digested prey items. We acknowledge that demersal longlines engender the risk of stomach washout during hauling, and thus may result in a potential underestimation of prey biomass, as well as introducing bias into the prey composition results (Barnett et al., 2013; Boyle et al., 2012). Nevertheless, the combination of stomach content and stable isotope analyses revealed interspecific differences in the trophic niches of the two skate species, and ontogenetic differences in the main feeding strategies used by different life stages of *B. irrasa*.

4.1. Interspecific diet comparison

The wide variety of prey found in stomach contents (>58 species) indicated that both *B. eatonii* and *B. irrasa* can be considered as generalist feeders (Tschoop et al., 2020). Diets were mainly composed of crustaceans, fish and annelids, which is consistent with previous studies on the feeding ecology of other skate species in subantarctic areas (Brickle et al., 2003; Main and Collins, 2011). Although diets of both species were composed of the same prey groups, the proportions of mass, number and occurrence of each prey group varied among skate species, as well as their specific composition. By mass, fish dominated *B. eatonii* diet whereas crustaceans and cephalopods were most prevalent in the diet of *B. irrasa*. Crustaceans were the main prey group by number. Interestingly, crustacean species composition varied amongst skate species: *B. eatonii* diet was dominated in number by one benthic isopod

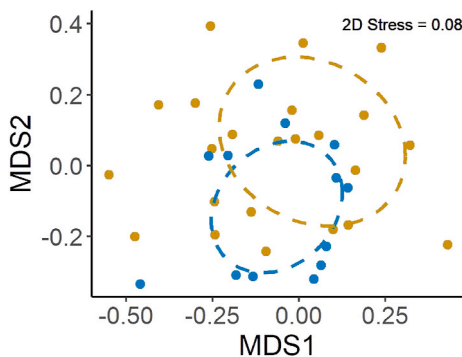


Fig. 5. Nonmetric multidimensional scaling (nMDS) ordinations of the occurrence of different prey categories with S.E. ellipse for *Bathyragea eatonii* (blue) and *B. irrasa* (yellow).

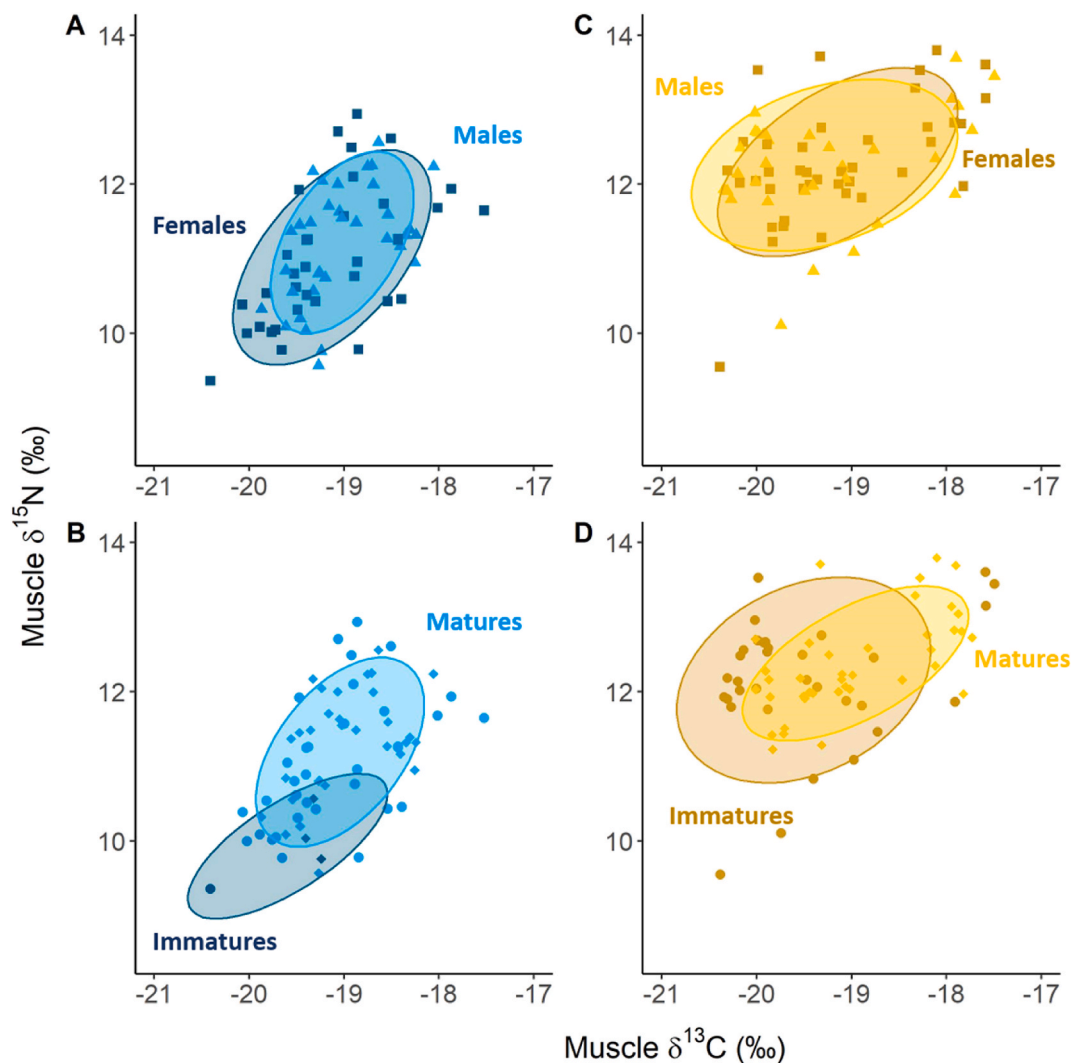


Fig. 6. Muscle $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values and ellipse areas (70% of the data) of *Bathyraja eatonii* based on A) sex and B) maturity and *B. irrassa* based on C) sex and D) maturity. Females are in dark shades (square) and males in light shades (triangles). Immature individuals are in dark shades (plain circles) and matures in light shades (diamonds).

Table 4
Statistical results for isotopic differences between species and within species depending on sex and maturity for *Bathyraja eatonii* and *B. irrassa*. Student's *t*-test (*t*-test_{df}) was used when test assumptions were met; otherwise Mann-Whitney (*U* test) was used. Significant results are indicated in bold, *p* < 0.05.

	Groups	Statistic		p-value
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	
	Species	$\delta^{13}\text{C}$	<i>U</i> test = 2899	<i>p</i> > 0.08
		$\delta^{15}\text{N}$	<i>U</i> test = 764	<i>p</i> < 0.005
<i>Bathyraja eatonii</i>	Sex	$\delta^{13}\text{C}$	<i>t</i> -test ₆₇ = -0.78	<i>p</i> > 0.4
		$\delta^{15}\text{N}$	<i>t</i> -test ₆₇ = -0.99	<i>p</i> > 0.3
	Maturity	$\delta^{13}\text{C}$	<i>U</i> test = 74	<i>p</i> > 0.15
		$\delta^{15}\text{N}$	<i>t</i>-test₆₇ = -3.07	<i>p</i> < 0.004
<i>Bathyraja irrassa</i>	Sex	$\delta^{13}\text{C}$	<i>U</i> test = 732	<i>p</i> > 0.3
		$\delta^{15}\text{N}$	<i>U</i> test = 651	<i>p</i> > 0.9
	Maturity	$\delta^{13}\text{C}$	<i>U</i> test = 365	<i>p</i> < 0.002
		$\delta^{15}\text{N}$	<i>U</i> test = 557	<i>p</i> > 0.3

(*Ceratoserolis trilobitoides*) and two pelagic shrimps (*Campylonotus capensis* and *Pasiphaea* sp.), while *B. irrassa* diet was dominated by different species of benthic isopods (*Brucerolis bromleyana* and *Sursu-mura* sp.) and one species of benthic decapod (*Thymopides grobovi*). These results showed that *B. eatonii* fed on both benthic and pelagic prey,

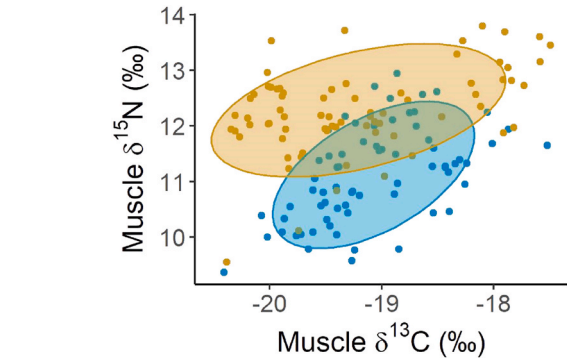


Fig. 7. Muscle $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values and ellipse areas (70% of the data) of *Bathyraja eatonii* (blue) and *B. irrassa* (yellow).

whereas *B. irrassa* fed almost exclusively on benthic prey. This difference was also supported by the importance of other pelagic prey such as myctophid and paralepidid fishes as well as squids in *B. eatonii* diet, whereas other major components of *B. irrassa* diet were benthic and demersal prey such as polychaetas and octopuses. In addition, the occurrence of mud and small pebbles was observed in some *B. irrassa*

stomach contents, while none were observed in *B. eatonii* samples, which could be explained by differences in feeding habitat (mud vs rocky bottom substratum). Inter-specific variations in prey composition and prey habitat (pelagic vs benthic) have indeed been well documented in previous studies on feeding habits of co-occurring skate species (Brickle et al., 2003; Tschopp et al., 2020). Unexpectedly statistical analysis of diet composition did not provide evidence for different feeding strategies between *B. irrasa* and *B. eatonii*. However, given the broad prey categories used and that this analysis is based on prey species presence/absence data, variability observed in the abundance of prey species consumed may be masked. Furthermore, the benthic feeding strategy of *B. irrasa* was not supported by muscle $\delta^{13}\text{C}$ values integrating diet over several months, which showed similar values to *B. eatonii*. In contrast, $\delta^{15}\text{N}$ value of *B. irrasa* were higher in comparison to *B. eatonii*, which typically reflects a higher trophic position and/or stronger affinity to benthic food webs found to be more enriched in ^{15}N than pelagic food web, especially in the deep-sea (Boyle et al., 2012). Differences in ^{15}N values between the two species therefore confirm different feeding strategies.

Depth was found to explain a small proportion of the dissimilarities observed between the two skate species. While their distribution overlaps, *B. eatonii* favors the continental shelf and upper slope areas, whereas *B. irrasa* mainly inhabits slopes at greater depths (Duhamel et al., 2005). Hence, variation in diet compositions may be related to the abundance of prey species among the depth ranges. For example, myctophids are pelagic fish known to make important diel vertical migrations; they could be trapped at the bottom during the day, thus vertically connecting the pelagic and benthic food webs in slope areas (Cotté et al., 2022; Drazen and Sutton, 2016; Hunt and Swadlow, 2021). Videos made using cameras attached to longlines set on slopes deeper than 1000 m showed myctophids sitting on the sea floor (Pers. Com.) revealing their accessibility to benthic feeders such as skates. Hence partitioning food or habitat resources may be a strategy to avoid direct competition between these two congeneric skate species (Barbini and Lucifora, 2012; Barría et al., 2018b).

Finally, we observed inter-specific variations in the number of ingested prey, the extent of prey digestion, and the texture of gastric fluids during stomach content analysis, which suggest differences in digestive systems and thus foraging habits (Cyrino et al., 2008). The high number of both accumulated fish and prey items in each stomach of *B. irrasa* (8.8 in average) compared to *B. eatonii* (2.4 in average) supported the hypothesis of greater digestion capability in *B. irrasa* due to its benthic feeding strategy. Crustaceans are indeed harder to digest compared to cephalopods, which are in turn harder to digest than fish (Cyrino et al., 2008). This variation in digestion rates among species would also lead to a potential underestimation of easily digested prey species such as fishes in *B. irrasa*, and an overestimation of prey more resistant to digestion such as crustaceans in *B. eatonii* (Barnett et al., 2013; Boyle et al., 2012).

4.2. Intraspecific diet comparisons

Several studies conducted in different species of skates found no significant differences between male and female diets (Blanco-Parra et al., 2012; Brown-Vuillemin et al., 2020). Similarly, *B. eatonii* and *B. irrasa* did not display diet differentiation related to sex, and both sexes occupy similar trophic niches on the Kerguelen Plateau according to SIA analyses, although the arrangement of teeth in the jaw is different between males and females (Pers. Com.).

Nevertheless, many authors have documented variability in skate diet composition according to maturity stages, indicating ontogenetic shifts in their feeding habits (Barbini and Lucifora, 2012; Belleggia et al., 2008; Brown-Vuillemin et al., 2020). In this study, we found an effect of maturity stage on *B. irrasa* diet: immature individuals fed mostly on small benthic crustaceans and annelid worms, while mature individuals preyed more upon large crustaceans, teleost fish and cephalopods. This

result was consistent with other studies carried out on subantarctic skate diets such as *B. albomaculata*, *B. brachyrops* and *B. griseocauda* (Brickle et al., 2003). This ontogenetic variation could be explained by an improved ability to capture larger-sized prey with increased size of the jaw and swimming speed, or changes in habitat and prey availability (Belleggia et al., 2008; Blanco-Parra et al., 2012; Munroe et al., 2022; Orlov, 2003). The latter explanation is unlikely, since immature and mature *B. irrasa* were found in similar habitats. Apart from the predator size, another explanation could be changes in energetic and physiological needs associated to the cost of sexual maturity, with fishes having a higher energy density than crustaceans and annelids (Munroe et al., 2022; Schaafsma et al., 2018). Such variation in diet composition is typically associated with variation in trophic position, with small individuals preying on crustaceans considered as secondary consumers, whereas larger individuals preying on fish and cephalopods being tertiary consumers (Belleggia et al., 2008). Immature and mature *B. irrasa* showed different $\delta^{13}\text{C}$ values, thus indicating varying sources of primary production such as benthic/pelagic trophic chains. They would therefore be part of two different trophic chains. In contrast, SIA showed no difference in $\delta^{13}\text{C}$ values for *B. eatonii*, thus allowing a direct comparison of the $\delta^{15}\text{N}$ values of immature and mature skates that suggested an ontogenetic shift with a higher position of mature individuals. However, the small number of immature *B. eatonii* highlights the need to collect additional immature specimens, especially outside the fishing area (particularly on the Plateau <500 m) where they live.

4.3. Skates in the kerguelen marine food web

Our results supported the hypothesis that skates should be considered as top predators (Barbini et al., 2018; Brown-Vuillemin et al., 2020; Ebert and Bizzarro, 2007). Adult individuals of *Bathyraxa* species found on the slopes of the Kerguelen Plateau have similar diets to other benthic predators such as the Patagonian toothfish. They also share some prey items with seabirds around Kerguelen Islands, such as fish (Nototheniidae, Myctophidae), cephalopods (*Moroteuthopsis longimana*, *G. antarcticus*, *Slosarczykovia circumantarctica*), shrimps, isopods and annelids (Delord et al., 2010; Lescoërl et al., 2004). Despite the lack of detailed studies on the diet of Patagonian toothfish over the Kerguelen Plateau, studies from elsewhere in the Southern Ocean indicated the species fed on high proportions of meso- and bathy-pelagic fish such as myctophids (including *Gymnoscopelus* spp.), and morids and macro-urids, cephalopods (including *G. antarcticus*), crustaceans and polychaetes (Duhamel, 1987; Goldsworthy et al., 2001; Troccoli et al., 2020). When comparing their stable isotopes values, skates showed lower mean trophic position ($\delta^{15}\text{N}_{\text{B. eatonii}} = 11.1\text{‰}$ and $\delta^{15}\text{N}_{\text{B. irrasa}} = 12.3\text{‰}$) than toothfish ($\delta^{15}\text{N}_{\text{D. eleginoides}} > 14.0\text{‰}$) (Cherel et al., 2017). However, comparing isotopic niches requires caution, because retention of urea in the body tissue of elasmobranchs may complicate interpretations of stable isotope values. Since urea is enriched in ^{14}N compared to proteins, $\delta^{15}\text{N}$ values of skates and sharks tend to be lower than those of bony fishes, which can result in an underestimation of their trophic position (Carlisle et al., 2017; Kim and Koch, 2012). Some skates were found in Patagonian toothfish diet, suggesting that skates and toothfish could have predator-prey interactions within an exploited ecosystem (Duhamel, 1987). Thus, a decline in the abundance of one of these predator species through overfishing could trigger an increase in the abundance of the other species through the related release of competition (Barbini and Lucifora, 2012; Brown et al., 2012). Because little is known about trophic interactions resulting from the effects of fishing on skates, dietary composition and trophic information of these bycatch species are essential to understand their role in the ecosystem in order to forecast the possible ecosystem-level effects of fisheries on species composition and diversity (Bizzarro et al., 2007; Brown et al., 2012; Stevens et al., 2000; Subramaniam et al., 2020, 2022). The results of this study support the growing body of knowledge that indicates that crustaceans, cephalopods and myctophids are important prey items for

marine predators in the Southern Ocean, particularly over the Kerguelen Plateau that sustains a high diversity of predators in a wide range of habitats (Cherel, 2020; Doubleday et al., 2016; Hulley and Duhamel, 2011; Jackson et al., 1998; Yang et al., 2022).

4.4. Catchability and implications for skate bycatch reduction

Relative vulnerability to fishing can be assessed through various parameters related to diet (e.g. feeding strategy), as well as the extent to which skates may be attracted to fishing gear, all of which impact catchability. Because no evidence of bites on prey were found in the diet composition analysis, we assumed that both skate species used suction to capture their prey whole. In addition, both species were found to display partially or fully benthic feeding strategies making them susceptible to longline gear. Our results are thus useful in informing technical improvements to fishing gear, such as on longlines, which would reduce skate catchability (Afonso et al., 2011). Floating snoods enable the hook to float above the sea floor instead of being laid on it, and consequently can allow skates to avoid longlines while foraging on the substrate, as the fully-benthic *B. irrassa*.

In addition, we sometimes found more than one bait in stomach contents, suggesting that skates could forage on baits without being captured systematically. Furthermore, *Antimora rostrata* and *Macrourus* sp., which are the most common teleost fish bycatch in the toothfish fishery, also occurred in the diet of skates, suggesting that they could feed on bycaught fish during the soaking time of the line (Barnett et al., 2013; Duhamel et al., 2005). Although *Dissostichus eleginoides* was absent from the diet of both skate species, such interactions with fishing lines would increase skate catchability in the fishery (Georgeson et al., 2020; Stobutzki et al., 2001).

5. Conclusion

This study provides a comprehensive analysis of the feeding habits of

Bathyrāja eatonii and *B. irrassa* over the Kerguelen Plateau. As top predators and among the 10 most abundant demersal fish species there (Duhamel et al., 2019), significant changes in skate population dynamics due to fishing mortality could influence the structure of the food web. Our results will contribute to ecosystem models being developed in the region by increasing our understanding of deep-sea food webs and predator-prey interactions over the Kerguelen Plateau (Clavereau et al., 2020; Subramaniam et al., 2022). Interspecific differences in diet may be the consequence of competition between these generalist species, but may also reflect differences in the abundance of prey by depth. These disparities in feeding ecology emphasize the importance of considering species separately for conservation programs when designing solutions to reduce catch rates or catchability. Possible competition and niche overlap between skates and toothfish also stress the importance of fully describing toothfish diets over the Kerguelen Plateau, and quantifying skate bycatch mortality to be able to predict its ecosystem impacts.

Funding

This work was financially supported by Terres australes et antarctiques françaises and the Fondation d'entreprises des mers australes.

Table A.1

Primers used for the amplification and sequencing of the COI gene.

Primers	Sequences (5'-3')	References
TelF1	TCGACT AATCAYAAAGAYATYGGCAC	Dettai et al. (2011)
TelR1	ACTTCTGGGTGNCC AAARAATCARAA	Dettai et al. (2011)
FishF1	TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC	Ward et al. (2005)
FishR1	TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA	Ward et al. (2005)
mICOIntF1	GGWACWGGWTGAACWGTWTAYCCYCC	Leray et al. (2013)
DgHCO2198	TAAACTTCAGGGTGACCAARAAYCA	Leray et al. (2013)

Table A.2

Frequency of occurrence and numbers of incidentally ingested prey items (including secondary prey items, indicated by an asterisk (*)) identified from stomach contents for all 90 samples of *Bathyrāja eatonii* pooled and 91 samples of *B. irrassa* pooled.

	Bathyrāja eatonii								Bathyrāja irrassa							
	Immature (M = 1, F = 3)				Mature (M = 25, F = 61)				Immature (M = 24, F = 22)				Mature (M = 18, F = 27)			
	Occurrence		Number		Occurrence		Number		Occurrence		Number		Occurrence		Number	
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
CRUSTACEANS																
<i>Amphipoda</i>																
Gammaridea spp.*	–	–	–	–	1	1,14	1	0,39	12	26,09	29	4,49	2	4,44	2	0,96
Themisto gaudichaudii*	–	–	–	–	4	4,55	6	2,36	–	–	–	–	–	–	–	–
Unidentified Amphipoda*	–	–	–	–	1	1,14	1	0,39	2	4,35	5	0,77	–	–	–	–
<i>Copepoda</i>																
Paraeuchaeta sp.*	–	–	–	–	–	–	–	–	2	4,35	2	0,31	–	–	–	–
Unidentified Pennellidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2,22	1	0,48
<i>Euphausiacea</i>																
Euphausia triacantha*	–	–	–	–	9	10,23	13	5,12	2	4,35	3	0,46	3	6,67	3	1,44
Euphausia vallentini*	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2,17	1	0,15	–	–	–	–
Euphausia sp.*	–	–	–	–	6	2,82	6	2,36	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Isopoda</i>																
Unidentified Flabellifera	–	–	–	–	2	2,27	2	0,79	4	8,70	4	0,62	1	2,22	1	0,48
Unidentified Gnathiidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2,22	1	0,48
<i>Mysida</i>																
Unidentified Mysidacea * \	–	–	–	–	10	11,36	16	6,30	5	10,87	5	0,77	1	2,22	1	0,48

Declaration of competing interest

The authors declare the following financial interests/personal relationships which may be considered as potential competing interests: Johanna Faure reports financial support was provided by Fondation d'Entreprises des Mers Australes.

Data availability

Data will be made available on request.

Acknowledgements

We thank Marc Leménager and Julie Caquelard for collecting skate stomachs and tissues and the many people who helped in sampling and handling skates, including fishery observers and crew members of the fishing vessels *Ile de la Réunion II* and *Cap Kersaint*. We also thank the shipowners, COMATA and CAP BOURBON, for supporting this work and the staff of the Administration of the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), including Simon Fournier, Mathilde Guene and Magalie Laporte for their help with technical coordination, the operational setup and for the quick delivery of frozen samples from La Réunion Island to Paris, France. We are grateful to Dr. Aude Bourgeois and the staff of La Ménagerie du Jardin des Plantes for their help with frozen storage during analysis. We also thank Jilda Caccavo for proof-reading the manuscript and the reviewers for their insightful comments.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2023.103980>.

References

- Afonso, A.S., Hazin, F.H.V., Carvalho, F., Pacheco, J.C., Hazin, H., Kerstetter, D.W., Murie, D., Burgess, G.H., 2011. Fishing gear modifications to reduce elasmobranch mortality in pelagic and bottom longline fisheries off Northeast Brazil. *Fish. Res.* 108, 336–343. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.01.007>.
- Altschul, S.F., Gish, W., Miller, W., Myers, E.W., Lipman, D.J., 1990. Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol.* 403–410.
- Barbini, S.A., Lucifora, L.O., 2012. Ontogenetic diet shifts and food partitioning between two small sympatric skates (Chondrichthyes, Rajidae) in the Southwestern Atlantic. *Mar. Freshw. Res.* 63, 905. <https://doi.org/10.1071/MF12131>.
- Barbini, S.A., Sabadin, D.E., Lucifora, L.O., 2018. Comparative analysis of feeding habits and dietary niche breadth in skates: the importance of body size, snout length, and depth. *Rev. Fish Biol. Fish.* 28, 625–636. <https://doi.org/10.1007/s11160-018-9522-5>.
- Barbini, S.A., Lucifora, L.O., Sabadin, D.E., Figueroa, D.E., 2020. Ecological specialization is associated with high conservation concern in skates (Chondrichthyes, Rajiformes). *Anim. Conserv.* 23, 222–228. <https://doi.org/10.1111/acv.12531>.
- Barnett, L.A.K., Winton, M.V., Ainsley, S.M., Cailliet, G.M., Ebert, D.A., 2013. Comparative demography of skates: life-history correlates of productivity and implications for management. *PLoS One* 8, e65000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065000>.
- Barriá, C., Navarro, J., Coll, M., 2018a. Feeding habits of four sympatric sharks in two deep-water fishery areas of the western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res. Part A Oceanogr. Res. Pap.* 142, 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.09.010>.
- Barriá, C., Navarro, J., Coll, M., 2018b. Feeding habits of four sympatric sharks in two deep-water fishery areas of the western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res. Part A Oceanogr. Res. Pap.* 142, 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.09.010>.
- Belleggia, M., Mabragaña, E., Figueroa, D.E., Scenna, L.B., Barbini, S.A., Astarloa, J.M.D. de, 2008. Food habits of the broad nose skate, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. *Sci. Mar.* 72, 701–710. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n4701>.
- Benson, D.A., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D.J., Ostell, J., Wheeler, D.L., 2005. GenBank. *Nucleic Acids Res.* 33, D34–D38. <https://doi.org/10.1093/nar/gki063>.
- Bizzarro, J., Robinson, H., Rinewalt, C., Ebert, D., 2007. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species (*Bathyraja* and *Raja* spp.) off central California. *U.S.A. Environ. Biol. Fishes* 80, 197–220.
- Blanco-Parra, M.-P., Galván-Magaña, F., Márquez-Farías, J.F., Niño-Torres, C.A., 2012. Feeding ecology and trophic level of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, inferred from stable isotopes and stomach contents analysis. *Environ. Biol. Fish.* 95, 65–77. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9862-7>.
- Bodin, N., Le Loc'h, F., Hily, C., 2007. Effect of lipid removal on carbon and nitrogen stable isotope ratios in crustacean tissues. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 341, 168–175. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.09.008>.
- Boltovskoy, D., 1999. South Atlantic Zooplankton.
- Boyle, M.D., Ebert, D.A., Cailliet, G.M., 2012. Stable-isotope analysis of a deep-sea benthic-fish assemblage: evidence of an enriched benthic food web. *J. Fish. Biol.* 80, 1485–1507. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03243.x>.
- Brander, K., 1981. Disappearance of common skate *Raja batia* from Irish Sea. *Nature* 290, 48–49. <https://doi.org/10.1038/290048a0>.
- Brickle, P., Laptikhovsky, V., Pompert, J., Bishop, A., 2003. Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajid species on the Falkland Islands' shelf. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 83, 1119–1125. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008373h>.
- Brown, S.C., Bizzarro, J.J., Cailliet, G.M., Ebert, D.A., 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environ. Biol. Fish.* 95, 3–20. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9959-z>.
- Brown-Vuillemin, S., Barreau, T., Caraguel, J.-M., Iglésias, S.P., 2020. Trophic ecology and ontogenetic diet shift of the blue skate (*Dipturus cf. flossada*). *J. Fish. Biol.* 97, 515–526. <https://doi.org/10.1111/jfb.14407>.
- Cailliet, G.M., Musick, J.A., Simpfendorfer, C.A., Stevens, J.D., 2005. Ecology and life history characteristics of chondrichthyan fish. In: Fowler, S.L., Cavanagh, R.D., Camhi, M., Burgess, G.H., Cailliet, G.M., Fordham, S.V., Simpfendorfer, C.A., Musick, J.A. (Eds.), *Sharks, Rays and Chimaeras: the Status of the Chondrichthyan Fishes*.
- Carlisle, A.B., Litvin, S.Y., Madigan, D.J., Lyons, K., Bigman, J.S., Ibarra, M., Bizzarro, J. J., 2017. Interactive effects of urea and lipid content confound stable isotope analysis in elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74, 419–428. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0584>.
- CCAMLR Secretariat, 2014. Review of Skate (Rajiformes) By-Catch in CCAMLR Toothfish Fisheries (WG-FSA-14/12). CCAMLR, Hobart, Australia.
- CCAMLR Secretariat, 2022. Fishery Report 2021: *Dissostichus Eleginoides* at Kerguelen Islands French EEZ (Division 58.5.1) 11.
- Cherel, Y., 2020. A review of Southern Ocean squids using nets and beaks. *Mar. Biodivers.* 50, 98. <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01113-4>.
- Cherel, Y., Hobson, K.A., 2005. Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 1601–1607. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3115>.
- Cherel, Y., Hobson, K., 2007. Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 329, 281–287. <https://doi.org/10.3354/meps329281>.
- Cherel, Y., Weimerskirch, H., Trouvé, C., Bost, C., 2000. Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207, 183–199. <https://doi.org/10.3354/meps207183>.
- Cherel, Y., Xavier, J., de Grissac, S., Trouvé, C., Weimerskirch, H., 2017. Feeding ecology, isotopic niche, and ingestion of fishery-related items of the wandering albatross *Diomedea exulans* at Kerguelen and Crozet Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 565, 197–215. <https://doi.org/10.3354/meps11994>.
- Clavereau, L., Marzloff, M.P., Trenkel, V.M., Bulman, C.M., Gourguet, S., Le Gallic, B., Hervann, P.-Y., Péron, C., Gasco, N., Faure, J., Tixier, P., 2020. Comparison of approaches for incorporating depredation on fisheries catches into Ecomath. *ICES J. Mar. Sci.* 77, 3153–3167. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa219>.
- Cortés, E., 1997. A Critical Review of Methods of Studying Fish Feeding Based on Analysis of Stomach Contents: Application to Elasmobranch Fishes, vol. 54, p. 13.
- Cortés, E., 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J. Mar. Sci.* 56, 707–717. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0489>.
- Cotté, C., Ariza, A., Berne, A., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Espinasse, B., Hunt, B.P.V., Pakhomov, E.A., Henschke, N., Péron, C., Conchon, A., Koedooder, C., Izard, L., Cherel, Y., 2022. Macrozooplankton and micronekton diversity and associated carbon vertical patterns and fluxes under distinct productive conditions around the Kerguelen Islands. *J. Mar. Syst.* 226, 103650. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103650>.
- Crook, K.A., Barnett, A., Sheaves, M., Abrantes, K., 2019. Effects of lipid and urea extraction on stable isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of two batoids: a call for more species-specific investigations. *Limnol. Oceanogr. Methods* 17, 565–574. <https://doi.org/10.1002/lom3.10333>.
- Cyrino, J.E.P., Bureau, D.P., Kapoor, B.G., 2008. *Feeding and Digestive Functions in Fishes*. CRC Press.
- Davidson, L.N.K., Krawchuk, M.A., Dulvy, N.K., 2016. Why have global shark and ray landings declined: improved management or overfishing? *Fish. Fish.* 17, 438–458. <https://doi.org/10.1111/faf.12119>.
- Delord, K., Cotté, C., Péron, C., Marteau, C., Pruvost, P., Gasco, N., Duhamel, G., Cherel, Y., Weimerskirch, H., 2010. At-sea distribution and diet of an endangered top predator: relationship between white-chinned petrels and commercial longline fisheries. *Endanger. Species Res.* 13, 1–16. <https://doi.org/10.3354/esr00309>.
- Detai, A., Lautredou, A.-C., Bonillo, C., Goimault, E., Busson, F., Causse, R., Couloux, A., Cruaud, C., Duhamel, G., Denys, G., Hauteceur, M., Iglesias, S., Koubbi, P., Lecointre, G., Moteki, M., Pruvost, P., Tercerie, S., Ozouf, C., 2011. The actinopterygian diversity of the CEAMARC cruises: barcoding and molecular taxonomy as a multi-level tool for new findings. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 58, 250–263. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.05.021>.
- Doubleday, Z.A., Prowse, T.A.A., Arkhipkin, A., Pierce, G.J., Semmens, J., Steer, M., Loporati, S.C., Lourenço, S., Quetglas, A., Sauer, W., Gillanders, B.M., 2016. Global

- proliferation of cephalopods. *Curr. Biol.* 26, R406–R407. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.002>.
- Drazen, J., Sutton, T., 2016. Dining in the deep: the feeding ecology of deep-sea fishes. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 9. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010816-060543>.
- Duhamel, G., 1987. *Ichtyofaune des secteurs indien Occidental et atlantique oriental de l'océan Austral : biogéographie, cycles biologiques et dynamique des populations*, vol. 6. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Duhamel, G., Gasco, N., Davaine, P., 2005. *Poisson des Iles Kerguelen et Crozet. Guide régional de l'océan Austral*, Muséum national d'Histoire naturelle. Patrimoines Naturels, Paris.
- Duhamel, G., Péron, C., Sinègre, R., Chazeau, C., Gasco, N., Hauteceur, M., Martin, A., Durand, I., Causse, R., 2019. Important readjustments in the biomass and distribution of groundfish species in the northern part of the Kerguelen Plateau and Skiff Bank. *CCAMLR Sci. Proc. Second Symp. Kerguelen Plateau* 50.
- Dulvy, N.K., Reynolds, J.D., 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conserv. Biol.* 16, 440–450. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00416.x>.
- Dulvy, N.K., Fowler, S.L., Musick, J.A., Cavanagh, R.D., Kyne, P.M., Harrison, L.R., Carlson, J.K., Davidson, L.N., Fordham, S.V., Francis, M.P., Pollock, C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno, L.J., Ebert, D.A., Gibson, C., Heupel, M.R., Livingstone, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Valenti, S., White, W.T., 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *Elife* 3, e00590. <https://doi.org/10.7554/eLife.00590>.
- Ebert, D., Bizzarro, J., 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: rajiformes: Rajoidei). *Environ. Biol. Fish.* 80, 221–237. <https://doi.org/10.1007/s10641-007-9227-4>.
- Field, I.C., Meekan, M.G., Buckworth, R.C., Bradshaw, C.J.A., 2009. Chapter 4 susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. In: *Advances in Marine Biology*. Elsevier, pp. 275–363. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(09\)56004-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(09)56004-X).
- Gallagher, A.J., Hammerschlag, N., Cooke, S.J., Costa, D.P., Irschick, D.J., 2015. Evolutionary theory as a tool for predicting extinction risk. *Trends Ecol. Evol.* 30, 61–65. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.12.001>.
- Gasco, N., 2011. Contributions to marine science by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen. In: Duhamel, G., Welsford, D. (Eds.), *The Kerguelen Plateau: Marine Ecosystem and Fisheries*, pp. 93–98. Paris.
- Gaskett, A.C., Bulman, C., He, X., Goldworthy, S.D., 2001. Diet composition and guild structure of mesopelagic and bathypelagic fishes near Macquarie Island, Australia. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 35, 469–476. <https://doi.org/10.1080/00288330.2001.9517016>.
- Georgeson, L., Rigby, C.L., Emery, T.J., Fuller, M., Hartog, J., Williams, A.J., Hobday, A. J., Duffy, C.A.J., Simpfendorfer, C.A., Okuda, T., Stobutzki, I.C., Nicol, S.J., 2020. Ecological risks of demersal fishing on deepwater chondrichthyan populations in the Southern Indian and South Pacific Oceans. *ICES J. Mar. Sci.* 77, 1711–1727. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa019>.
- Goldworthy, S., He, X., Tuck, G., Lewis, M., Williams, R., 2001. Trophic interactions between the Patagonian toothfish, its fishery, and seals and seabirds around Macquarie Island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 218, 283–302. <https://doi.org/10.3354/meps218283>.
- Hulley, P.A., Duhamel, G., 2011. Aspects of lanternfish distribution in the Kerguelen Plateau region. *Kerguelen Plateau Mar. Ecosyst. Fish.* 183–195.
- Hunt, B.P.V., Swadlow, K.M., 2021. Macrozooplankton and micronekton community structure and diel vertical migration in the heard island region, central Kerguelen Plateau. *J. Mar. Syst.* 221, 103575. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103575>.
- Hussey, N.E., Olin, J.A., Kinney, M.J., McMeans, B.C., Fisk, A.T., 2012. Lipid extraction effects on stable isotope values ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) of elasmobranch muscle tissue. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 434, 7–15. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.07.012>.
- Jackson, G., McKinnon, J., Lalas, C., Arder, R., Buxton, N., 1998. Food spectrum of the deepwater squid *Moroteuthis ingens* (Cephalopoda: onychoteuthidae) in New Zealand waters. *Polar Biol.* 20, 65–65. <https://doi.org/10.1007/s003000050276>.
- Kassambara, A., 2021. *Rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests*.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., Drummond, A., 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28, 1647–1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>.
- Kim, S.L., Koch, P.L., 2012. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environ. Biol. Fish.* 95, 53–63. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9860-9>.
- Koen Alonso, M., 2001. Food habits of *Dipturus chilensis* (pisces: rajidae) off patagonia, Argentina. *ICES J. Mar. Sci.* 58, 288–297. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.1010>.
- Leray, M., Yang, J.Y., Meyer, C.P., Mills, S.C., Agudelo, N., Ranwez, V., Boehm, J.T., Machida, R.J., 2013. A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. *Front. Zool.* 10, 34. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-34>.
- Lescroët, A., Ridoux, V., Bost, C.A., 2004. Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands. *Polar Biol.* 27, 206–216. <https://doi.org/10.1007/s00300-003-0571-3>.
- Main, C.E., Collins, M.A., 2011. Diet of the antarctic starry skate *Amblyraja georgiana* (rajidae, chondrichthyes) at south Georgia (Southern Ocean). *Polar Biol.* 34, 389–396. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0894-9>.
- Matich, P., Heithaus, M.R., Layman, C.A., 2011. Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *J. Anim. Ecol.* 80, 294–305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01753.x>.
- Munroe, S., Meyer, L., Heithaus, M.R., 2022. Elasmobranch foraging strategies and tactics. In: Carrier, J.C., Simpfendorfer, C.A., Heithaus, M.R., Yopak, K.E. (Eds.), *Biology of Sharks and Their Relatives*, p. 822.
- Navia, A.F., Mejía-Falla, P.A., Giraldo, A., 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecol.* 7, 8. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-7-8>.
- Nowara, G.B., Burch, P., Gasco, N., Welsford, D.C., Lamb, T.D., Chazeau, C., Duhamel, G., Pruvost, P., Wotherspoon, S., Candy, S.G., 2017. Distribution and abundance of skates (*Bathyraja* spp.) on the Kerguelen Plateau through the lens of the toothfish fisheries. *Fish. Res.* 186, 65–81. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.07.022>.
- Oksanen, J., Guillaume Blanchet, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H., 2020. *Vegan: Community Ecology Package*.
- Oliver, S., Braccini, M., Newman, S.J., Harvey, E.S., 2015. Global patterns in the bycatch of sharks and rays. *Mar. Pol.* 54, 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2014.12.017>.
- Orlov, A.M., 2003. Diets, feeding habits, and trophic relations of six deep-benthic skates. *Rajidae* in the western Bering Sea 7, 16.
- Pikitch, E.K., Santora, C., Babcock, E.A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E.D., Link, J., Livingston, P.A., Mangel, M., McAllister, M.K., Pope, J., Sainsbury, K.J., 2004. Ecosystem-based fishery management. *Science* 305, 346–347. <https://doi.org/10.1126/science.1098222>.
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., Montaña, C.G., 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152, 179–189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>.
- R Core Team, 2021. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ratnasingham, S., Hebert, P.D.N., 2007. Bold: the barcode of life data system. *Mol. Ecol. Notes* 7, 355–364. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x>.
- Schaafsma, F.L., Cherel, Y., Flores, H., van Franeker, J.A., Lea, M.-A., Raymond, B., van de Putte, A.P., 2018. Review: the energetic value of zooplankton and nekton species of the Southern Ocean. *Mar. Biol.* 165. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3386-z>.
- Somerfield, P.J., Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2021. Analysis of similarities (ANOSIM) for 2-way layouts using a generalised ANOSIM statistic, with comparative notes on Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Austral. Ecol.* 46, 911–926. <https://doi.org/10.1111/aec.13059>.
- Soykan, C., Moore, J., Zydels, R., Crowder, L., Safina, C., Lewison, R., 2008. Why study bycatch? An introduction to the Theme Section on fisheries bycatch. *Endanger. Species Res.* 5, 91–102. <https://doi.org/10.3354/esr00175>.
- Stehmann, M., Bürkel, D., 1990. *Rajidae*. In: Gon, O., Heemstra, P.C. (Eds.), *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown, South Africa, pp. 86–97.
- Stevens, J., Bonfil, R., Dulvy, N.K., Walker, P.A., 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyan), and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 476–494. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0724>.
- Stobutzki, I., Miller, M., Brewer, D., 2001. Sustainability of fishery bycatch: a process for assessing highly diverse and numerous bycatch. *Environ. Conserv.* 28, 167–181. <https://doi.org/10.1017/S0376892901000170>.
- Subramaniam, R.C., Melbourne-Thomas, J., Corney, S.P., Alexander, K., Péron, C., Ziegler, P., Swadlow, K.M., 2020. Time-dynamic food web modeling to explore environmental drivers of ecosystem change on the Kerguelen Plateau. *Front. Mar. Sci.* 7.
- Subramaniam, R.C., Corney, S.P., Melbourne-Thomas, J., Péron, C., Ziegler, P., Swadlow, K.M., 2022. Spatially explicit food web modelling to consider fisheries impacts and ecosystem representation within Marine Protected Areas on the Kerguelen Plateau. *ICES J. Mar. Sci.* 79, 1327–1339. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac056>.
- TAAf, 2019. Arrêté n°2019-59 du 2 juillet 2019 sur le Plan de gestion 2019-2025 de la pêche de la légine Australe *Dissostichus eleginoides* dans les zones économiques exclusives des îles Kerguelen et de l'archipel de Crozet. In: *Journal officiel des Terres australes et antarctiques françaises*, vol. 83, p. 9.
- Trocchi, G.H., Aguilar, E., Martínez, P.A., Belleggia, M., 2020. The diet of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*, a deep-sea top predator off Southwest Atlantic Ocean. *Polar Biol.* 43, 1595–1604. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02730-2>.
- Tschopp, A., Cristiani, F., García, N.A., Crespo, E.A., Coscarella, M.A., 2020. Trophic niche partitioning of five skate species of genus *Bathyraja* in northern and central Patagonia, Argentina. *J. Fish. Biol.* 97, 656–667. <https://doi.org/10.1111/jfb.14416>.
- Valls, M., Quetglas, A., Ordines, F., Moranta, J., 2011. Feeding ecology of demersal elasmobranchs from the shelf and slope off the Balearic Sea (western Mediterranean). *Sci. Mar.* 75, 633–639.
- Ward, R.D., Zemlak, T.S., Innes, B.H., Last, P.R., Hebert, P.D.N., 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360, 1847–1857. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>.
- Wetherbee, B.M., Cortés, E., 2004. Food consumption and feeding habits. In: Carrier, J. C., Musick, J.A., Heithaus, M. (Eds.), *Biology of Sharks and Their Relatives*, pp. 225–246. Boca Raton, Fla.
- Williams, R., McDowd, A., 1990. *A Guide to the Fish Otoliths from Waters off the Australian Antarctic Territory*. Kingston (Australia) Antarctic Div.
- Worm, B., Davis, B., Kettner, L., Ward-Paige, C.A., Chapman, D., Heithaus, M.R., Kessel, S.T., Gruber, S.H., 2013. Global catches, exploitation rates, and rebuilding

- options for sharks. *Mar. Pol.* 40, 194–204. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2012.12.034>.
- Xavier, J., Cherel, Y., 2021. *Cephalopod Beak Guide for the Southern Ocean : an Update on Taxonomy*, British Antarctic Survey (Cambridge).
- Yang, G., Atkinson, A., Pakhomov, E.A., Hill, S.L., Racault, M.-F., 2022. Massive circumpolar biomass of Southern Ocean zooplankton: implications for food web structure, carbon export, and marine spatial planning. *Limnol. Oceanogr.* n/a. <https://doi.org/10.1002/lno.12219>.
- Ziegler, P.E., Burch, P., Peron, C., Welsford, D.C., Farmer, B.M., Yates, P.M., Potts, J.M., Woodcock, E.J., Barnes, T.C., Duhamel, G., Gardner, C., 2021. *Development of Robust Assessment Methods and Harvest Strategies for Spatially Complex, Multi-Jurisdictional Toothfish Fisheries in the Southern Ocean - Final Report*.

Annexe 5 :

Faure, J. Spatial modelling of Whiteleg skate (*Amblyraja taaf*) population in the Crozet French economic exclusive zone.

Spatial modelling of whiteleg skate (*Amblyraja taaf*) population in the Crozet French economic exclusive zone.

Material and methods

Data collection

Biological data were collected during commercial fishing conducted by French vessels in Crozet EEZ. Longline fishing occurs between 500 and 2000 m deep (Figure 1). Biological data were collected by fishery observers under the French Southern Ocean Fishery Observer Program (Gasco, 2011).

Biological sampling included species identification, measurements (total length and wingspan), sex and maturity stage determinations. Sampling of skates is recommended but not mandatory. Maturity stage assessment was based on external examination of males and internal examination of the gonads for females. The 3-stages maturity scale recommended for CCAMLR fisheries was used classifying individuals as ‘immature’, ‘maturing’ or ‘mature’ (CCAMLR, 2011). Locations, date and depths were recorded for each haul and we estimated mid-haul location as the mid-point between the start and the end of a haul. Observer data collection started since the beginning of the exploitation in 1998 with one fishery observer onboard each vessel (Gasco, 2011). However, before 2006, the reliability of bycatch data (including skates) was not sufficient, we hence used data from 2006 to 2022.

Haul locations were checked for errors and corrected when possible. French data were extracted from the ‘Pecheker’ database (Martin et al., 2021). The GEBCO 2014 topographic dataset (http://www.gebco.net/data_and_products/gridded_bathymetry_data/) was used for model predictions.

All data manipulation was performed using the R software v4.3.0 (R Core Team, 2023).

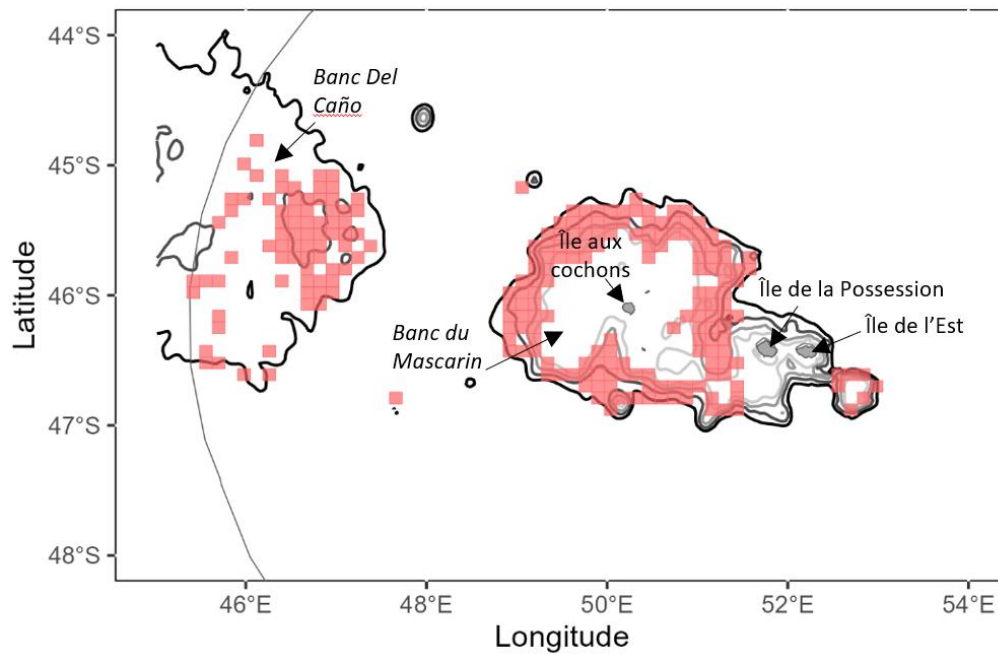


Figure 1. Distribution of biological sampling of *Amblyraja taaf* in Crozet. French EEZ is delineated by grey line. Isobaths appear in grey shades (500, 1000, 1500 and 2000 m). Commercial fishing is prohibited between 0 and 500m.

Modelling total length and sex ratio spatial distribution

Ontogenetic and sex-specific habitat variations of *A. taaf* within Crozet EEZ were explored using Generalized Additive Models (GAM). We could not model the spatial distribution of skates according to maturity stage due to poor data collection.

Median TL (in cm) was calculated for 74% of haul events where at least 5 measurements were taken for each sex category (n=637 hauls). The sex ratio was estimated as the number of female over the total number of skates sexed (males and females) for 77% of haul events where at least 5 fish were sexed (n=675 hauls). These two metrics were used as response variables in spatially-explicit GAMs, using the *gam()* function in the *mgcv* package (Wood, 2023, 2017).

Predictor variables

Explanatory variables included depth, which is known to be an important factor structuring spatial distribution of skates (Gouraguine et al., 2011; Queiroz et al., 2016) and geographic coordinates (i.e. longitude, latitude).

Variations in the distribution of skates according to year was included as an additional variable to test any inter-annual variations in TL. Fish sex (male, female, unknown) was also included as an explanatory variable in the model for median TL to explore potential effect of sex on size spatial distribution.

Spatio-temporal modelling and model evaluation

Median TL data were modelled assuming a Gamma error distribution and a log link function, whereas models fitted to sex ratio data assumed a binomial error distribution with a logit link function. A comprehensive model was then constructed including all variables in the first instance, with splines fitted to continuous variables (e.g. depth, latitude and longitude). The dimensional basis of the spline (k) was chosen to be large enough to represent the underlying process reasonably well, but small enough to maintain reasonable computational efficiency and avoid over-fitting. We checked the adequacy of k by checking for pattern in the model residuals as recommended in Wood (2006). The most parsimonious model was selected by running models with all possible variable combinations to achieve the model with the minimum value of Akaike's Information Criterion (AIC ; Akaike, 1974). Interactions among covariates were tested individually. The adjusted- r^2 value and deviance explained for each model was considered as an indication of the quality of fit, as well as scrutiny of the distribution of model residuals using the *gam.check()* function.

Model performance was also quantified using cross-validation: the best GAM model was fitted to a random sample (75%) of the haul data and used to predict the median total length or sex ratio of the haul from the remaining 25% of the data. Pearson correlation coefficients were calculated to evaluate model performance. This procedure was repeated 100 times to provide an indicative range of the Pearson correlation coefficients.

The contribution of each explanatory variable to the model (effect plot) was plotted with all other variables held fixed at their representative value (mean value for continuous variables or more frequent value for categorical variables). Mean values of latitude, longitude, depth and year were: 50°E, -46°S, 1280 m deep and 2009. For length analysis, sex was fixed as “males”.

The best GAM models were then used to predict the spatial distribution of skate median TL and sex ratio across Crozet EEZ. The generalization dataset included latitude, longitude and depth. The effect of sex had to be fixed and was set as male for predictions.

Results

Total length distribution

After data formatting, 8981 individuals were considered for total length analysis. Overall, *A. taaf* median TL was estimated at 72.4 cm, ranging from 30 to 115 cm TL (Figure 2).

Model selection by AIC ranking revealed the median total length was best explained by:

$$\text{MedianTL} \sim 1 + s(\text{Depth}, k = 7) + \text{Sex} + s(\text{Longitude}, \text{Latitude}) + \text{Year}$$

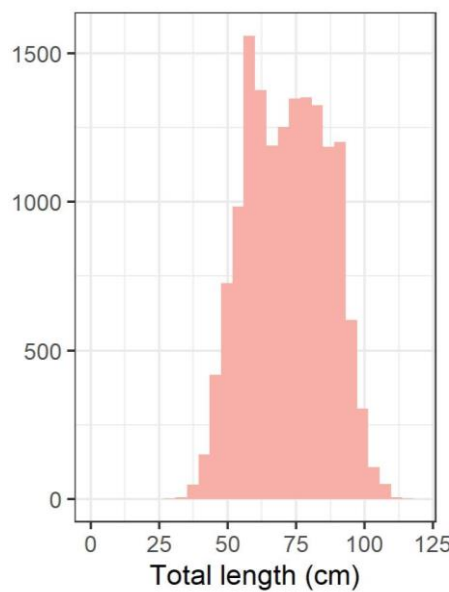


Figure 2. Total length distribution of *A. taaf* in Crozet.

Models provided good fit to the data with 76% of the deviance explained. Cross-validation also indicated a relatively good predictability with Pearson correlation coefficient ranging from 0.81 to 0.92 (n=100) between observed and fitted median total length data. Models parameters are described in Table 1.

Overall, *A. taaf* median TL increased with depth reaching its maximum median size (84.7 cm TL) at 2 000 m deep (Figure 3A). While TL is stable between 500 m and 1 150 m around 60 cm TL, there is a strong increase between 1 200 m and 1 500 m from 63 cm TL to 79 cm TL. Effect of sex was not significant (Figure 3B). Unidentified sex category was characterized by smaller TL (58.7 cm TL) which may reflect difficulties to assess sex category for smallest individuals when claspers are very small. Median TL was found to be stable across time between 66.3 cm TL in 2021 and 71.6 cm TL in 2013 except for 2019 exhibiting particularly low value (61.4 cm TL; Figure 3C). Strong spatial effect indicated that skates were generally larger in the southern part of the fishing area with a hotspot of smaller individuals (< 65 cm TL) on the *Mascarin* bank west of *Île aux cochons* (Figure 3D).

Table 1. Parameters and fit of the GAM model of median total length for *A.taaf*. Note that parametric terms have a t statistic and smooth terms have an F statistic estimates. The model was run on a sample size of 637 hauls.

	<i>df</i>	Estimate	Std. error	t value	Pr(> t)
<i>Parametric terms</i>					
(Intercept)		4,184	0,042	99,569	< 0,0001
Sex: M		0,079	0,009	8,859	< 0,0001
Sex: U		-0,064	0,038	-1,714	0,087
Year: 2007		0,010	0,044	0,221	0,825
Year: 2008		0,035	0,050	0,693	0,489
Year: 2009		0,009	0,044	0,203	0,839
Year: 2010		0,058	0,044	1,312	0,190
Year: 2011		0,026	0,046	0,559	0,576
Year: 2012		0,039	0,045	0,865	0,387
Year: 2013		0,065	0,044	1,466	0,143
Year: 2014		0,042	0,045	0,922	0,657
Year: 2015		0,046	0,047	0,986	0,324
Year: 2016		0,025	0,045	0,560	0,576
Year: 2017		0,004	0,052	0,067	0,946
Year: 2018		0,048	0,046	1,026	0,306
Year: 2019		-0,089	0,048	-1,858	0,064
Year: 2020		0,043	0,048	0,902	0,367
Year: 2021		-0,012	0,045	-0,256	0,798
Year: 2022		0,047	0,045	1,050	0,294
<i>Smooth terms</i>	<i>edf</i>			F	p -Value
s(Depth, k=7)	8			32,236	< 0,0001
s(Lon, Lat)	23			3,107	< 0,0001

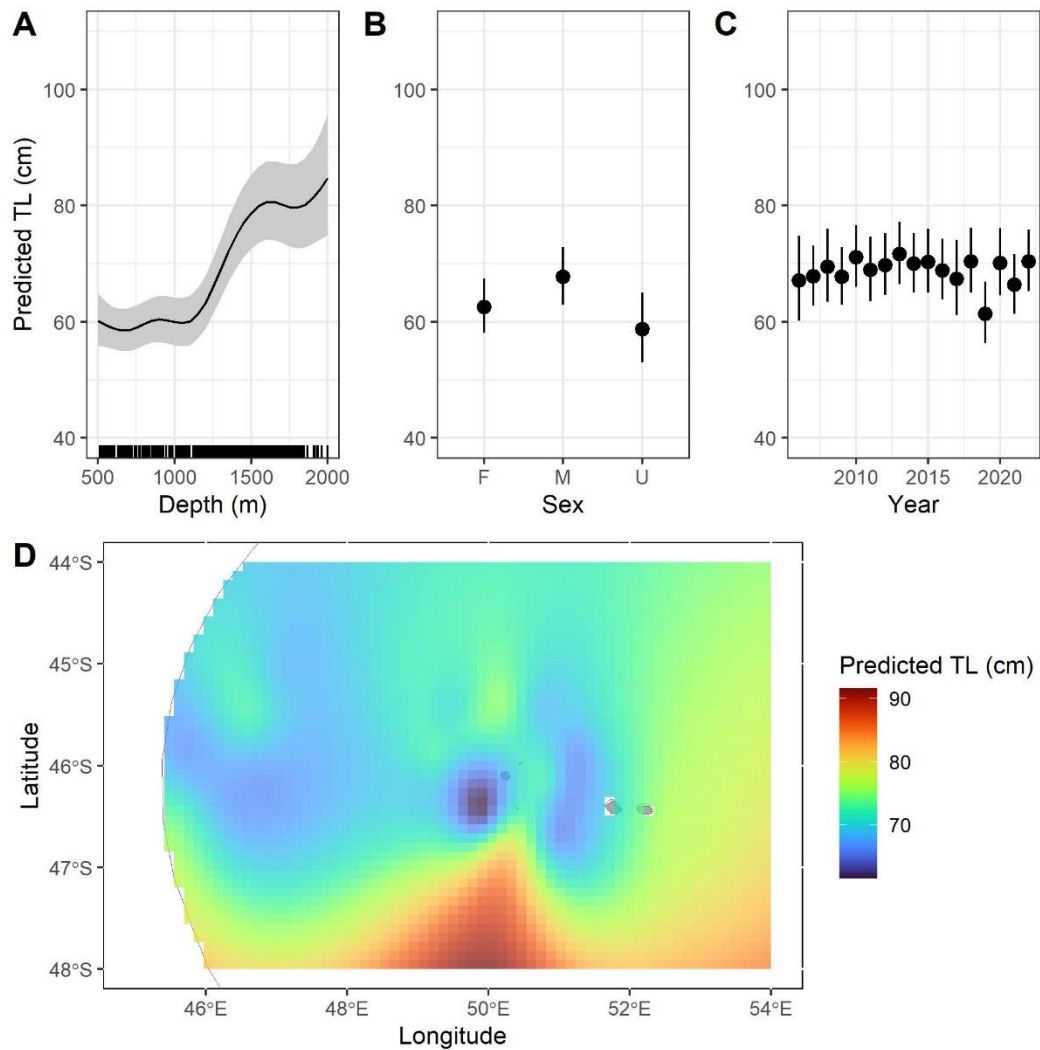


Figure 3. Predictions from the generalized additive model of median total length of *A. taaf*. Plots show the predicted median total length when all other variables were held fixed at their representative values (year as ‘2009’ and sex as ‘Male’). Grey shades and error bars are 95% confidence intervals.

The prediction map of *A. taaf* median TL illustrated the spatial structure of skate populations (Figure 4). Shallower waters around Crozet Archipelago (< 1000 m) hosted smallest skates (< 60 cm TL) while larger individuals (>80 cm TL) are deeper (> 1500 m). On the Del Cano bank, individuals are globally between 70 cm and 80 cm TL.

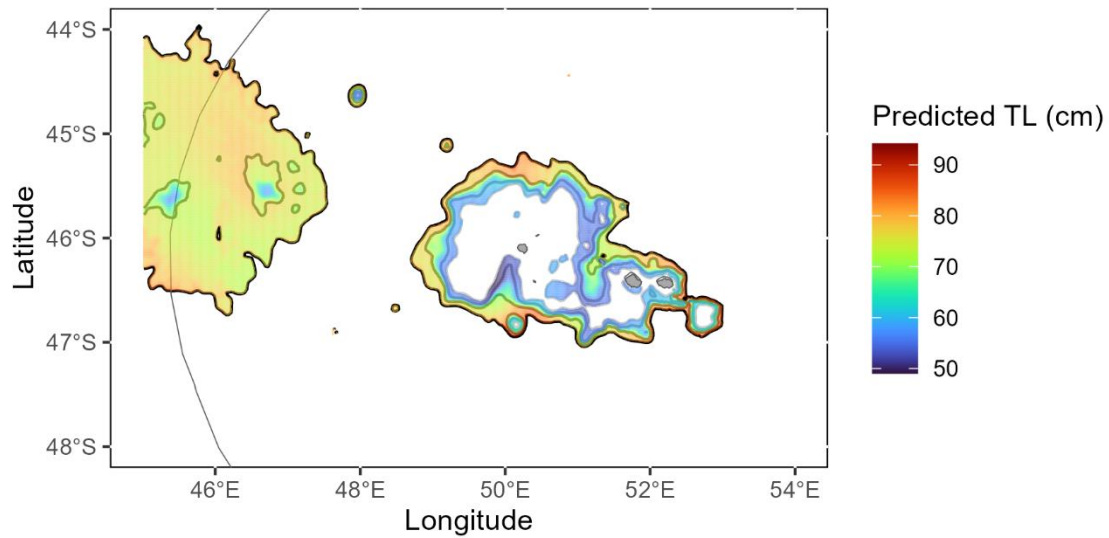


Figure 4. Prediction map of male *A. taaf* median total length when caught on longlines in the Crozet EEZ. Isobaths represented are 500 m, 1000m, 1500m and 2000 m.

Sex ratio distribution

After data formatting, 13 465 individuals were considered for sex ratio analysis, including 5 386 females and 8 079 males (Figure 5).

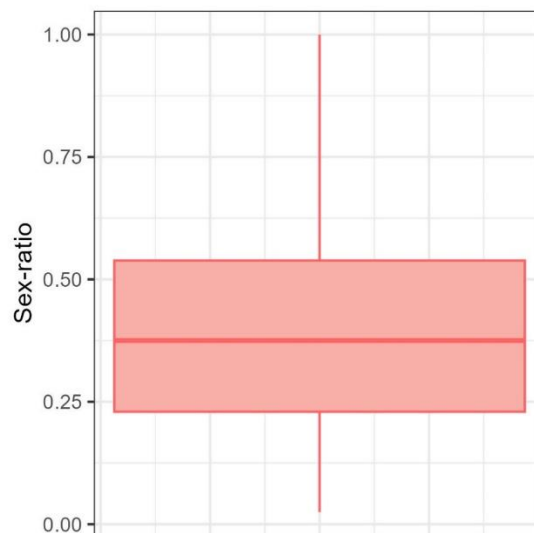


Figure 5. Average sex ratio of *A. taaf* in Crozet EEZ.

Model selection by AIC ranking revealed the median total length was best explained by:

$$\text{Sex ratio} \sim 1 + s(\text{Depth}, k = 7) + s(\text{Longitude}, \text{Latitude})$$

Table 2. Parameters and fit of the GAM model of *A. taaf* sex ratio. Note that parametric terms have a *t* statistic and smooth terms have a Chi. sq. statistic estimates. The model was run on a sample size of 675 hauls.

	<i>df</i>	Estimate	Std. error	<i>z</i> value	Pr(> <i>t</i>)
<i>Parametric terms</i>					
(Intercept)		-0,454	0,086	-5,267	< 0,0001
<i>Smooth terms</i>	<i>edf</i>			<i>Chi. Sq.</i>	<i>p</i> -Value
s(Depth, k=6)	2			5,231	0,064
s(Lon, Lat)	1			0,096	0,347

Models provided poor fit to the data of 6% of the deviance explained. Cross-validation also indicated a relatively good predictability with Pearson correlation coefficient ranging from 0.14 to 0.43 (n=100) between observed and fitted median total length data. Models parameters are described in Table 2.

Overall, *A. taaf* sex ratio was balanced in favor of males and exhibited non-linear relationship with depth (Figure 6A). Sex ratio was 0.5 at 500 m and reached 0.35 at 1 400 m deep before increasing beyond. Spatial effect was not significant across the fishing area (Figure 6B).

The prediction map of *A. taaf* sex ratio illustrated slight spatial structure of skate populations (Figure 7).

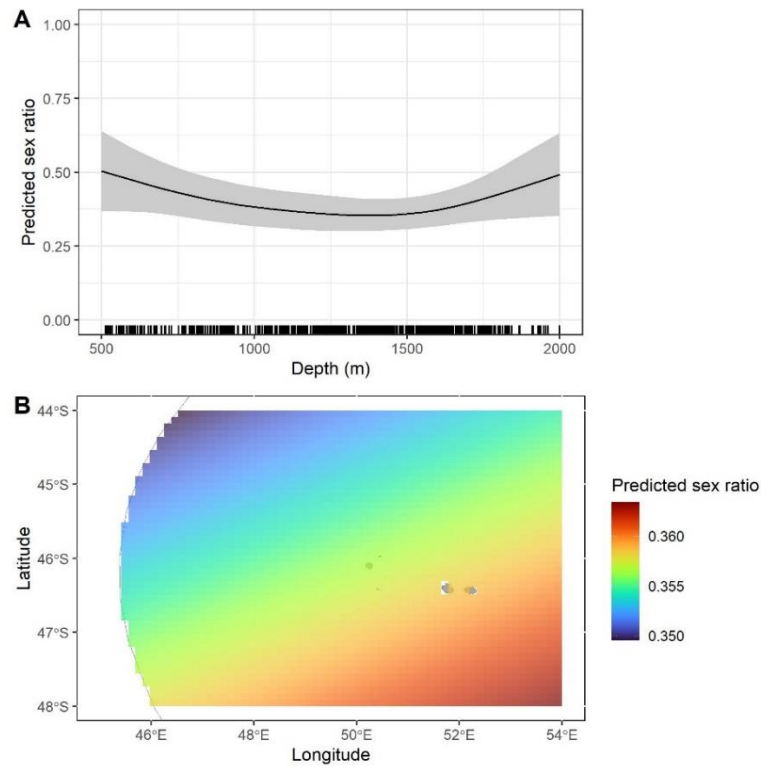


Figure 6. Predictions from the generalized additive model of *A. taaf* sex ratio. Plots show the predicted sex ratio when all other variables were held fixed at their representative values. Grey shades are 95% confidence intervals.

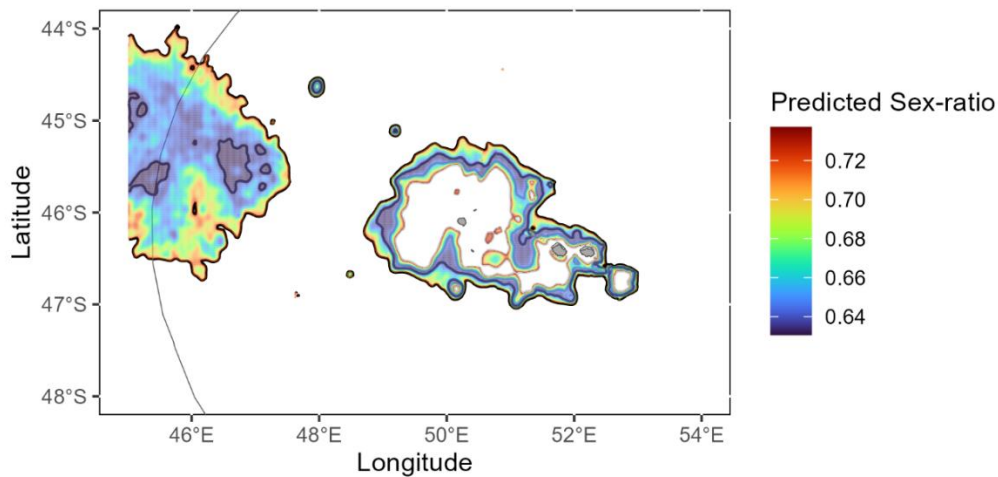


Figure 7. Prediction map of *A. taaf* sex ratio (as % of females) when caught with longlines in the Crozet EEZ. Isobaths represented are 500 m, 1000m, 1500m and 2000 m.

Discussion

While the accuracy of spatial models could be improved by adding other environmental parameters such as slope, concentration of chlorophyll-a or bottom-currents data, predictions

highlighted clear patterns in size distribution. Little variation of sex ratio has been highlighted across the fishing area whereas depth was found to strongly influence size distribution of *A. taaf*. Median TL was predicted to increase with depth with individuals between 50 cm TL and 70 cm TL being found from 500 to 1000 m. This could suggest that smaller individuals (< 50 cm TL) are found at shallower depths, which is common pattern in skate species (Martin et al., 2010). The assumption of aggregated small individuals at depths < 500 m, would imply a nursery ground protected from fishing such as other bycatch species in Kerguelen EEZ, *B. eatonii* (Faure et al. in prep). On Del Caño bank, west to Crozet archipelago, most of individuals were > 70 cm TL suggesting migration of individuals from shallow nursery grounds to deeper slopes and banks as for *B. eatonii* on the Kerguelen Plateau (Gouraguine et al., 2011; Annexe 1). Yet, capture-mark-recapture data revealed that movements of skate were limited in Crozet EEZ (Annexe 8). Connectivity between individuals from Crozet Archipelago and Del Cano, and beyond other submarine banks, could be further investigated using conventionnal or electronic tagging to better understand population structuration since dispersal of egg-cases is assumed to be limited in this family of skates (Abesamis et al., 2014).

References

- Abesamis, R.A., Green, A.L., Russ, G.R., Jadloc, C.R.L., 2014. The intrinsic vulnerability to fishing of coral reef fishes and their differential recovery in fishery closures. *Rev. Fish Biol. Fish.* 24, 1033–1063. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9362-x>
- Akaike, H., 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. *IEEE Trans. Autom. Control*, Springer Series in Statistics 19, 716–723. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_16
- CCAMLR, 2011. Scheme of International Scientific Observation : Scientific Observers Manual.

Gasco, N., 2011. Contributions to marine science by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen., in: Duhamel, G., Welsford, D. (Eds.), *The Kerguelen Plateau: Marine Ecosystem and Fisheries*. Paris, pp. 93–98.

Gouraguine, A., Hidalgo, M., Moranta, J., Bailey, D.M., Ordines, F., Guijarro, B., Valls, M., Barberá, C., De Mesa, A., 2011. Elasmobranch spatial segregation in the western Mediterranean. *Sci. Mar.* 75, 653–664. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n4653>

Martin, A., Chazeau, C., Gasco, N., Duhamel, G., Pruvost, P., 2021. Data Curation, Fisheries, and Ecosystem-based Management: the Case Study of the Pecheker Database. *Int. J. Digit. Curation* 16, 31. <https://doi.org/10.2218/ijdc.v16i1.674>

Martin, C., Vaz, S., Ellis, J., Coppin, F., Le Roy, D., Carpentier, A., 2010. Spatio-temporal patterns in demersal elasmobranchs from trawl surveys in the eastern English Channel (1988–2008). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 417, 211–228. <https://doi.org/10.3354/meps08802>

Queiroz, N., Humphries, N.E., Mucientes, G., Hammerschlag, N., Lima, F.P., Scales, K.L., Miller, P.I., Sousa, L.L., Seabra, R., Sims, D.W., 2016. Ocean-wide tracking of pelagic sharks reveals extent of overlap with longline fishing hotspots. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 1582–1587. <https://doi.org/10.1073/pnas.1510090113>

R Core Team, 2023. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Wood, S.N., 2023. *mgcv: Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation*.

Wood, S.N., 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. CRC Press.

Annexe 6 :

Silhol, J. 2023. Ecologie alimentaire de la raie épineuse (*Amblyraja taaf*) capturée par la pêche à la palangre française ciblant la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) à Crozet. Stage M1. Master Biodiversité, Ecologie, Evolution. Sorbonne Université.

Master Biodiversité, Ecologie, Evolution

Parcours

Ecologie Evolutive et Fonctionnelle

Rapport de stage – Master 1

Année 2022-2023

**Ecologie alimentaire de la raie épineuse (*Amblyraja taaf*)
capturée par la pêcherie à la palangre française ciblant
la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) à Crozet.**

Feeding ecology of the whiteleg skate (*Amblyraja taaf*),
caught by the French longline fishery targeting the
Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in Crozet.

Par Juliette SILHOL

Encadrée par : Johanna Faure et Clara Péron

UMR BOREA, équipe BIOPAC, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Du 27 mars au 19 mai 2023.

Soutenu le 12 juin 2023.

Table of Contents

Introduction.....	249
Materials and Methods	251
Data collection.....	251
Data analysis.....	252
Diet composition	252
Stable isotopic analysis.....	253
DNA barcoding analysis	254
Results	254
Diet composition of <i>Amblyraja taaf</i>	254
Intraspecific stable isotope analysis of <i>Amblyraja taaf</i> muscle tissue.....	258
Interspecific stable isotopic analyses	260
<i>Amblyraja taaf</i> , <i>Bathyrāja eatonii</i> and <i>Bathyrāja irrasa</i>	260
<i>Amblyraja taaf</i> and <i>Antimora rostrata</i>	261
Discussion	262
Conclusion	263
References.....	265
Appendices	268
Acknowledgments	272
Abstract/Resumé.....	273

Introduction

About one third of the 1,200 species of cartilaginous fish (sharks, rays, skates and chimeras) are threatened with extinction globally (Dulvy *et al.*, 2021). As opposed to bony fish (teleosts), they are usually characterized as “K-strategists” as they are slow-growing organisms with low fecundity (1-135 eggs per year), late reproduction (minimum age to maturity is three to four years old), as well as long gestation periods (from 5 months and up to 2 years) (Compagno, 1990). Intrinsically, they have thus, low reproductive rates that make their populations less resilient to ecosystem disturbances and in particular to overfishing (Simpfendorfer & Kyne, 2009). In pelagic and bathypelagic ecosystems, commercial fishing is the main anthropogenic disturbance (Stevens *et al.*, 2000). However, deep marine ecosystems are very poorly understood and fisheries pose great threat to deep-sea chondrichthyan populations (Dulvy *et al.*, 2021) and ecosystem functioning (Kyne & Simpfendorfer, 2010). As approximately 50% of chondrichthyans are deep-sea dwelling (Cotton & Grubbs, 2015) and about 12.9% are considered “Data Deficient” (DD) by the International Union for Conservation of Nature (IUCN; Dulvy *et al.*, 2021), it becomes clear that precise understanding of the ecology of these species is needed. This lack of knowledge is partly due to the difficulties and substantial costs associated with sampling large and remote areas at great depths (Cotton & Grubbs, 2015).

However, elasmobranchs (rays, skate and sharks; about 95% of Chondrichthyes species) are most often considered as high-end predators (Compagno, 1990). In fact, larger body sized animals tend to be higher up the trophic web as the range of possible predator species hunting them narrows down. As secondary and tertiary consumers, they are also considered to be particularly vulnerable as change in the distribution and/or abundance of lower ranked species in the trophic web may significantly impact their fitness. Thus, it is important to study the trophic interactions between species and build an understanding of larger scale relationships.

Studying feeding ecology through the analysis of stomach content allows for precise prey identifications, and in consequence, allows for description of direct prey-predator interactions while also acting as an indirect sampling method of the deep-sea fauna. Prey diversity and abundance found in stomach content can subsequently help determine the feeding strategy (specialist or generalist) of the predator. However, stomach content analysis only reveals short term (few days) prey consumption. It is thus generally associated to analyses of stable isotope concentrations in tissues ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$), that indicate longer term (about 3 months) prey consumption. On the one hand, ^{15}N signatures in tissue can give information on

the relative trophic position of the organism. Indeed, ^{15}N tend to be enriched in tissues through each trophic transfer and thus, is found in higher concentrations in predators relative to their preys. On the other hand, ^{13}C signatures are conserved through each trophic transfer. In consequence, they give an indication about the primary production sources across the food web as ^{13}C incorporation depends on the primary producers and their habitat. Thus, coupling both delta $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures analyses allows for a more time-integrative approach and permits to elucidate trophic pathways along the food web (Madji *et al.*, 2018).

In the French Exclusive Economic Zone (EEZ) around the Crozet Archipelago (part of the *Terres australes et antarctiques françaises*), the endemic whiteleg skate (*Amblyraja taaf*; Meisner, 1987) is a bycatch (amongst other species) of the commercial fishery targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*; Smitt, 1898). *D. eleginoides* is a demersal fish caught in this subantarctic region of the Southern Indian Ocean, by longliners at depths ranging from 500 to 2000 m. About 80 tons of *A. taaf* are caught by these vessels each year (Péron *et al.*, 2021), yet, it is classified as DD by the IUCN. Hence, the impact of the fisheries on the population cannot be estimated. Overall, little is known about Southern Indian Ocean ecosystems, but it is especially true about the Crozet archipelago where few scientific surveys have been carried out. Most of the information we have about local fish fauna is gathered either by onboard fishery observers (known as COPEC), that relay any bycatch information, or studies about the feeding ecology of seabirds lead by Y. Cherel or V. Ridoux (Cherel *et al.*, 2000; Cherel *et al.*, 2004; Ridoux, 1994).

Hence, the study of stomach content and stable isotope analyses of *Amblyraja taaf*, could not only help to (1) describe its diet and possible dietary shifts, but also to (2) make recommendations for fishing guidelines aiming to reduce bycatch, as well as (3) further describe the deep-sea ecosystem around the Crozet Islands.

With this in mind, this paper aimed to give a first look into the characteristics of the feeding ecology of *Amblyraja taaf* by testing a few hypotheses. As male and female as well as mature and immature individuals could have different spatial distributions, I will seek for potential dietary shift between these groups. Since size dictates prey possibilities, I will also investigate dietary preferences within size class. In addition, I will test for differences in stable isotope composition of *A. taaf* with ones of skates from another subantarctic deep-sea ecosystem.

Materials and Methods

Data collection

Samples (stomachs and muscle tissues) of *Amblyraja taaf* were obtained from commercial fishery bycatch on two French longliners, in the EEZ around the Crozet Islands in the Southern Indian Ocean (Figure 1). Samples were collected by fishery observers between March and June each year between 2020 and 2022 onboard the vessels “*Ile de la Réunion II*” and “*Cap Kersaint*”. Sampling depths ranged from 800 m to 1800 m.

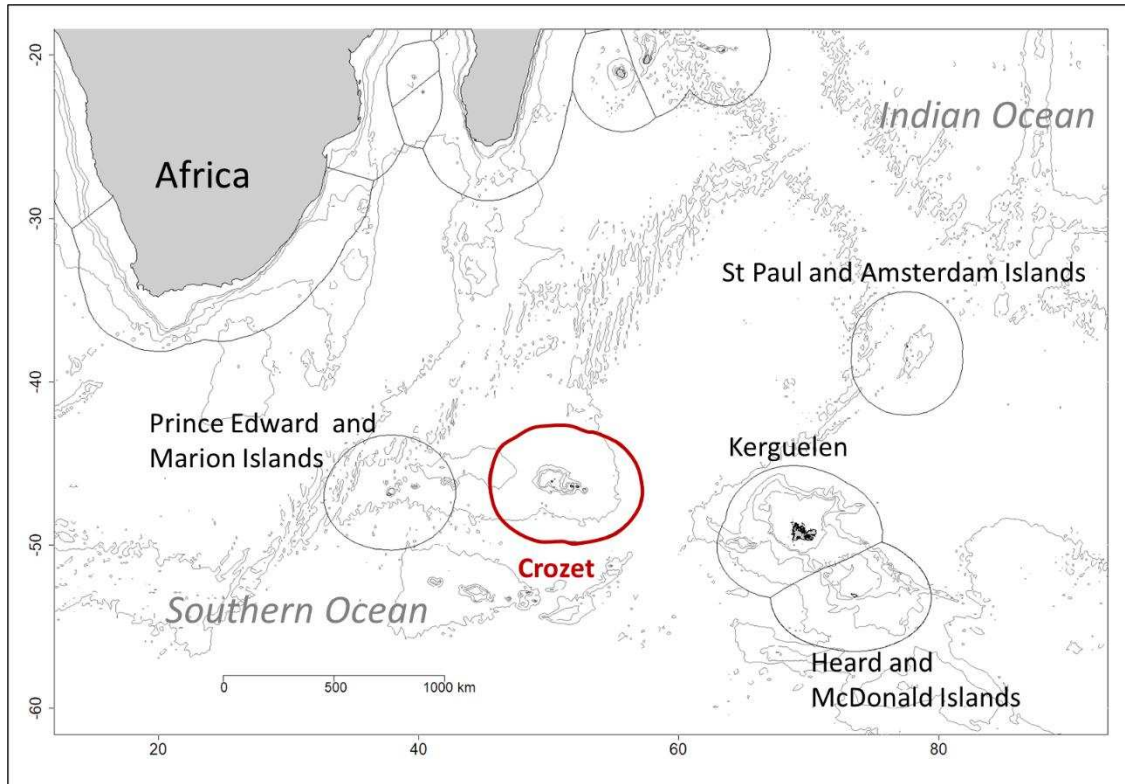


Figure 1. Location of the Crozet archipelago in the Southern Indian Ocean.

Whole stomachs were extracted from dead or severely injured skates and were given a unique identification number. Oftentimes, stomach content is washed away as the fish is pulled upwards with its mouth open. Hence, before extraction, observers assessed whether stomachs were full by palpation to avoid sampling empty stomachs. Before removal, strings were tied around the esophagus and the gut to avoid any loss of stomach content. Sampled individuals were weighted, measured and assigned a sex and maturity stage following the methods described in Faure *et al.* (2023). Muscle tissue was also sampled on some individuals and stored in ethanol (90%) for stable isotope analysis. Stomachs were frozen and stored right after sampling at -20°C until their opening. In total, 49 stomachs and 22 muscle samples were collected.

All sampling data (including latitude, longitude, and depth of catch) were recorded into the “Pecheker” database (Martin *s.*, 2021) which were then extracted as data tables for statistical analysis.

Data analysis

All statistical analysis presented in this section were done on the RStudio using the R software (version 4.2.3) (R Core Team, 2019) with the help of the Tidyverse (Wickham *et al.*, 2019) and the Vegan Community packages (Oksanen *et al.*, 2022).

Diet composition

Samples were completely thawed before being cut open. Prey items (flesh, otoliths, bones, shell, cephalopod beaks, eye lens) were sorted and weighted to the nearest 0.1 g on an electronic scale. Some remains such as cephalopod beaks and otoliths, are difficult to digest and can persist in stomach contents. Thus, these items, when damaged or worn, were classified as accumulated. Fresh items were subsequently sorted into 4 groups (Cephalopods, Crustaceans, Fish and Others), counted and weighted. Each item was identified based on the remaining hard structures to the lowest taxonomic rank possible using identification. Tools used comprised of dissecting microscopes, identification guides (Duhamel *et al.* 2005, Xavier & Cherel, 2009; Xavier *et al.*, 2020), prior laboratory notes and laboratory reference collection. When remaining hard structures did not allow precise enough identifications and if possible, tissue samples were taken from individuals for DNA barcoding. Bait items (chunk of mackerel, *Scomber scombrus* Linnaeus, 1758) as well as parasite items were also counted.

Stomachs were considered empty if no discernable items were sorted out of the mass (n=8), if it only contained bait or parasites (n=1) or accumulated items (n=1). They were thus discarded and not included in further analyses. Undetermined content was also removed (n=4), making the total number of stomachs studied of 35. Also, two stomachs were assigned the same identification number by error, thus, I decided to exclude them when grouping samples by sex, maturity stage and size.

Each prey identification was assigned to one of the following ecological dietary categories (hereafter “prey category”) when the level of identification allowed it: “benthic fish”, “pelagic fish”, “benthic crustaceans”, “pelagic crustaceans”, “squids” and “worms”. They were also all sorted by taxonomic class (hereafter “prey class”). Stomachs were grouped by sex, maturity stage and size class. Maturity stage data were missing for three individuals for which we estimated it based on their total length (L_T). Respectively, females and males were

considered mature if $L_T \geq 66$ cm and $L_T \geq 58$ cm (Dabrin, 2022). Size classes were determined by partitioning total lengths (L_T) with the K-mean clustering method using the R base function *kmean()* : size 1 = $L_T \leq 72$ cm, size 2 : $72 \text{ cm} < L_T \leq 84$ cm, size 3 : $L_T > 84$ cm.

The occurrences and the number of each prey identifications were counted in order to calculate the percent frequency of occurrence as well as the percent number for pooled samples and samples divided by size class.

To estimate if sampling efforts allowed for accurate description of the diet, cumulative prey curves were constructed based respectively on prey category and prey classes, against a randomly pooled number of analyzed stomach using the *specaccum()* function from the Vegan package. A linear regression model was applied on the last five points of the curves to determine if an asymptote was reached and thus, if sampling efforts were deemed sufficient. The asymptote was considered reached if the slope was $b < 0.05$ (Cortés, 1997). Separate curves were also generated for each sex, maturity and size groups.

To assess whether these sex, maturity and size groups showed statistical differences in diet composition, nonmetric multidimensional scaling (nMDS) ordinations were based on “bray” (also known as Steinhaus, Czekanowski and Sørensen) dissimilarity matrices built from presence/absence data. Differences between groupings (sex, maturity stage and size class) were tested by statistical analysis of similarities (ANOSIM) based on the same dissimilarity matrices. As prey categories encompass a broader range of organisms than prey classes, dietary preferences might be easier to detect using prey classes data.

Stable isotopic analysis

Preparation and analysis for stable isotope analysis followed the methods described in (Faure *et al.*, 2023) and were performed at the Pôle Spectrométrie Océan (Plouzané, France). Results were presented as relative abundances of ^{13}C et ^{15}N in the δ notation relative to the international standards: Vienna-Pee Dee Belemnite for carbon and atmospheric N_2 for nitrogen.

Results of the analysis on two skates found in the waters around the Kerguelen Plateau, *Bathyraja eatonii* (Günther, 1876) and *Bathyraja irrasa* (Hureau & Ozouf-Costaz, 1980) from Faure *et al.* (2023) were used to compare trophic and diet niches. Other stable isotope data from muscle tissue of *Amblyraja taaf* (n=11) and the Moridae fish *Antimora rostrata* (Günther, 1878) (n=19) collected in 2009 were also gathered from previous studies (unpublished data, Y. Cherel) in order to test for interannual differences as well as to investigate potential predator-prey relationship.

Statistical analyses were done on mean $\pm$ SD values after removing outlying results ($n=1$), previously determined by boxplot visualization. Analyses included intraspecific comparisons by testing effects of sample year, sex, maturity and size class, but also interspecific comparisons between the three skate species and between *A. taaf* and *A. rostrata*. Size classes of *A. taaf* were determined with the same K-means method mentioned above but group intervals differed as the mean size of individuals sampled for stable isotope analysis were smaller (size 1: $L_T \leq 58$ cm, size 2: $58 < L_T \leq 67$ cm, size 3: $L_T > 67$ cm). After assessing for normality (Shapiro-Wilk test) and homoscedasticity (Bartlett test) of each group, appropriate Analyses of Variance (ANOVA, Welch ANOVA, Student's t-test or Welch's t-test) or non-parametric tests (Wilcoxon rank sum exact test or Kruskal-Wallis rank sum test) were performed. The null hypothesis was rejected when the p -value fell below the alpha risk of 0.05.

DNA barcoding analysis

In total, 14 muscle tissue samples were taken from unidentifiable food items. In particular, muscle tissues were taken from dorsal muscles in fish and buccal mass muscle in cephalopods. All sampled were stored in ethanol (90%). DNA extraction was done following the methods described in Faure *et al.* (2023). Depending on sample, one or both COI (mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I) and 16S (ribosomal RNA 16S subunit) regions were amplified by polymerase chain reaction (PCR) with the appropriate primer set: COI, TelF1 and TelR1 or LCOI1490_CephF and HCO2198_CephR; 16S, 16Sa and 16Sb or 16SarL and 16SbrH (Appendix 1). Sequencing of PCR products was done by Eurofins sequencing (Germany) and Geneious 11.1.5 (Genes Code Corporation – Kearse et al., 2012) was used to clean and align complementary strands from which the final sequence was extracted. To identify the prey, a BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) was used to find best sequence match in the NCBI genomic sequence database. Prey identity was confirmed at species level when the Identity Percentage value was superior to 99%.

Results

Diet composition of *Amblyraja taaf*

From the 48 stomachs opened, 40 contained food items. Food content weighted on average 117.1 g but varied largely as some stomachs were nearly empty ($m=0.1$ g) and others completely full with fish ($\text{max}=605.6$ g) or cephalopod ($\text{max}=558.8$ g – Table 1). Accounting only for non-bait items, fish represented the main contributor to stomach content mass (72%), followed by cephalopods (25%) and crustaceans (3%). Contribution to mass from other

organisms (principally worms) were negligible (0.08%) (Table 1). On average, 3.5 items were found in each stomach, and at most 20. There were also, on average, 2.5 different identifications per stomach and, at most, 5 different identifications were found in a single stomach.

Table 1. General description (Mean mass [min – max], count and percentages) of food content found in filled stomachs (n=40) of *Amblyraja taaf*.

Total (g)	117.1 [0.1-605.6]
Fresh prey items (g)	116.9 [0.1-605.6]
Fish (g)	75.53 [0-605.6]
Cephalopods (g)	26.0 [0-558.8]
Crustaceans (g)	3.2 [0-58.7]
Others (worms) (g)	0.09 [0-1.9]
Bait (g)	12.0 [0-106.9]
Undetermined items (g)	0.1 [0.1-0.1]
Accumulated cephalopods (n)	5
Accumulated fishes (n)	0
Overall composition by mass (without bait mass):	
Fish (%)	72.05
Cephalopods (%)	24.83
Crustaceans (%)	3.03
Others (worms) (%)	0.08

In the 40 filled stomachs, 5 contained strictly unidentified or accumulated items and were not included in analyses. From the 35 remaining stomachs, 30 prey groups were identified at varying taxonomic level, ranging from class to species rank (Table 2).

In number, crustaceans were a major component of *A. taaf* diet representing up to 75% of the total number of prey items found in stomach contents of size 1 individuals (Table 2). Fish was found in all size categories but in lesser extent in smaller individuals as its percentage number was only of about 10%. Only a couple cephalopods were found in size 1 individuals. Contrary to size 2 and size 3 individuals, worms represented a significant part of size 1 diet occurring in 30% of individuals and representing 11% of food items identified.

Most of identified fish were relatively large benthic fish. Some were also bycatch species of the Patagonian toothfish fishery (*Antimora rostrata*, Macrouridae spp.). DNA barcoding analysis allowed for the identification of 13 prey items, contributing to the description of 6 new preys. Thanks to this identification method, *Todarodes filippovae* was identified for the first time in Crozet waters.

Table 2. Occurrence (n), percent frequency of occurrence (%), number (n) and percent number (%) of the 100 prey items identified in the 35 *Amblyraja taaf* stomach contents. Values are calculated for each size class (Size 1, Size 2, Size 3) and all pooled samples (All).

	Size 1				Size 2				Size 3				All			
	n = 10 (F = 3, M = 7)				n = 12 (F = 5, M = 7)				n = 12 (F = 10, M = 2)				n = 34 (F = 18, M = 16)			
	Occurrence n	%	Number n	%	Occurrence n	%	Number n	%	Occurrence n	%	Number n	%	Occurrence n	%	Number n	%
FISH	5.0	50.0	5.0	9.6	11.0	91.7	16.0	42.1	10.0	83.3	10.0	34.5	26.0	76.5	31.0	26.0
Benthic fish																
Macrouridae spp.	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
<i>Coryphaenoides</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	3.4	1.0	2.9	1.0	0.8
Moridae spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	3.4	1.0	2.9	1.0	0.8
<i>Antimora rostrata</i>	-	-	-	-	2.0	16.7	2.0	5.3	4.0	33.3	4.0	13.8	6.0	17.6	6.0	5.0
Pelagic fish																
Myctophidae spp.	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	1.0	8.3	1.0	3.4	2.0	5.9	2.0	1.7
<i>Gymnoscopelus hintonoides</i>	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
Undetermined																
Unidentified fish	5.0	50.0	5.0	9.6	6.0	50.0	11.0	28.9	3.0	25.0	3.0	10.3	14.0	41.2	19.0	16.0
CRUSTACEAN	18.0	180.0	39.0	75.0	13.0	108.3	15.0	39.5	10.0	83.3	10.0	34.5	41.0	120.6	64.0	53.8
Pelagic crustacean																
<i>Cyphocaris richardi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	3.4	1.0	2.9	1.0	0.8
Copepoda	1.0	10.0	3.0	5.8	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	2.9	3.0	2.5
<i>Euphausia triacantha</i>	1.0	10.0	11.0	21.2	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	2.9	11.0	9.2
Mysidae spp.	4.0	40.0	9.0	17.3	-	-	-	-	-	-	-	-	4.0	11.8	9.0	7.6
<i>Themisto gaudichaudii</i>	6.0	60.0	9.0	17.3	2.0	16.7	2.0	5.3	3.0	25.0	3.0	10.3	11.0	32.4	14.0	11.8
<i>Nematocarcinus romenskyi</i>	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
<i>Neognathophausia gigas</i>	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
<i>Pasiphaea</i> sp.	2.0	20.0	3.0	5.8	3.0	25.0	4.0	10.5	1.0	8.3	1.0	3.4	6.0	17.7	8.0	6.7
<i>Pasiphaea ledoyeri</i>	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
Benthic crustacean																
Paguridae spp.	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	1.0	8.3	1.0	3.4	2.0	5.9	2.0	1.7
Undetermined																
Amphipoda	1.0	10.0	1.0	1.9	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
Unidentified shrimp	2.0	20.0	2.0	3.8	2.0	16.7	2.0	5.3	1.0	8.3	1.0	3.4	5.0	14.7	5.0	4.2
Unidentified crustaceans	1.0	10.0	1.0	1.9	2.0	16.7	3.0	7.9	3.0	25.0	3.0	10.3	6.0	17.6	7.0	5.9
CEPHALOPODS	2.0	20.0	2.0	3.8	5.0	41.7	5.0	13.2	5.0	41.7	7.0	24.1	12.0	35.3	14.0	11.8
Squid																
Cranchiidae spp.	1.0	10.0	1.0	1.9	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
Onychoteuthidae spp.	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
<i>Filippovia knipovitchi</i>	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
<i>Moroteuthopsis ingens</i>	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	-	-	-	-	1.0	2.9	1.0	0.8
<i>Moroteuthopsis longimana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	8.3	2.0	6.9	1.0	2.9	2.0	1.7
<i>Todarodes filippovae</i>	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	2.0	16.7	2.0	6.9	3.0	8.8	3.0	2.5
Undetermined																
Unidentified Coleoidea	-	-	-	-	1.0	8.3	1.0	2.6	1.0	8.3	1.0	3.4	2.0	5.9	2.0	1.7
Unidentified Teuthida	1.0	10.0	1.0	1.9	-	-	-	-	1.0	8.3	2.0	6.9	2.0	5.9	3.0	2.5
OTHERS	3.0	30.0	6.0	11.5	2.0	16.7	2.0	5.3	1.0	8.3	2.0	6.9	6.0	17.6	10.0	8.4
Worms																
Polynoidae spp.	2.0	20.0	3.0	5.8	-	-	-	-	-	-	-	-	2.0	5.9	3.0	2.5
Undetermined																
Unidentified polychaetes	1.0	10.0	3.0	5.8	2.0	16.7	2.0	5.3	1.0	8.3	2.0	6.9	4.0	11.8	7.0	5.9
Total	28.0	280.0	52.0	100.0	31.0	258.3	38.0	100.0	26.0	216.6	29.0	100.0	85.0	250.0	119.0	100.0

Cumulative prey curves reached asymptotes when all items were identified by prey category and prey class. However, they did not level off using the raw prey identification data. Hence, sample size did not allow for precise description of diet but allowed for description based on prey category and prey class (Fig. A.1.) Asymptotes were also reached with prey class data for stomachs from female individuals as well as from mature individuals (Fig A.2). When divided by size groups, only the cumulative prey curve of size 2 reached an asymptote with data based on prey categories (Fig A.3).

nMDS ordinations based on prey category data and prey class data did not yield the same ordinations (Figure A. 4). Only ordinations based on prey class dissimilarity matrices data yielded results indicating potential preferences in diet related to size class. (Figure 1). Ordinations based on prey category data, yielded a plot with many overlapping points, showing important similarity between prey class content between stomachs (Figure A.5).

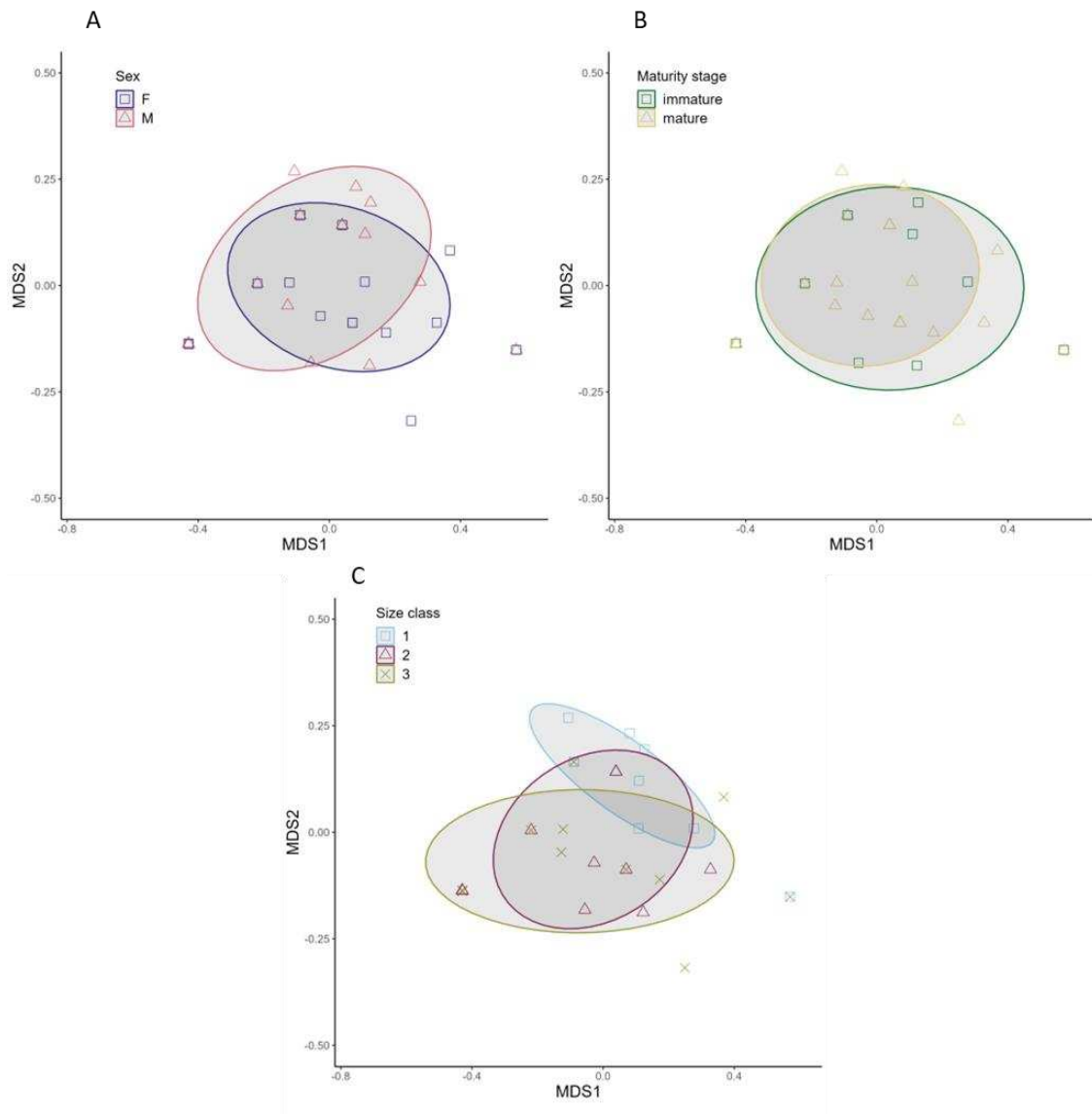


Figure 2. Nonmetric multidimensional scaling (nMDS) ordinations of occurrences of the prey classes found in stomach contents of *A. taaf* with ellipse areas (70% confidence intervals) based on (A) sex, (B) maturity stage and (C) size class.

Table 3. Results of ANOSIM tests comparing sex, maturity and size classes based on binary (presence/absence) “bray” dissimilarity matrices of prey category and prey class data found in *Amblyraja taaf* stomach contents.

	Factor	R statistic	<i>p</i> -value
Prey category	Sex	0.041	0.164
	Maturity class	0.029	0.321
	Size class	0.082	0.076
Prey class	Sex	-0.001	0.443
	Maturity class	0.013	0.374
	Size class	0.029	0.236

Results of ANOSIM tests based on both prey categories and prey class data, did not reveal any significant difference in diet composition between sexes, maturity stages and size classes (Table 3). Although the *p*-value of the ANOSIM test between size classes for prey class data was not significant, nMDS ordination reveals possible differentiation of size 1 et size 3 diets (Figure 2.C).

Intraspecific stable isotope analysis of *Amblyraja taaf* muscle tissue

Excluding the outlying results (n=1), the mean $\delta^{13}\text{C}$ value of *Amblyraja taaf* 2020-2022 samples equaled $\delta^{13}\text{C} = -18.93 \pm 0.531$ ‰ and values ranged between -19.91 ‰ and -18.02 ‰. $\delta^{15}\text{N}$ mean was $\delta^{15}\text{N} = 11.80 \pm 0.406$ and values ranged between 10.95 ‰ and 12.57 ‰. No outliers were found in isotopic results of 2009 *Amblyraja taaf* samples. Their respective $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ means were $\delta^{13}\text{C} = -18.74 \pm 0.448$ ‰ and $\delta^{15}\text{N} = 10.84 \pm 0.414$ ‰ and their values ranged from -19.96 ‰ to -18.23 ‰ and from 10.88 ‰ to 11.83 ‰.

Table 4. Results of statistical tests on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in muscle tissue of *Amblyraja taaf* compared by year, sex, maturity class and size class. U test: Mann-Whitney-Wilcoxon test; H test: Kruskal-Wallis test; t-test_{df}: Welch’s t-test. Significant *p*-value is in bold.

Factor	Variable	Statistic	<i>p</i> -value
Year	$\delta^{13}\text{C}$	U test = 163	0.174
	$\delta^{15}\text{N}$	U test = 15	<0.001
Sex	$\delta^{13}\text{C}$	t-test _{15,60} = 0.232	0.819
	$\delta^{15}\text{N}$	U test = 50	0.808
Maturity class	$\delta^{13}\text{C}$	t-test _{16,55} = -0.581	0.581
	$\delta^{15}\text{N}$	t-test _{14,99} = -1.110	0.284
Size class	$\delta^{13}\text{C}$	H test ₂ = 1.897	0.387
	$\delta^{15}\text{N}$	H test ₂ = 0.824	0.662

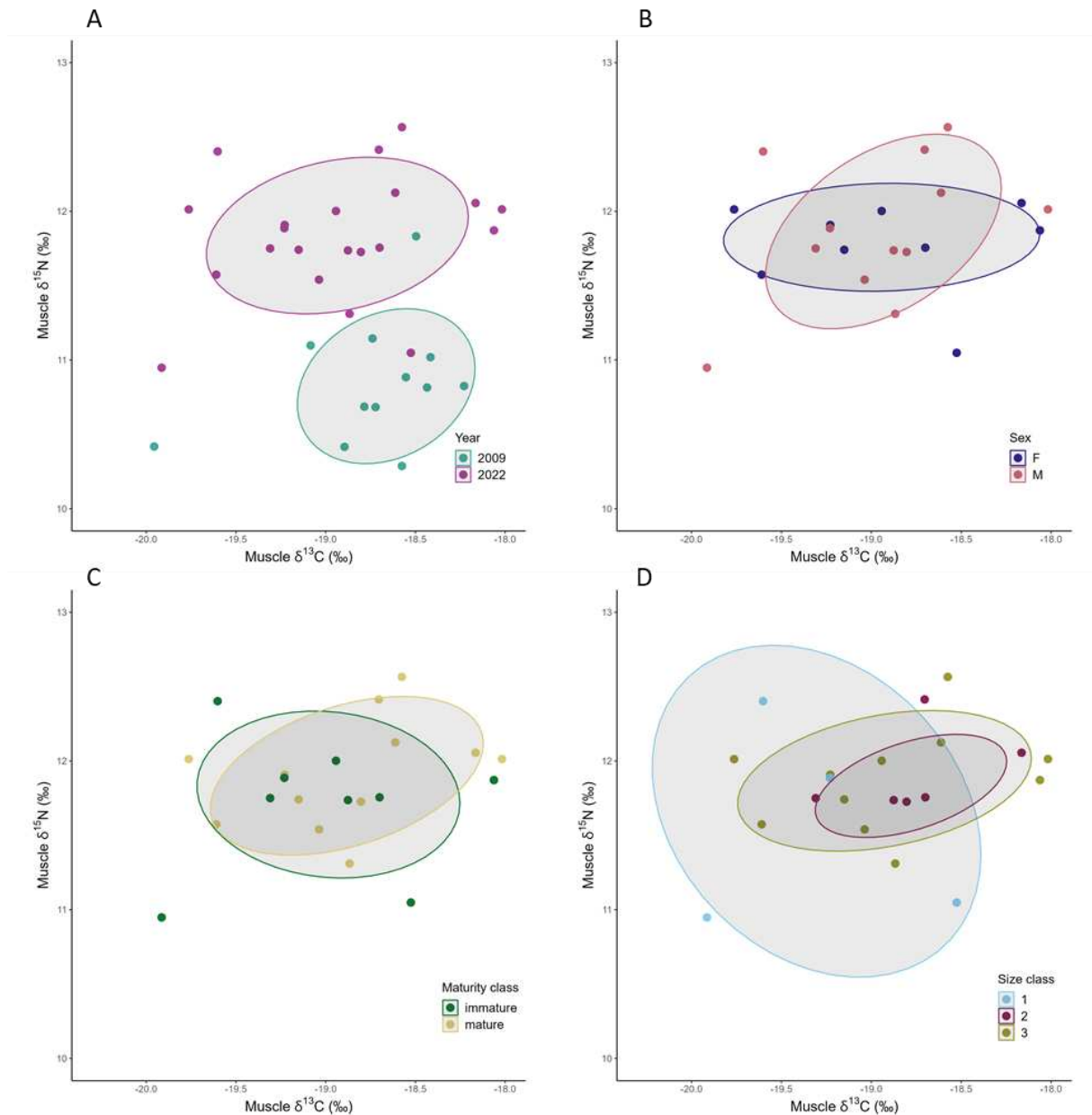


Figure 3. Scatterplots of muscle tissue $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) measured in muscle tissue of *Amblyraja taaf* with ellipse areas (70 % confidence intervals) based on (A) year of sampling, (B) sex, (C) maturity class and (D) size class.

The muscle isotopic composition between 2009 and 2020-2022 (“2022” in figures) showed differences in $\delta^{15}\text{N}$ (Welch Wilcoxon t-test, $U = 15$, $p\text{-value} < 0.001$) but not in $\delta^{13}\text{C}$ (Table 4). No significant differences in muscle isotopic values were described between males and females, immatures and matures nor between size classes (Table 4, Figure 3).

Interspecific stable isotopic analyses

Amblyraja taaf, *Bathyrāja eatonii* and *Bathyrāja irrasa*

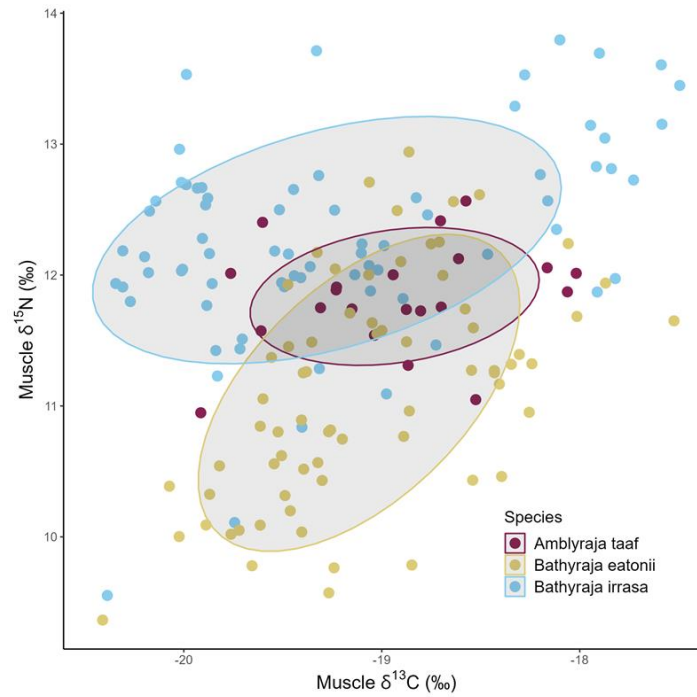


Figure 3. Scatterplot $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) measured in muscle tissue of *Amblyraja taaf* (red), *Bathyrāja eatonii* (gold) and *Bathyrāja irrasa* (blue) with ellipse areas (70% confidence intervals).

Table 5. Results of statistical tests comparing species (*Amblyraja taaf*, *Bathyrāja eatonii* and *Bathyrāja irrasa*) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values measured in muscle tissues. H test_{df}: Kruskal-Wallis test; F _{df}: ANOVA. Significant p -value is in bold.

Variable	Statistic	p -value
$\delta^{13}\text{C}$	H test ₂ = 5.30	0.075
$\delta^{15}\text{N}$	F_2 = 40.47	<0.001

$\delta^{13}\text{C}$ muscle composition did not differ between skates. However, $\delta^{15}\text{N}$ muscle composition did (ANOVA, $F = 40.47$, $df = 2$, p -value < 0.001) (Table 5, Figure 3). $\delta^{15}\text{N}$ values significantly differed between all pairwise comparisons: *A. taaf* and *B. irrasa* (p -value_{adj} < 0.001), *A. taaf* and *B. eatonii* (p -value_{adj} = 0.049) and *B. eatonii* and *B. irrasa* (p -value_{adj} < 0.001) (Table 6).

Table 6. Results of TuckeyHSD Post-Hoc pairwise comparisons of $\delta^{15}\text{N}$ values measured in muscle tissue of *Amblyraja taaf* (ATA), *Bathyraja eatonii* (BEA) and *Bathyraja irrassa* (BIR). Significant p -value are in bold.

Comparison	Mean difference	p -value _{adjusted}
BEA - ATA	-0.708	<0.001
BIR - ATA	0.452	0.049
BIR - BEA	1.16	<0.001

Amblyraja taaf and *Antimora rostrata*

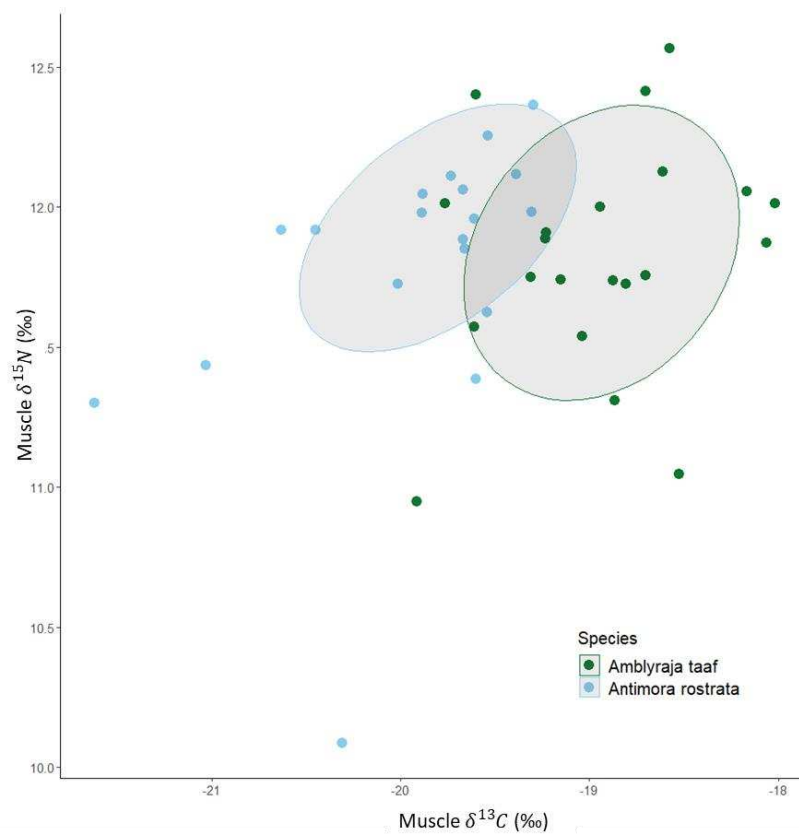


Figure 4. Scatterplot of muscle tissue $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) measured in muscle tissues of *Amblyraja taaf* (green) and *Antimora rostrata* (blue) with ellipse areas (70% confidence intervals).

Comparisons of muscle isotopic values between species showed clear significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ (Mann-Whitney-Wilcoxon, $U = 360$, p -value < 0.001) but not in $\delta^{15}\text{N}$ (Wilcoxon rank sum exact test, $U = 209$, p -value = 0.047).

Table 7. Results of statistical tests comparing species (*Amblyraja taaf*, and *Antimora rostrata*) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values measured in muscle tissues. U test: Mann-Whitney-Wilcoxon test. Significant p-value is in bold.

Variable	Statistic	p-value
$\delta^{13}\text{C}$	U test = 360	<< 0.001
$\delta^{15}\text{N}$	U test = 209	0.047

Discussion

Little is known about deep marine ecosystem around the islands of Crozet while skates are commonly captured as bycatch and known to be particularly vulnerable species because of their life history traits (slow growth, low fecundity, late reproductive age). This study analyses, for the first time, diet composition of *Amblyraja taaf* as well as its trophic level through its $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotope signatures. Thus, here we provide a first look into this species' role in its ecosystem and its interaction with anthropogenic activities, especially longline fishing.

First, diet composition analysis revealed that *Amblyraja taaf* seems to have a generalist diet, feeding mainly on fish, cephalopods and crustaceans. As in other skate diets, it seems as female and males did not have any diet preferences (Faure *et al.*, 2023; Brow-Vuillemin *et al.*, 2020) and thus, seem to occupy the same trophic role. However, ontogenetic shifts in diet are commonly described in skates suggesting that the potential segregation between smaller and larger sized individuals seen in the nMDS ordinations could be significant if sampling size was increased (Barbini *et al.*, 2018). Diet composition highlighted the lack of identified benthic fish in the diet of smaller individuals compared to larger ones. These fish were usually large teleost (Moridae, Macrouridae). Hence, with sizes inferior to 73 cm, small individuals may have more difficulty feeding on these preys because of their smaller jaws. Total length also reflects the age of individuals. Thus, small individuals may also be considered as young and may relate the absence of large fish to the lack of technique to prey upon big teleosts (Bellagia *et al.*, 2008).

The stable isotope signature of *A. taaf* fits in between the signatures of *Bathyraja eatonii* and *Bathyraja. irrassa*, seemingly corresponding to the overlapping diet niches of the two *Bathyraja* sp.. Thus, diet niche is more restrained compared to them both (surface area of ellipse is smaller). Around Kerguelen, *Bathyraja* sp. may have to compete for food resources. Thus, diets of *B. eatonii* and *B. irrassa* might have formerly been similar to the diet of *A. taaf* but diverged from one another to avoid conflict and occupy different diet niches. Known as the most abundant skate in the Crozet waters, *Amblyraja taaf* may lack competitive pressure

compare to the Kerguelen species and thus do not need to expand its dietary niche. From another view point, the Kerguelen plateau is known to be a particularly diverse ecosystem due to its location near the fluctuating limits of the Antarctic polar front. Hence, the lack of diversity in *A. taaf* diet could be the direct consequence of a less diverse ecosystem (Blanco-Parra *et al.*, 2012).

Found as a major diet component in the large and medium sized individuals, *Antimora rostrata* seems to contribute significantly to the diet of the larger individuals and be a common prey of *A. taaf*. However, stable isotope composition between the two species did not reveal this kind of relationship. In fact, *A. rostrata* muscle tissue had a higher $\delta^{15}N$ composition, suggesting that it takes up a higher trophic level (contrary to initial hypothesis). Furthermore, *A. rostrata* is known to be another abundant bycatch species of the Patagonian toothfish fisheries. Adding to the argument that *A. taaf* may be a generalist feeder, it seems as *A. taaf* benefits from the longlining activity by depredating on already bycaught *A. rostrata* individuals. Thus, showing an opportunistic behavior. In fact, all benthic fish identified in stomachs are also other bycaught species. Moreover, comparison of stable isotope composition in muscle tissue of *A. taaf* between 2009 and 2020-2022 indicated a significant increase in $\delta^{15}N$ muscle composition. This change in isotopic signature might refer to an increase in trophic web position since 2009. As the fishing activity has increased in the Crozet area since then, the change in $\delta^{15}N$ could be explained by the consequences of modified species interactions. We could thus ask ourselves if this fishing activity isn't currently changing the food web structure, making *A. rostrata* available to *A. taaf* to feed on. If this is the case, recommendations could be made to avoid unnecessary bycatches in Patagonian toothfish fisheries. By exploiting resources outside the distribution range of *A. rostrata*, fisheries could avoid bycatch of both *A. rostrata* and *A. taaf*. Thus, fisheries could substantially increase Patagonian toothfish yield and economic gains as well as help preserve these relatively unknown deep-sea species.

Conclusion

In conclusion, *Amblyraja taaf* is a deep-sea skate whose diet is mainly composed of fish, cephalopods and crustacean and might differ between small and large individuals. It seems less diversified and somewhat represents the overlap between the niches of *Bathyraja eatonii* and *Bathyraja irrasa*, other abundant fishery bycatch skates in Kerguelen EEZ. Fishing activity may allow for greater interactions between *A. taaf* and the Moridae *A. rostrata*, possibly shifting the food web structure. In consequence, avoiding the distribution range of *A. rostrata* could help

reduce bycatch of both species. Additionally, by combining stomach content and DNA barcoding analyses, the first description of *Todarodes filippovae* in Crozet waters was made possible.

With that in mind, this study is based on a smaller sample size than anticipated. About 35 stomach samples did not arrive in time to be included in the analyses. Thus, diet composition results and conclusions were based on a reduced sample size, making it difficult to extract significant and/or robust tendencies. However, being the first focusing on the feeding ecology of *A. taaf*, this study gives a first baseline description of the species' feeding habits and its ecological role in the Crozet deep water ecosystem. Thus, this work could help to plan further investigations as interest for this ecosystem has risen with the development of sustainable fishery activities in the area.

References

- BARBINI, Santiago, SABADIN, David and LUCIFORA, Luis, 2018. Comparative analysis of feeding habits and dietary niche breadth in skates: the importance of body size, snout length, and depth. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1 September 2018. Vol. 28. DOI [10.1007/s11160-018-9522-5](https://doi.org/10.1007/s11160-018-9522-5).
- BELLEGGIA, Mauro, MABRAGAÑA, Ezequiel, FIGUEROA, Daniel, SCENNA, Lorena, BARBINI, Santiago, DÍAZ, Juan and DIAZ DE ASTARLOA, Juan, 2009. Food habits of the broad nose skate, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. *SCIENTIA MARINA*. 1 January 2009. Vol. 72, p. 701–710.
- BLANCO-PARRA, María-Del-Pilar, GALVÁN-MAGAÑA, Felipe, MÁRQUEZ-FARÍAS, J. Fernando and NIÑO TORRES, Carlos, 2011. Feeding ecology and trophic level of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, inferred from stable isotopes and stomach contents analysis. *Environmental Biology of Fishes*. 1 September 2011. Vol. 95. DOI [10.1007/s10641-011-9862-7](https://doi.org/10.1007/s10641-011-9862-7).
- BROWN-VUILLEMIN, Sarah, BARREAU, Thomas, CARAGUEL, Jean-Marie and IGLÉSIAS, Samuel P., 2020. Trophic ecology and ontogenetic diet shift of the blue skate (*Dipturus cf. flossada*). *Journal of Fish Biology*. 2020. Vol. 97, no. 2, p. 515–526. DOI [10.1111/jfb.14407](https://doi.org/10.1111/jfb.14407).
- CHEREL, Yves, DUHAMEL, Guy and GASCO, Nicolas, 2004. Cephalopod fauna of subantarctic islands: new information from predators. *Marine Ecology Progress Series*. 2004. Vol. 266, p. 143–156. DOI [10.3354/meps266143](https://doi.org/10.3354/meps266143).
- CHEREL, Yves, WEIMERSKIRCH, Henri, TROUVE, Colette and BOST, Charles, 2000. Food and feeding ecology of the neritic-slope forager Black-browed Albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*. 22 November 2000. Vol. 207, p. 183–199. DOI [10.3354/meps207183](https://doi.org/10.3354/meps207183).
- COMPAGNO, Leonard J. V., 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes*. 1 August 1990. Vol. 28, no. 1, p. 33–75. DOI [10.1007/BF00751027](https://doi.org/10.1007/BF00751027).
- CORTÉS, Enric, 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: Application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences - CAN J FISHERIES AQUAT SCI*. 1 March 1997. Vol. 54, p. 726–738. DOI [10.1139/cjfas-54-3-726](https://doi.org/10.1139/cjfas-54-3-726).
- COTTON, C. F. and GRUBBS, R. D., 2015. Biology of deep-water chondrichthyans: Introduction. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 1 May 2015. Vol. 115, p. 1–10. DOI [10.1016/j.dsr2.2015.02.030](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.02.030).
- DABRIN, 2022. Biologie reproductive de trois espèces de raies capturées dans la pêche à la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) à Kerguelen et Crozet. Rapport de stage de M1. Université de Pau et des pays de l'Adour, 37p.
- DUHAMEL, Guy, GASCO, Nicolas and DAVAINÉ, Patrick, 2005. *Poissons des îles Kerguelen et Crozet: Guide régional de l'océan*. Paris : Austral. Muséum national d'Histoire naturelle. Patrimoines naturels, 63. ISBN 978-2-85653-578-3.
- DULVY, Nicholas K., PACOUREAU, Nathan, RIGBY, Cassandra L., POLLOM, Riley A., JABADO, Rima W., EBERT, David A., FINUCCI, Brittany, POLLOCK, Caroline M., CHEOK, Jessica, DERRICK, Danielle H., HERMAN, Katelyn B., SHERMAN, C. Samantha, VANDERWRIGHT, Wade J., LAWSON, Julia M., WALLS, Rachel H. L., CARLSON, John K., CHARVET, Patricia, BINEESH, Kinattumkara K., FERNANDO, Daniel, RALPH, Gina M., MATSUSHIBA, Jay H., HILTON-

TAYLOR, Craig, FORDHAM, Sonja V. and SIMPFENDORFER, Colin A., 2021. Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology*. 8 November 2021. Vol. 31, no. 21, p. 4773- 4787.e8. DOI [10.1016/j.cub.2021.08.062](https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062).

FAURE, Johanna, GASCO, Nicolas, BONILLO, Céline, MUNARON, Jean-Marie, CHEREL, Yves and PÉRON, Clara, 2023. Feeding ecology of two deep-sea skates bycaught on demersal longlines off Kerguelen Islands, Southern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. April 2023. Vol. 194, p. 103980. DOI [10.1016/j.dsr.2023.103980](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2023.103980).

JENNINGS, Simon, PINNEGAR, John, POLUNIN, Nicholas and BOON, Trevor, 2001. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology*. 1 November 2001. Vol. 70, p. 934–944. DOI [10.1046/j.0021-8790.2001.00552.x](https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00552.x).

KYNE, Peter M. and SIMPFENDORFER, Colin A., 2010. Deepwater chondrichthyans. In: *Sharks and their relatives II*. CRC Press. p. 53–130.

LOGAN, John M. and LUTCAVAGE, Molly E., 2010. Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*. 1 May 2010. Vol. 644, no. 1, p. 231–244. DOI [10.1007/s10750-010-0120-3](https://doi.org/10.1007/s10750-010-0120-3).

MAJDI, Nabil, HETTE-TRONQUART, Nicolas, AUCLAIR, Etienne, BEC, Alexandre, CHOUVELON, Tiphaine, COGNIE, Bruno, DANGER, Michael, DECOTTIGNIES, Priscilla, DESSIER, Aurélie, DESVILLETES, Christian, DUBOIS, Stanislas, DUPUY, Christine, FRITSCH, Clémentine, GAUCHEREL, Cédric, HEDDE, Mickaël, JABOT, Franck, LEFEBVRE, Sebastien, MARZLOFF, Martin P., PEY, Benjamin, PEYRARD, Nathalie, POWOLNY, Thibaut, SABBADIN, Régis, THÉBAULT, Elisa and PERGA, Marie-Elodie, 2018. There's no harm in having too much: A comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Food Webs*. December 2018. Vol. 17, p. e00100. DOI [10.1016/j.fooweb.2018.e00100](https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00100).

MARTIN, Alexis, CHAZEAU, Charlotte, GASCO, Nicolas, DUHAMEL, Guy and PRUVOST, Patrice, 2021. Data Curation, Fisheries, and Ecosystem-based Management: the Case Study of the Pecheker Database. *International Journal of Digital Curation*. 7 June 2021. Vol. 16, no. 1, p. 31–31. DOI [10.2218/ijdc.v16i1.674](https://doi.org/10.2218/ijdc.v16i1.674).

OKSANEN, J., SIMPSON, G., BLANCHET, F., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P., O'HARA, R., SOLYMOS, P., STEVENS, M., SZOECs, E., WAGNER, H., BARBOUR, M., BEDWARD, M., BOLKER, B., BORCARD, D., CARVALHO, G., CHIRICO, M., DE CACERES, M., DURAND, S., EVANGELISTA, H., FITZJOHN, R., FRIENDLY, M., FURNEAUX, B., HANNIGAN, G., HILL, M., LAHTI, L., MCGLINN, D., OUELLETTE, M., RIBEIRO CUNHA, E., SMITH, T., STIER, A., TER BRAAK, C., WEEDON, J., 2022. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-4. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

PERON, Clara, CHAZEAU, Charlotte, FAURE, Johanna, GASCO, Nicolas, MASSIOT GRANIER, Felix, PRUVOST N, DUHAMEL, Guy, 2021. Synthèse des prises accessoires dans les pêcheries de légine du SARPC. Préparation de l'audit de surveillance MSC 2021.

R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Available from: <https://www.R-project.org/>

RIDOUX, Vincent, 1992. The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic crozet island. *Marine Ornithology*. Online. 1992. Vol. 20, no. 2. [Accessed 5 June 2023]. Available from: <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/37615/>

SIMPFENDORFER, Colin A. and KYNE, Peter M., 2009. Limited potential to recover from overfishing raises concerns for deep-sea sharks, rays and chimaeras. *Environmental Conservation*. 2009. Vol. 36, no. 2, p. 97–103.

STEVENS, J. D., BONFIL, R., DULVY, N. K. and WALKER, P. A., 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*. 1 June 2000. Vol. 57, no. 3, p. 476–494. DOI [10.1006/jmsc.2000.0724](https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0724).

XAVIER, José C. and CHEREL, Yves, 2009. *Cephalopod beak guide for the southern ocean*. . Cambridge, UK: British Antarctic Survey. ISBN 978-0-85665-146-5.

XAVIER, José C., CHEREL, Yves, BOXSHALL, Geoffrey Allan, BRANDT, Angelika, COFFER, Tim, FORMAN, Jeff, HAVERMANS, Charlotte, JAŹDŹEWSKA, Anna M., KOUWENBERG, Juliana, SCHIAPARELLI, Stefano, SCHNABEL, Kareen, SIEGEL, Volker, TARLING, Geraint A., THATJE, Sven, WARD, Peter and GUTT, Julian, 2020. *Crustacean guide for predator studies in the Southern Ocean: Authors: José C. Xavier, Yves Cherel, Geoff Boxshall, Angelika Brandt, Tim Coffe, Jeff Forman, Charlotte Havermans, Anna M. Jażdżewska, Juliana Kouwenberg, Stefano Schiaparelli, Kareen Schnabel, Volker Siegel, Geraint A. Tarling, Sven Thatje, Peter Ward, Julian Gutt*. . Original edition. Cambridge: Scientific Committee on Antarctic Research. ISBN 978-0-948277-58-0.

Appendices

Table A.1. Primer sequences used for amplification by PCA of muscle tissue samples of unidentifiable prey items.

Primers	Sequences 5'-3'	References
16Sa	CGCCTGTTTATCAAAAACAT	Palumbi et al. (2002)
16Sb	CCGGTCTGAACTCAGATCACGT	Palumbi et al. (2002)
16SarL	CGCCTGTTTATCAAAAACAT	Palumbi et al. (2002)
16SbrH	CCGGTCTGAACTCAGATCACGT	Palumbi et al. (2002)
TelF1	TCGACTAATCAYAAAAGAYATYGGCAC	Dettai et al. (2011)
TelR1	ACTTCTGGGTGNCCAAARAATCARAA	Dettai et al. (2011)
LCO1490_CephF	TTTCAACAAATCATAAAGATATTGG	Braid et al. (2014)
HCO2198_CephR	ACTTCTGGGTGACCAAAAAATCA	Braid et al. (2014)

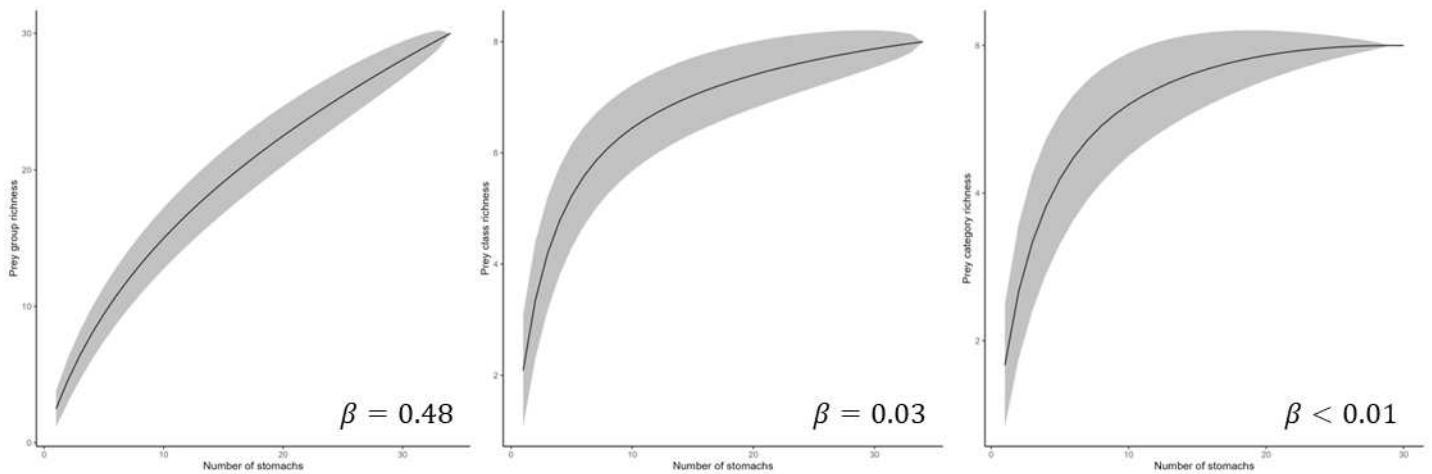


Figure A.1 Cumulative prey curves based on prey group data (left), prey class data (middle), prey category data (right).

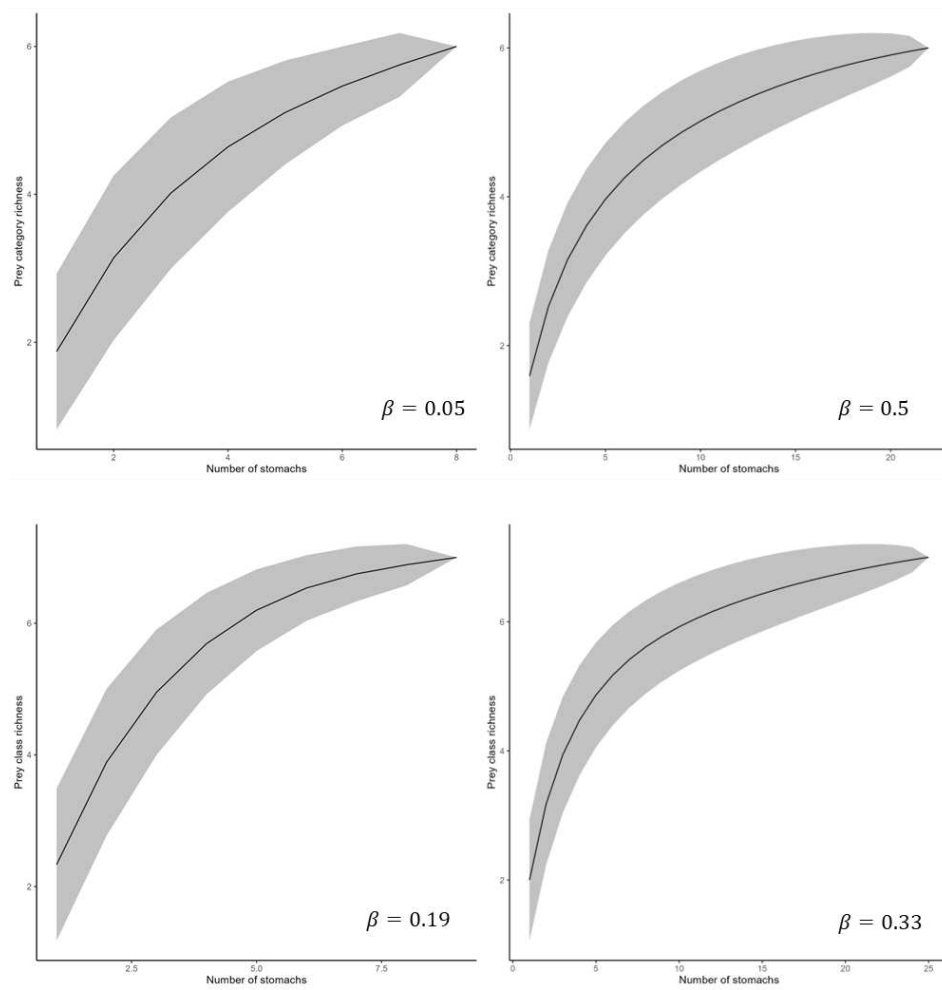


Figure A.2. Cumulative prey curves based on prey category data (top) and prey class data (bottom) grouped by sex (females, left; males right).

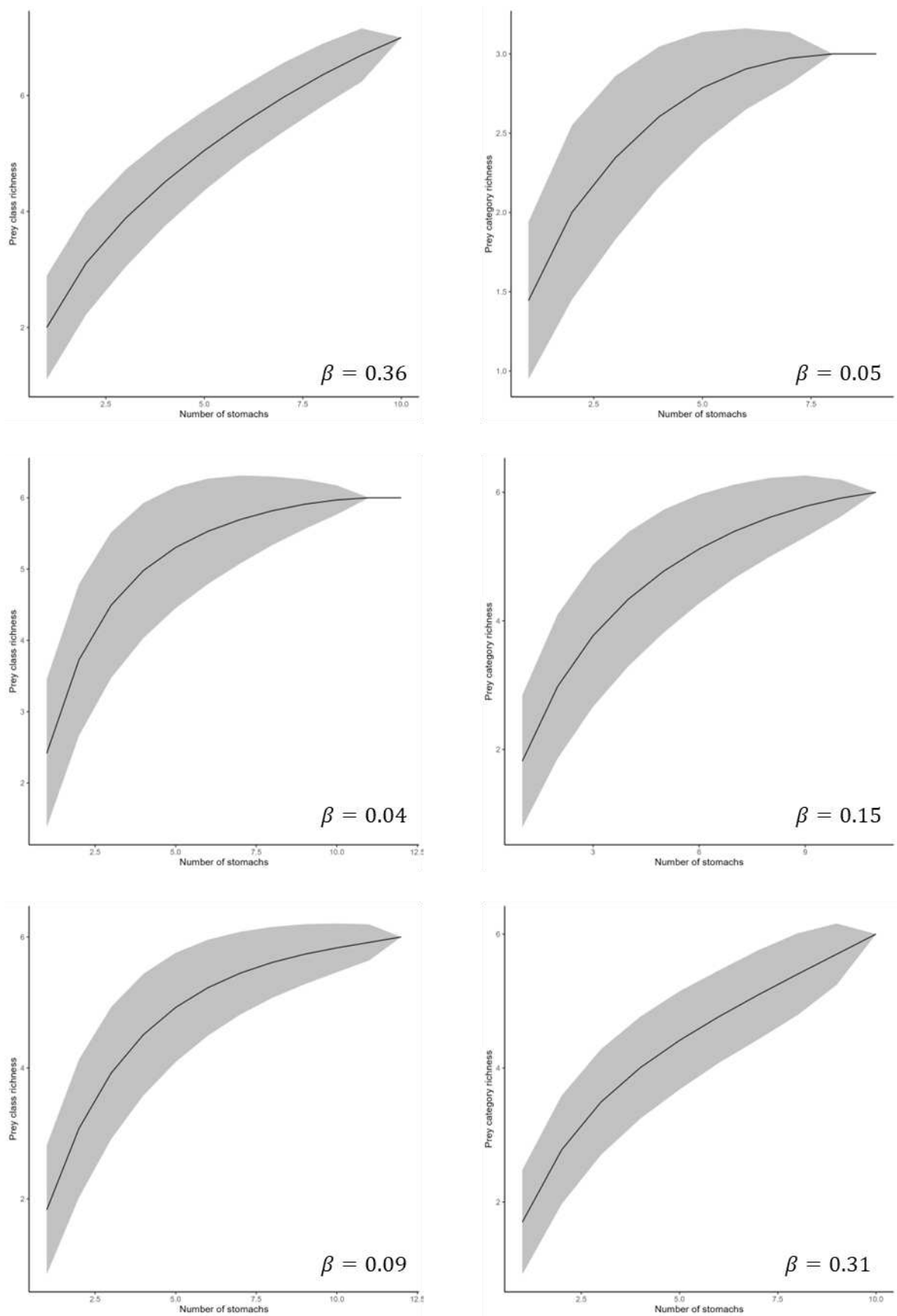


Figure A.3. Cumulative prey curves based on prey class data (left) and prey category data (right) grouped by size class (1, top; 2, middle; 3, bottom).

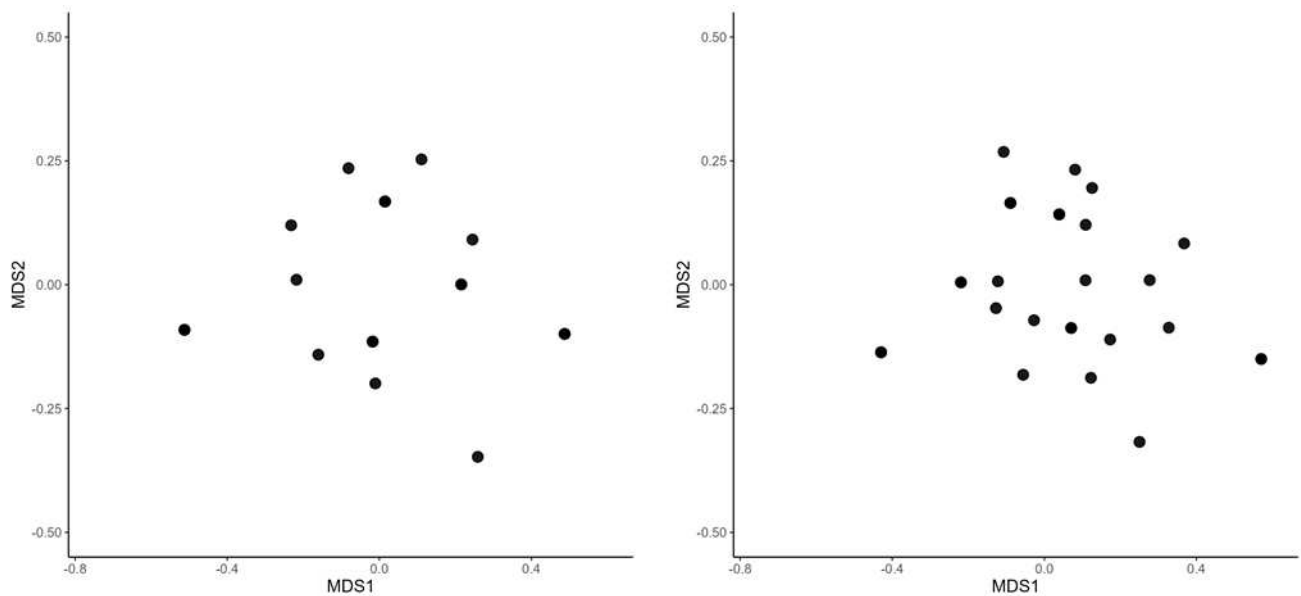


Figure A.4. Nonmetric multidimensional scaling (nMDS) ordinations of occurrences of prey category data (left) and prey class data (right) found in stomach contents of *A. taaf*.

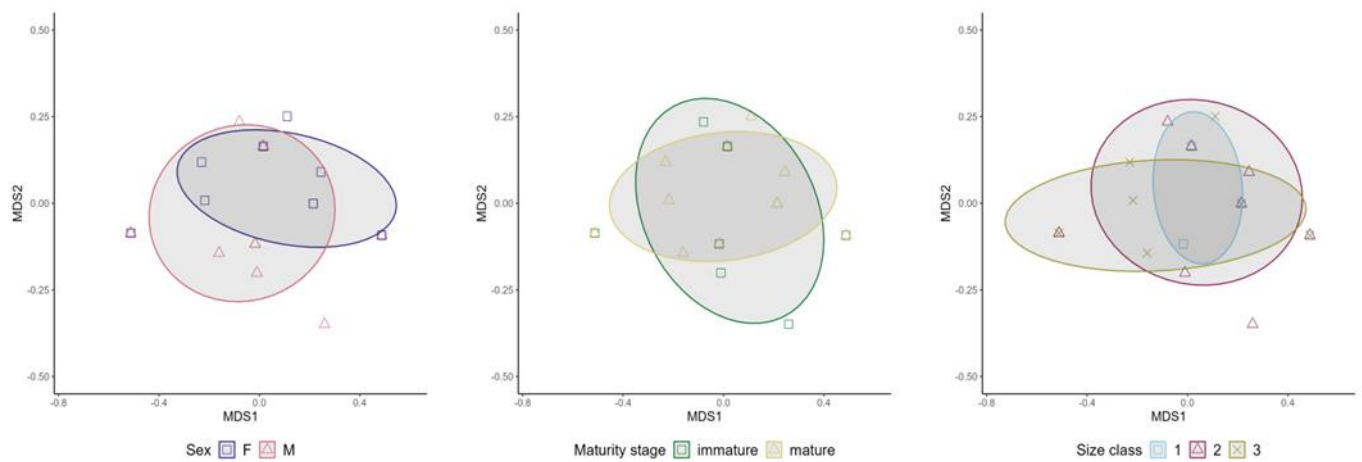


Figure A.5. Nonmetric multidimensional scaling (nMDS) ordinations of occurrences of the prey category data found in stomach contents of *A. taaf* with ellipse areas (70% confidence intervals) based on (left) sex, (middle) maturity stage and (right) size class.

Acknowledgments

First of all, I'd like to thank Johanna FAURE for her involvement and the time she devoted to me all throughout the internship. Currently in her last year of thesis, it can't have been easy. Thank you so much for your help, your advice and your patience, really.

I'd like to thank Clara PERON for her critical eye on the first drafts of this report.

I'd like to thank Nicolas GASCO, with whom I spent many hours in the lab opening stomachs. Without his invaluable knowledge, notes and drawings, identifying species would have been much harder. I thank him for answering all of my questions and for taking the time to teach me how to extract otoliths.

Thank you to the rest of the POEPA team, who made me feel welcomed and with whom I shared some very interesting discussions during lunch breaks in the MNHN canteen.

I would also like to thank Cécile BONILLO who prepared the samples for barcode analysis and without whom some identifications would not have been possible.

Abstract/Resumé

Elasmobranchs (sharks, skates and chimaeras) are a taxonomic group that is particularly vulnerable to overexploitation, due to their low growth rate. In the exclusive economic zone around the Crozet archipelago, *Amblyraja taaf*, a deep-water thorny skate, is an important by-catch in the longline fisheries targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*). In addition, very little is known about subantarctic deepwater ecosystems. Thus, this study aims to describe for the first time the diet of *A. taaf* in order to gain knowledge on its ecological role and provide a better understanding of its ecosystem. Stomach contents and intra- and inter-specific comparisons of isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) were carried out. Identification and barcoding results described a generalist diet composed mainly of fish, crustaceans and cephalopods. A shift in diet between small and large individuals is also suggested. Given the high occurrence of *Antimora rostrata* and other benthic fish species also considered as by-catch, fishing activity seems to favor interaction between *A. taaf* and these species, suggesting increased depredation by *A. taaf*. Avoiding the distribution zone of these species could therefore help minimize *Amblyraja taaf* bycatch.

Les élasmobranches (requins, raie et chimères) constituent un groupe taxonomique particulièrement vulnérable à la surexploitation du fait de leur taux de croissance particulièrement faible. Dans la zone économique exclusive autour de l'archipel de Crozet, *Amblyraja taaf*, une raie épineuse des eaux profondes, constitue une prise accessoire importante de la pêche à la palangre visant la légine australe (*Dissostichus eleginoides*). De plus, les écosystèmes profonds subantarctiques sont encore très peu connus. Ainsi, cette étude vise à décrire pour la première fois le régime alimentaire de cette raie afin de d'acquérir des connaissances sur son rôle écologique et apporter une meilleure compréhension de son écosystème. L'étude de contenus stomacaux et des comparaisons intraspécifiques et interspécifiques de signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) ont été menés. Les résultats d'identification et de barcode décrivent un régime généraliste composé principalement de poissons, crustacés et de céphalopodes. Une différenciation de régime entre individus de petites et grandes tailles est également suggérée. Du fait d'une grande occurrence de l'espèce *Antimora rostrata* et d'autres poissons benthiques également considérés comme prises accessoires, l'activité de pêche semble favoriser l'interaction entre *A. taaf* et ces espèces, suggérant une prédation accrue par *A. taaf*. Éviter la zone de répartition de ces espèces pourrait donc permettre de minimiser les prises accessoires d'*Amblyraja taaf*.

Annexe 7 :

Faure J. (2021). Rapport sur les facteurs environnementaux et opérationnels influençant le taux de capture des raies. Réunion de restitution au gestionnaire (TAAF) et aux armements le 21 juillet 2021 en visioconférence)

Introduction

Le plan de gestion légine (2019-2025) prévoit des objectifs de diminution des taux de capture de raies ambitieux à Kerguelen et Crozet (TAAF, 2019). Pour y parvenir, le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et l'administration des Terres australes et antarctiques françaises (TAAF), ont mis en place un nouveau guide des bonnes pratiques environnementales (MNHN and TAAF, 2020) dans lequel les taux de capture des captures accessoires sont notamment cartographiés. Dans ce document, certains secteurs de pêche ont été identifiés comme présentant un risque élevé de capture et les capitaines sont incités à les éviter. Cependant, le taux de capture de raies n'a pour l'instant pas diminué et il apparaît important d'identifier les autres paramètres, qu'ils soient liés aux variables spatio-temporelles, environnementales ou aux stratégies de pêche, pouvant influencer négativement le taux de capture.

Les modèles linéaires généralisés (GLM) peuvent permettre de modéliser facilement une variable réponse comme le taux de capture), en utilisant des fonctions linéaires des variables explicatives (ou prédicteurs). Ces variables peuvent être spatiales, temporelles ou environnementales, continues ou catégorielles.

L'objectif de cette étude était donc d'analyser les effets de plusieurs paramètres sur les taux de capture des trois espèces de raies capturées accessoirement dans la pêcherie à la légine australe : *Bathyraja eatonii*, *B. irrada* et *A. taaf*, en utilisant des GLM.

Matériel et méthodes

Les contrôleurs de pêche observent 25% du virage de chaque ligne virée (Gasco, 2011). Cet effort d'observation systématique couvre presque 100% des lignes virées à Kerguelen et Crozet entre 2007 et 2019. Les contrôleurs des pêches identifient à l'espèce et comptent tous les individus capturés et ces données sont associées au numéro de la ligne, ses coordonnées géographiques, et le nombre d'hameçons virés.

Le taux de capture ou capture par unité d'effort (CPUE) a été calculé comme le nombre de raies capturées divisé par le nombre d'hameçons observés et multiplié par 1000. La CPUE de chaque espèce a donc été modélisée comme variable réponse d'un modèle linéaire généralisé (GLM) qui comprenait plusieurs variables explicatives décrivant les caractéristiques spatio-temporelles et environnementales de chaque ligne : année, mois, secteurs, profondeur (*sonde*),

pente, concentration en chlorophylle a de surface (*chl*a), température, salinité. La stratégie de pêche a également été intégrée aux modèles : identité du capitaine, position de la ligne (parallèle ou perpendiculaire à la pente), longueur de la ligne (*palangredist*), la présence d'un *moon pool* sur le navire et le temps de trempe (*trempe*). La corrélation des variables environnementales et de stratégie de pêche continues a été testée (Figure 1). Cet exercice a conduit au retrait de la variable de salinité, corrélée à la profondeur (DEPTH_25 ; Figure 1).

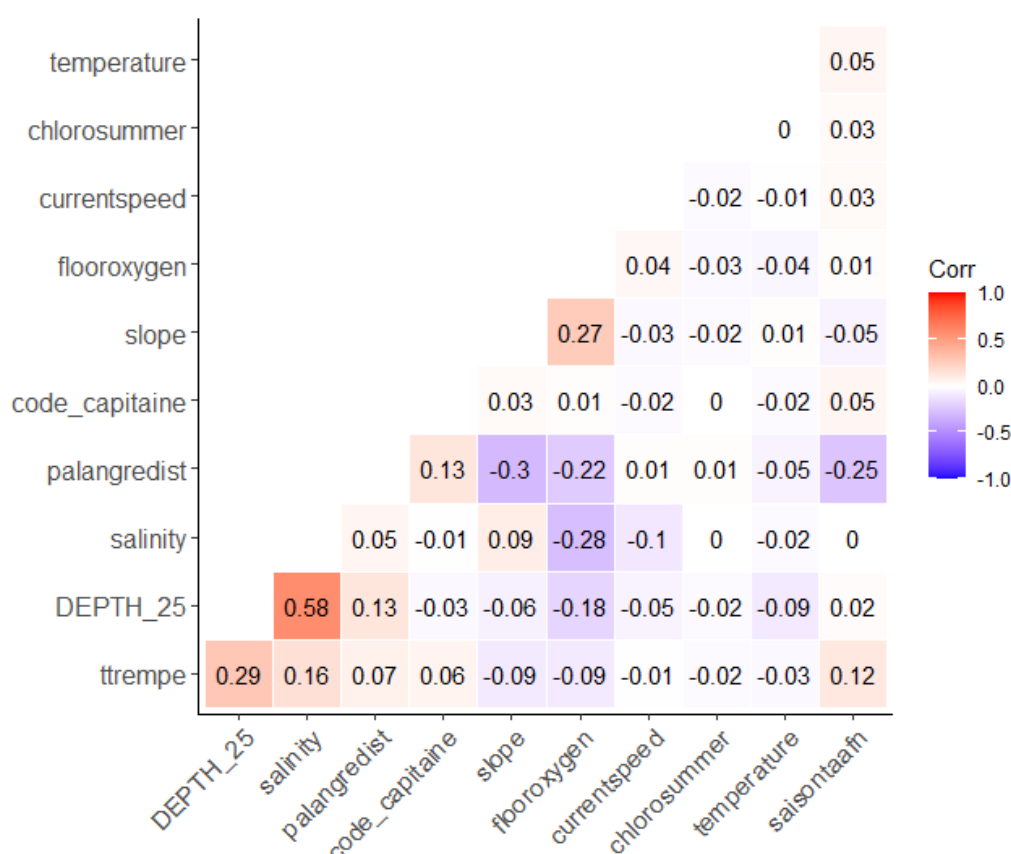


Figure 1. Corrélation entre les variables explicatives continues associées aux palangres observées entre 2007 et 2019 et utilisées pour tester l'effet des facteurs environnementaux et opérationnels sur les taux de capture de raies.

La distribution des données de CPUE était « zéro-enflée », une caractéristique des données de captures accessoires (Figure 2). L'utilisation d'un *delta-GLM* a été nécessaire ; ces modèles sont composés de deux parties distinctes, la première qui modélise l'occurrence (présence/absence) de l'espèce dans les captures et la deuxième qui modélise l'abondance de l'espèce dans les captures lorsque l'espèce est présente (Zuur *et al.*, 2009).

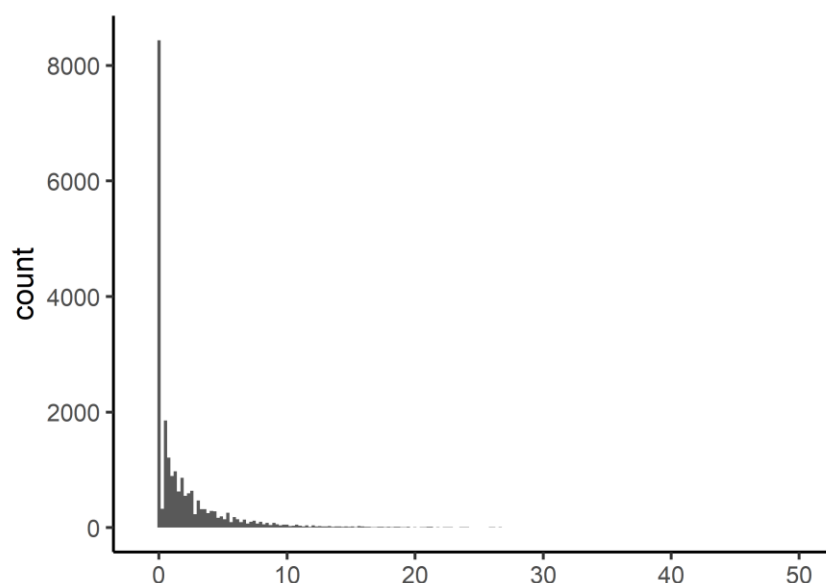


Figure 2. Histogramme illustrant la distribution des données de CPUE de *Bathyrāja irrasa*, en nombre d'individus pour 1000 hameçons

La sélection du meilleur modèle a été effectuée en comparant les valeurs d'AIC des modèles intégrant toutes les combinaisons de covariables possibles et a conservant le modèle ayant l'AIC le plus faible (Table 1). L'effet de chaque covariable sur le taux de capture a ensuite été prédit quand tous les autres paramètres étaient fixés à leur valeur moyenne pour isoler l'effet de chaque variable toutes conditions égales par ailleurs (Table 2).

Table 1. Résultats de la sélection de modèles par AIC pour chaque composant du delta GLM.

Espèces	Modèle	Valeur explicative
<i>Bathyrāja eatonii</i>	Occurrence ~ 1 + années + secteur + période + sonde + pente + capitaine + position Abondance ~ 1 + secteur + période + sonde + chla + capitaine	37%
<i>Bathyrāja irrasa</i>	Occurrence ~ 1 + années + secteur + période + sonde + pente + capitaine + température + trempe Abondance ~ 1 + secteur + période + sonde + pente + capitaine	15%
<i>Amblyrāja taaf</i>	Occurrence ~ 1 + années + secteur + période + sonde + pente + capitaine + position + trempe Abondance ~ 1 + années + sonde + pente + chla + capitaine	39%

Table 2. Valeurs fixées pour chacune des variables explicatives. *l'identité des capitaines a été anonymisée

	<i>Bathyrāja eatonii</i>	<i>Bathyrāja irrása</i>	<i>Amblyrāja taaf</i>
Capitaine*	130	130	130
Trempe	-	29 h	30h
Secteur	Kerguelen 3 (quart sud-est)	Kerguelen 2 (quart nord- est)	Crozet
Période	Automne austral	Eté austral	Eté austral
Année	2012	2012	2012
Sonde	1242 m	1242 m	1138 m
Température	-	1.52°C	-
Pente	3.3%	3.3%	5%
Chla	0.32 (mg.m ⁻³)	-	0.32 (mg.m ⁻³)
Position de la ligne par rapport à la pente	Parallèle	-	Parallèle

Résultats

Le taux de capture de *B. eatonii* est principalement lié à la sonde moyenne de filage des lignes. Quand la profondeur augmente, le taux de capture diminue pour être proche de 0 à partir de 1 000 m (Figure X). L'effet des autres variables sont de moindre importance, notamment l'effet capitaine avec un capitaine en particulier qui semble avoir une CPUE de raies plus élevée ou l'effet positif de la concentration en chlorophylle a de surface montrant cependant une grande incertitude. Par ailleurs, la région de pêche a un effet modéré avec une CPUE plus élevée dans la zone 2 (quart nord-est de la ZEE de Kerguelen, Figure Supplémentaire 1) et moindre dans la zone 4 (quart sud-ouest).

Le taux de capture de *B. irrása* semble aussi être principalement lié à la profondeur avec une CPUE qui diminue avec la profondeur, à l'inverse de *B. eatonii* (Figure 4). Les prédictions montrent que la CPUE atteint 0 à 2 000 m de profondeur alors qu'elle est de 5 individus pour

1000 hameçons à 1 000 m. Par ailleurs, l'augmentation de la pente semble avoir un effet négatif sur les CPUE. Comme pour *B. eatonii*, les taux de capture de *B. irrassa* sont plus élevés dans la région 2 (quart nord-est de la ZEE de Kerguelen, Figure Supplémentaire 1) que dans les autres régions sans que cela puisse être expliqué par des variables environnementales.

Comme pour les deux premières espèces, la profondeur de pêche a un effet sur les taux de capture de *A. taaf* à Crozet (Figure 5). Cependant cet effet est très significatif et contraire à l'effet présent à Kerguelen, les taux de capture augmentent avec la profondeur atteignant 10 individus/1000 hameçons à 1 500 m et 15 individus/1000 hameçons à 2 000 m. Un autre effet très fort est la pente, comme pour *B. irrassa*, les taux de capture diminuent quand la pente augmente et passent de 20 individus/1000 hameçons à 10 entre un substrat plat et une pente à 0.5%. Enfin, le temps de trempe a aussi un effet significatif positif sur les taux de capture. Les autres effets sont de moindre ampleur mais il est quand même important de noter que l'effet secteur reste important avec des CPUE divisées par deux entre le secteur de l'archipel « Crozet » et le secteur ouest de la ZEE sur le banc sous-marin « Del Cano » (Figure Supplémentaire 2).

Discussion

En dehors des variables spatiales et bathymétriques, aucune autre variable testée ne semble avoir d'effet sur les taux de capture des *Bathyraja* à Kerguelen. Par ailleurs, seulement 15% de la variabilité des CPUE de *B. irrassa* prédites par le modèle est expliquée par les variables testées. Ces résultats suggèrent que d'autres variables, non pris en compte dans cette analyse ont un impact sur les taux de capture. Elles peuvent aussi bien correspondre à des variables intrinsèques aux espèces comme le niveau de satiété des individus ou des variables liées à la pêche comme le type d'appât utilisé.

De plus, à de faibles profondeurs, la CPUE prédite de *B. irrassa* est élevée contrairement à ce que montrent les données montrant un moins bon ajustement du modèle aux données. Cela pourrait être lié à l'utilisation de GLM, qui force l'utilisation de relations linéaires entre les taux de capture et les variables explicatives. Or, dans le cas précis de la profondeur, la relation devrait plutôt avoir une forme quadratique de niveau 2 avec des CPUE plus faibles à faibles profondeurs et à des profondeurs élevées.

Dans le cas de *A. taaf*, plusieurs paramètres ayant un impact sur les CPUE ont été identifiées. Parmi eux, des paramètres spatiaux et environnementaux (profondeur, pente, zone) ainsi qu'un paramètre opérationnel sur lequel les capitaines peuvent jouer pour faire diminuer leur taux de capture : le temps de trempe. D'après ces résultats, limiter le temps de trempe induirait des CPUE plus faibles et donc une capture totale de raies plus faible.

Conclusion

Les résultats obtenus mettent en évidence que les captures de raies sont principalement liées à des variables spatio-temporelles. Pour limiter les captures de raies il faudrait donc modifier la répartition de l'effort de pêche en déplaçant la limite la pêche < 800 m à Kerguelen pour éviter les captures de *B. eatonii* ou limiter la pêche < 1500 m à Crozet pour éviter les captures de *A. taaf*. Cependant, des modifications ou des contraintes de répartition spatiale de l'effort de pêche pourrait avoir des implications à la fois sur la gestion du stock de légine et sur l'écosystème. Cela pourrait en effet créer une concentration de l'effort de pêche dans des zones où l'effort était déjà présent, créant de la surexploitation locale ou des phénomènes de déplétion induisant une augmentation du temps de pêche qui peut avoir d'autres implications notamment sur les populations d'orques (Faure *et al.*, 2021).

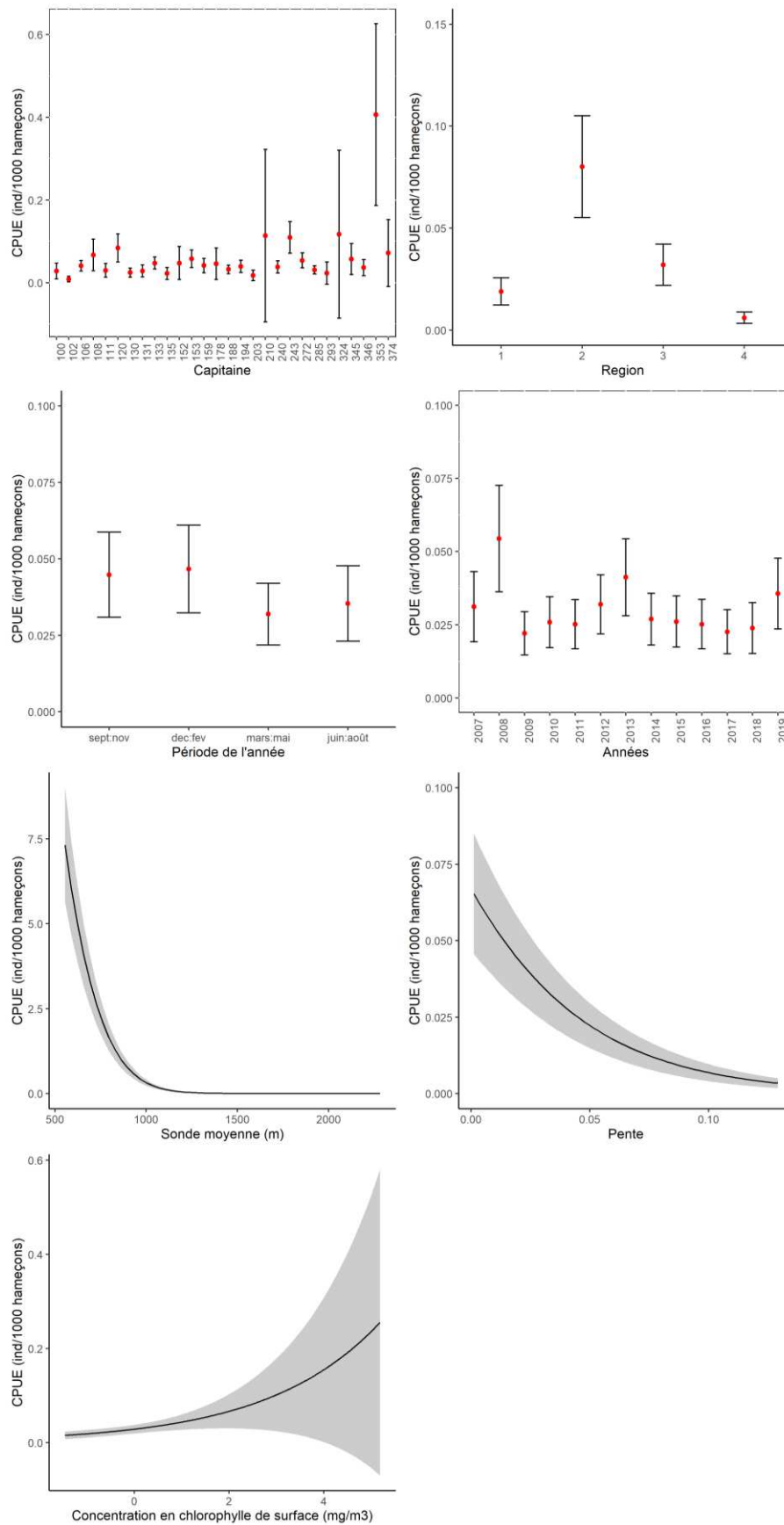


Figure 3. Effet partiel de chaque variable sur la CPUE de *B. eatonii* tel que prédit par le delta-GLM.

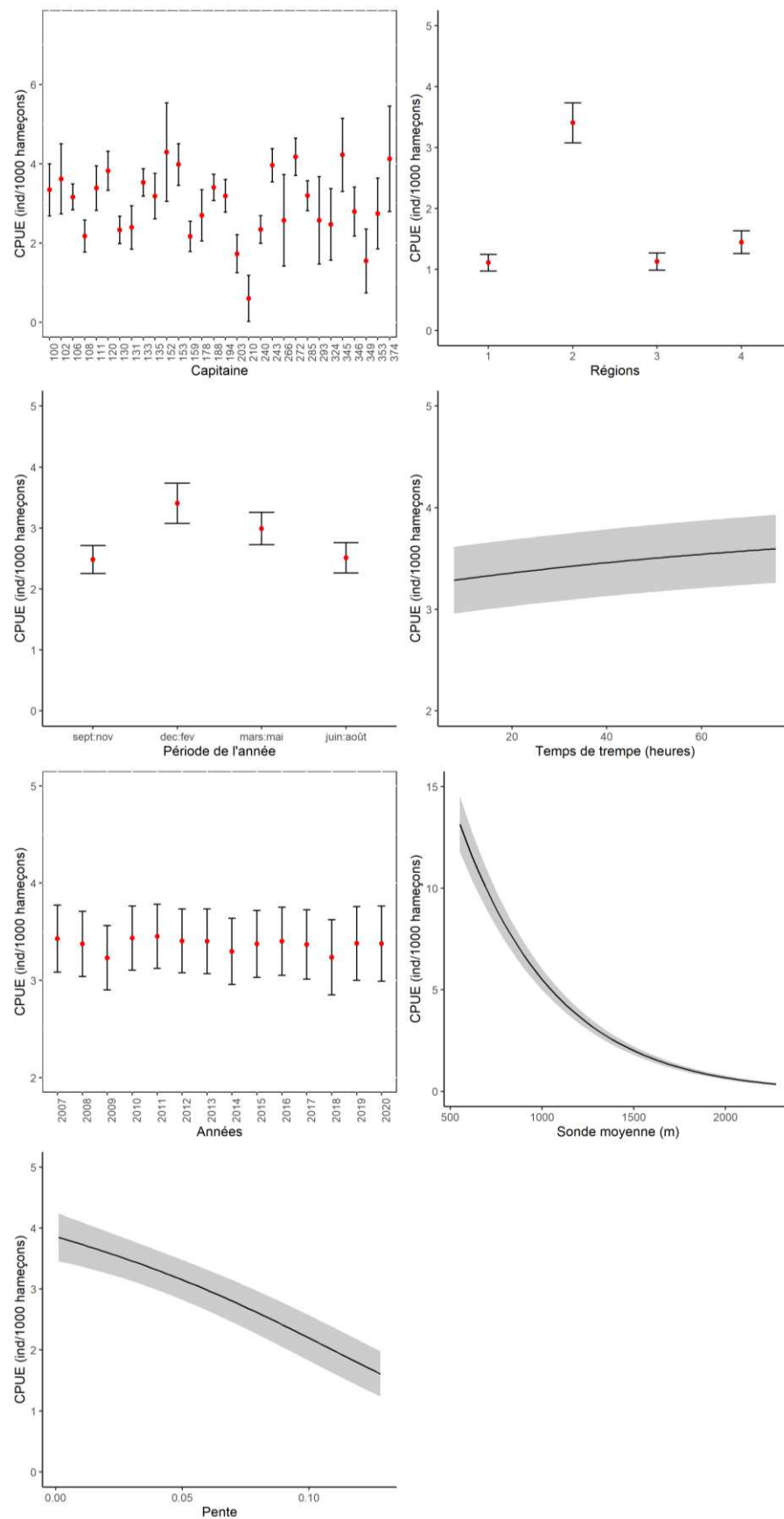


Figure 4. Effet partiel de chaque variable sur la CPUE de *B. irrassa* tel que prédit par le delta-GLM.

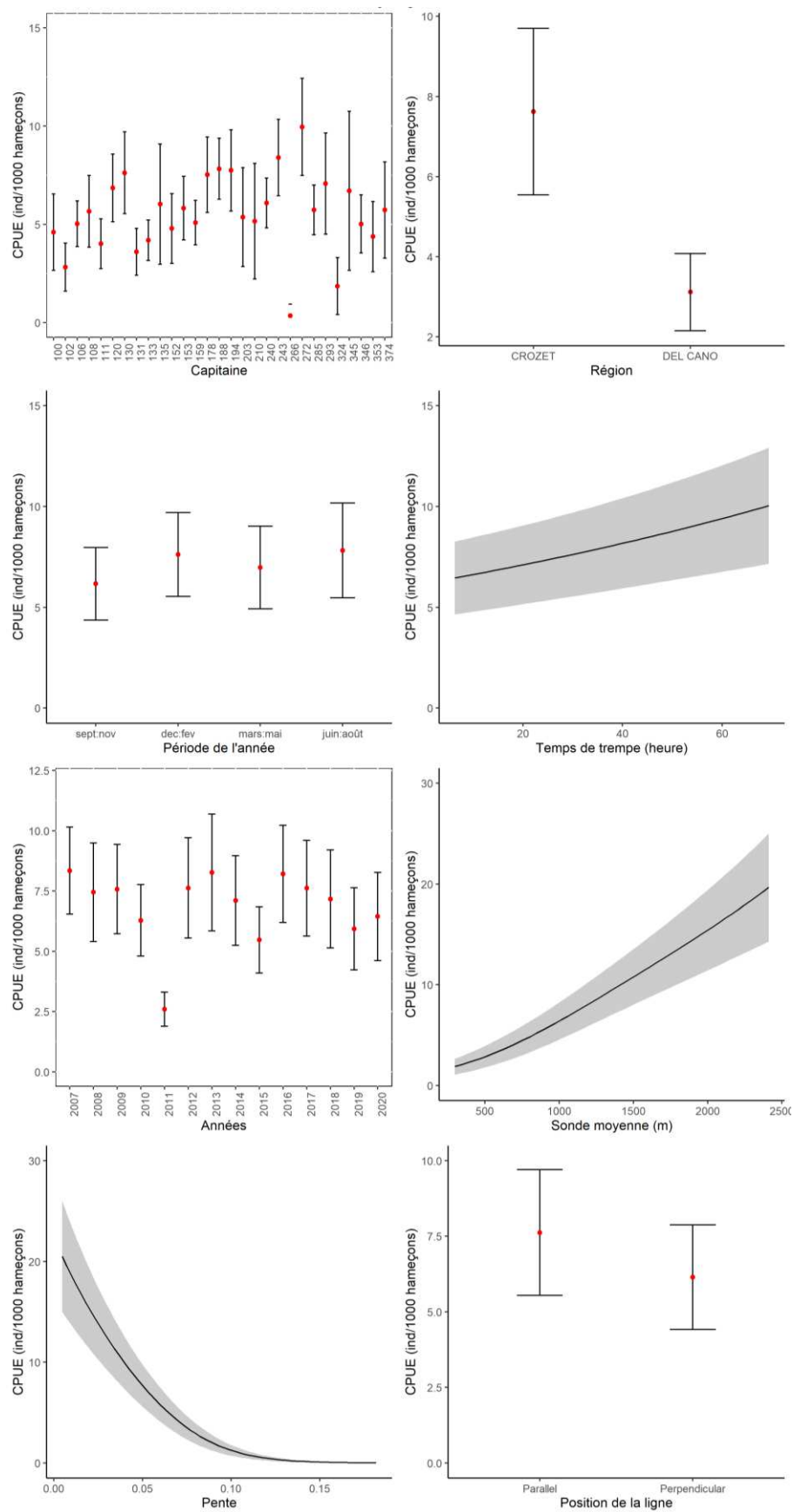


Figure 5. Effet partiel de chaque variable dans sur la CPUE de *A. taaf* tel que prédit par le delta-GLM.

Références

- Faure, J., Péron, C., Gasco, N., Massiot-Granier, F., Spitz, J., Guinet, C., and Tixier, P. 2021. Contribution of toothfish depredated on fishing lines to the energy intake of killer whales off the Crozet Islands: a multi-scale bioenergetic approach. *Marine Ecology Progress Series*, 668: 149–161.
- Gasco, N. 2011. Contributions to marine science by fishery observers in the French EEZ of Kerguelen. *In* The Kerguelen Plateau: marine ecosystem and fisheries, Société française d'ichthyologie, pp. 93–98. Ed. by G. Duhamel and D. Welsford. Paris.
- MNHN, and TAAF. 2020. Guide des Bonnes Pratiques environnementales dans la pêche palangrière de légine australe. <https://partage.mnhn.fr/service/home/~/?auth=co&loc=fr&id=8107&part=2> (Accessed 22 August 2023).
- TAAF. 2019. Plan de gestion de la pêche de la légine Australe *Dissostichus eleginoides* dans les zones économiques exclusives des îles Kerguelen et de l'archipel de Crozet 2019-2025. 2019–59. <https://taaf.fr/content/uploads/2019/10/Plan-de-gestion.pdf> (Accessed 26 October 2022).
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., and Smith, G. M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer Science & Business Media. 579 pp.

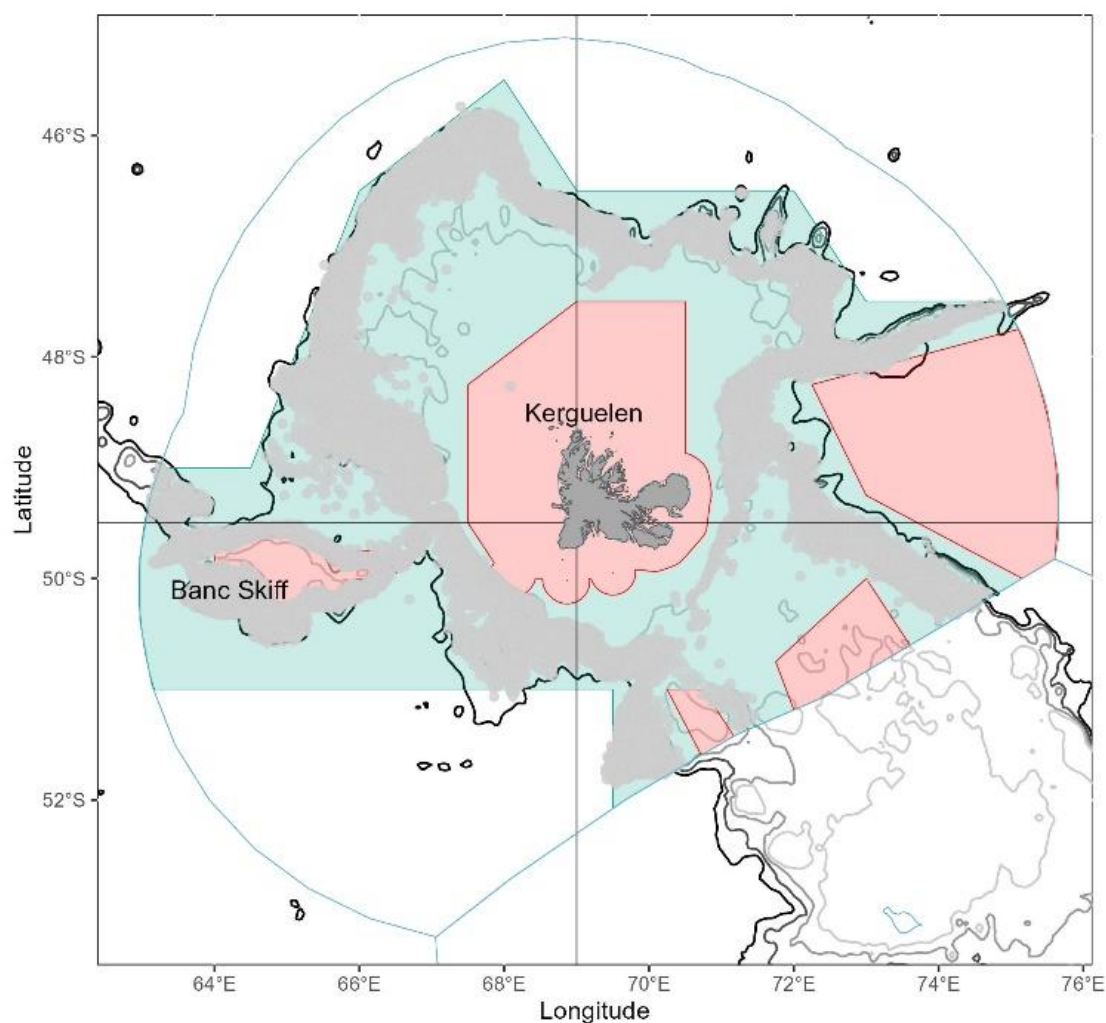


Figure supplémentaire 1. Les zones vertes représentent les zones de protection de la RNN (2006-2022, extension à toute la ZEE en 2022) et les zones rouges, les zones de protection renforcées où la pêche est interdite (2006-2023, pas de changement en 2022). Les isobathes 500 m, 1000 m, 1500 m et 2000 m sont représentés en teintes de gris. Les points gris représentent les points de pêche entre 2006 et 2022. Dans l'analyse de modélisation, la zone est divisée en 4 quarts, représentés ici par les lignes verticales et horizontales noires.

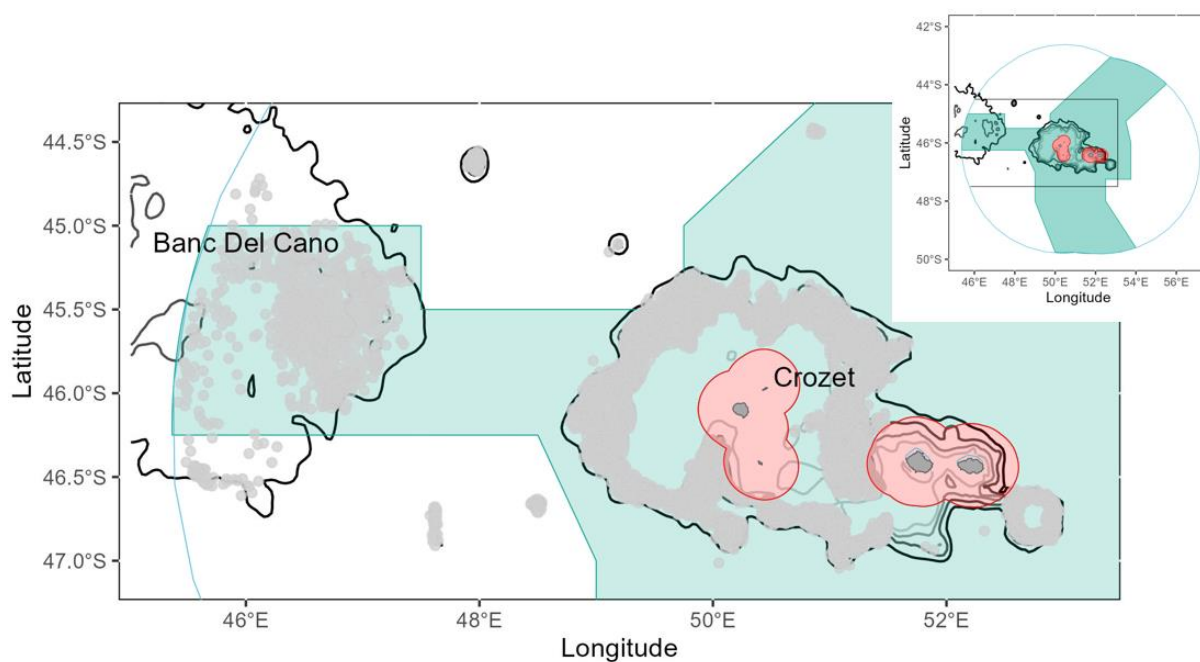
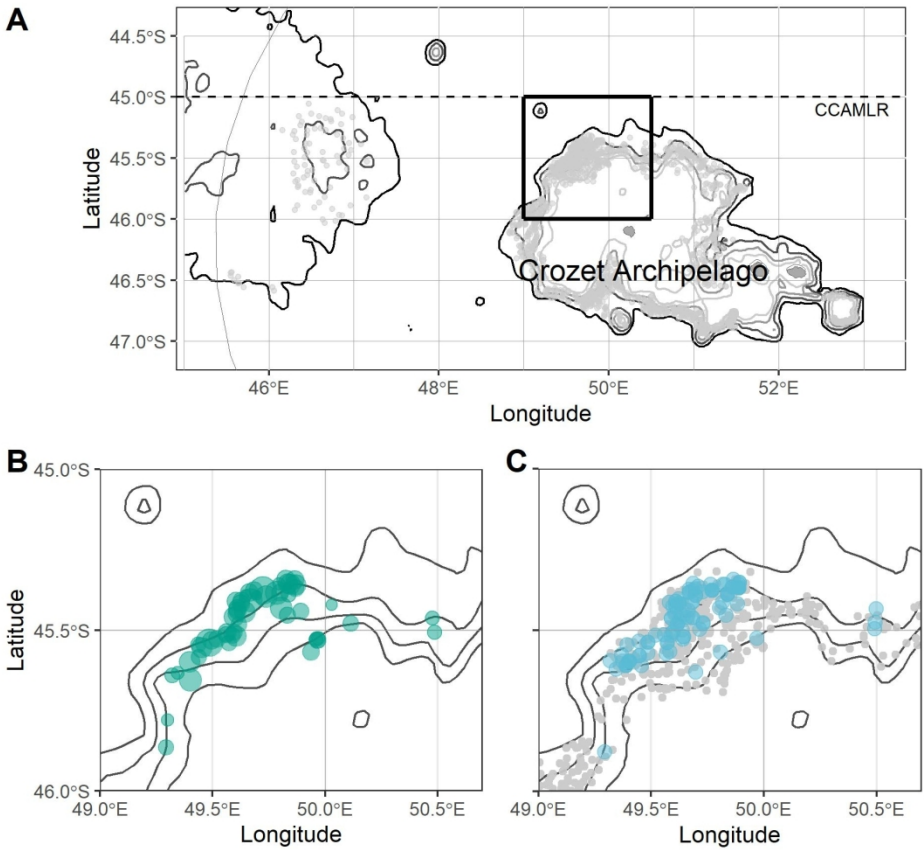


Figure supplémentaire 2. Zone de pêche dans la ZEE de Crozet (représentée par un rectangle noir). Les zones vertes représentent les zones de protection de la RNN (2006-2022, extension à toute la ZEE en 2022) et les zones rouges, les zones de protection renforcées où la pêche est interdite (2006-2023, pas de changement en 2022). Les isobathes 500, 1000, 1500 et 2000 sont représentés en teintes de gris. Les points gris représentent les points de pêche entre 2006 et 2022. Dans l'analyse de modélisation, les données $< 48^{\circ}\text{E}$ sont considérées à Del Cano et $> 48^{\circ}\text{E}$ à Crozet.

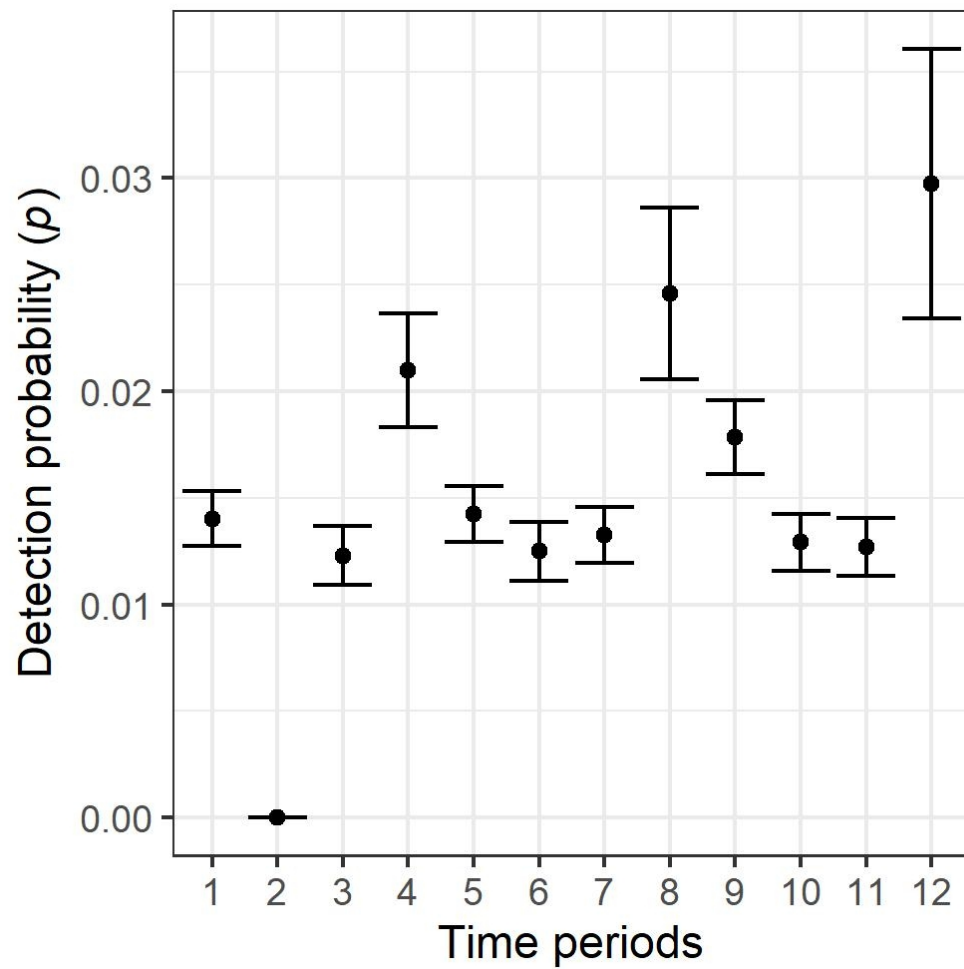
Annexe 8 :

Faure, J., Authier, M., Massiot-Granier, F., Plard, F., Péron, C., 2023. Post-release survival of Whiteleg skate (*Amblyraja taaf*) caught as bycatch on demersal longlines in deep waters of the Southern Ocean (Crozet Archipelago). **Soumis** à *ICES Journal of Marine Science*



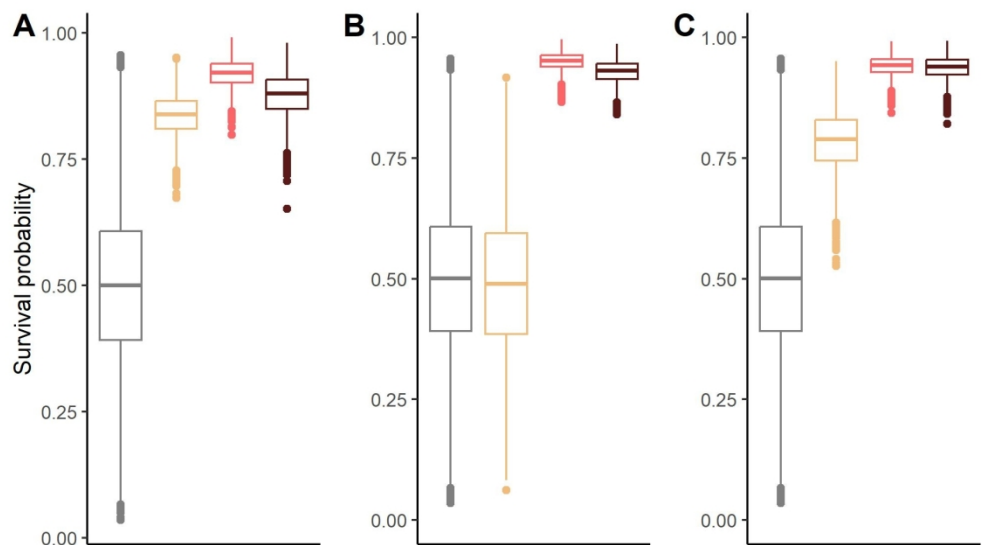
Maps representing the experimental area for tagging in the Crozet fishing area shown by the black rectangle A) and spatial distributions of B) tagged skates (green circles) and C) recaptured skates (blue circles). Grey dots represent location of fishing hauls between April 2020 and March 2023. Black lines correspond to isobaths (500 m; 1000 m; 1,500 m and 2,000 m).

169x149mm (300 x 300 DPI)



Detection probability p estimated for each time period for the Combined effect model.

84x84mm (300 x 300 DPI)



Estimates of survival probabilities of skates, ϕ , for the Combined effect model depending on depth categories: Shallow (camel), Medium (pink) and Deep (dark brown) and skate body size categories: Small (A); Medium (B) and Large (C) individuals. Prior is represented in grey in each panel.

169x99mm (300 x 300 DPI)

**Post-release survival of Whiteleg skate (*Amblyraja taaf*) caught as bycatch on demersal longlines
in deep waters of the Southern Ocean (Crozet Archipelago)**

Johanna Faure¹, Matthieu Authier², Félix Massiot-Granier¹, Floriane Plard^{2,3}, Clara Péron¹

¹Laboratoire de Biologie des Organismes et Ecosystème Aquatiques (BOREA), UMR 8067 –
MNHN, CNRS, IRD, SU, UCN, UA, 43 rue Cuvier, 75005 Paris, France

²Observatoire Pelagis, UAR 3462 CNRS – LRUniv, 5 allée de l'Océan, 17000 La Rochelle,
France

³Independant freelance researcher, Barraque de la Pinatelle, Tremoulet, 15500 Molompize,
France

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Abstract

Whiteleg skate (*Amblyraja taaf*) is a bycatch species commonly discarded in the toothfish fishery operating around the Crozet Archipelago (Southern Ocean). While there are global conservation issues on elasmobranchs, the post-release survival (PRS) of the deep-sea species, *A. taaf*, remained unknown. This study is the first tagging program of *A. taaf* set up to investigate the fate of skates released at sea. More than 2,900 skates were captured, double-tagged and released between 2020 and 2022 to assess PRS using capture-mark-recapture (CMR) models. Our primary result was that skate can survive to capture since 119 skates were recaptured after up to 944 days at liberty. Low detection rate highlighted methodological challenges for CMR models but revealed overall high PRS probabilities of *A. taaf* released by the Crozet fishery (0.92). However, skate size and depth of capture had an effect on PRS with smaller individuals having lower PRS (< 65 cm; 0.84 ± 0.04) as well as skates caught at shallower depths ($< 1,200$ m; 0.83 ± 0.04). Overall, this study suggests the effectiveness of the current management procedure for skate release to limit fishing impact on skates. We ultimately discuss fishing practices that could be considered to further improve survival rate.

Keywords: chondrichthyans, fishery management measures, fishing mortality, discards, Rajidae

Introduction

Elasmobranchs (sharks, skate and rays) are commonly captured in fisheries worldwide, mostly caught as bycatch, i.e., non-intentional catch in fisheries targeting other species (Stevens *et al.*, 2000; Oliver *et al.*, 2015). However, they are typically characterized by life-history traits of long-lived species (slow growth, late maturity, low fecundity and high survival), leading to low

population growth rate and slow recovery after over-exploitation (Stevens *et al.*, 2000; Gedamke *et al.*, 2007; Dulvy *et al.*, 2014; Gallagher *et al.*, 2014b; Barnes *et al.*, 2016; Davidson *et al.*, 2016). Given the recent conservation interest in elasmobranchs, various management measures have been introduced in the past 20 years to prevent the decline of populations, mostly focusing on either fisheries avoiding areas of high density or promoting the release of bycaught individuals (Braccini and Waltrick, 2019). The latter management action, though, is based on the assumption that skates released alive without signs of severe injury will survive with minimal fitness impacts (Chin *et al.*, 2015; Dapp *et al.*, 2016; Womersley *et al.*, 2021). After a condition assessment and hook retrieval by the fishing crew, individuals that are likely to survive are immediately released at sea. The effectiveness of this management measure largely depends on the degree of post-release survival (Ellis *et al.*, 2017). While at-vessel mortality (occurring before or during the capture process) can be easily quantified, post-release mortality (occurring after the release) remains largely unknown (Dapp *et al.*, 2016; Ellis *et al.*, 2017). The subsequent underestimation of fishing mortality may lead to considerable ecological, management and conservation risks and is of dire importance for sound management of bycatch in sustainable fisheries (Campana *et al.*, 2009; Gilman *et al.*, 2013; Barnes *et al.*, 2016).

Assessment of post-release survival rates in elasmobranch field studies commonly rely on either holding tanks or tagging experiments (Ellis *et al.*, 2017). These studies showed a wide range of survival estimates ranging from 17% to 86% depending on species for batoids captured by prawn trawlers in Southern Queensland, Australia (Campbell *et al.*, 2018). Within a species, length of skates has been found to influence their post-release survival with larger individuals more likely to survive due to greater resilience to injury (Benoît *et al.*, 2013; Campbell *et al.*, 2018; Knotek *et al.*, 2020). Gear effect has also been found having an influence on either tag return rates and post-release survival (Nowara *et al.*, 2013). This emphasizes the need of pursuing specific studies on skate bycatch post-release survival (Ellis *et al.*, 2017). However,

while it is well acknowledged that holding animals in tanks has several effects, such as captive stress affecting post-release survival estimates; logistical constraints also limit the implementation of such experiments onboard commercial vessels (Musyl *et al.*, 2011; Benoît *et al.*, 2013; Campbell *et al.*, 2018).

Recently, the use of electronic tagging technologies to determine post-release survival has increased, allowing fine scale behavioral modelling (Musyl *et al.*, 2011). However, due to the high cost of electronic devices, these are typically deployed on small number of individuals and may not be relevant for species for which little is known (Hammerschlag *et al.*, 2011; Dapp *et al.*, 2016; Knotek *et al.*, 2020). In contrast, capture-mark-recapture (CMR) models, through the use of conventional tags may provide broader and longer-term information on generally larger sample size and thus be favored as an initial approach (Bird *et al.*, 2020). Such models have been developed to analyze complex ecological data as CMR data (King, 2012) allowing to differentiate survival from recapture probabilities. However, the estimation of survival parameter usually involves multiple capture events of the same individual (Lebreton *et al.*, 1992; King, 2012; Neat *et al.*, 2015). In fish tagging programs, data are essentially based on single-recapture data with low tag return rate making the application of these widely used models challenging. CMR experiments, are commonly used in fish stock assessment and movement studies (Nowara *et al.*, 2013; Bird *et al.*, 2020), and scarcely employed in post-release survival estimations due to sparse data with low recapture rate (Ellis *et al.*, 2017).

In the Southern Ocean, the Whiteleg skate (*Amblyraja taaf*) is a deep-water species commonly bycaught in the demersal longline fishery targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) including in the exclusive economic zone (EEZ) of the Crozet subantarctic islands (southern Indian Ocean). This fishery is managed by the Administration of the French Overseas Territories, *Terres australes et antarctiques françaises*, within the National Natural Reserve and the general framework of the Convention for the Conservation of Antarctic

Marine Living Resources (Hureau, 2011). Despite the implementation of several measures to reduce skate bycatch such as move-on-rules, the provision of support tools for spatial avoidance of high-density areas and the allocation of fishing quotas based on skate bycatch level, they still represent about 10% of total catch (72 tons in 2021) in this fishery (des Clers and Deleau, 2022). Since 2014, skates release at sea is mandatory after an assessment of external condition. This measure resulted in the release of approximately 90% of the skate catch over the last past 5 years (des Clers and Deleau, 2022). However, physical trauma and physiological stress caused by hooking and hauling as well as the interaction with predators after the release can result in acute and chronic effects. Yet, the fate of released skates is still unknown leading to potential unaccounted mortality raising fishery sustainability and biodiversity conservation issues (Skomal, 2007).

Deep-water species have received less attention than neritic or coastal species (Kyne and Simpfendorfer, 2010; Ellis *et al.*, 2017) but a few studies have been carried out on skate species bycaught in deep-sea fisheries of the Southern Ocean. In South Georgia, a study conducted with holding tanks (on trawlers) on *Amblyraja* spp. revealed skate survival rates from 24% to 75% depending on depth of capture (Endicott and Agnew, 2004). Skates caught at deeper waters being less likely to survive due to changes in pressures or injuries from the hauling process itself than others (Endicott and Agnew, 2004). However, this study, using holding tanks, precluded from the determination of predation effect, is likely to overestimate survival (Fenaughty, 2008). Tagging experiments carried out in the Ross Sea and in Heard Island and MacDonald Island (HIMI) were designed to estimate abundance (van Wijk and Williams, 2005; Parker and Francis, 2018). They revealed low recapture rates of less than 2% on *Amblyraja georgiana* in the Ross Sea (Finucci and Moore, 2022) and *Bathyraja* species in HIMI (Nowara *et al.*, 2013) which can be interpreted as either relatively low survival rates or very large populations.

1
2
3 126 Using the Whiteleg skate bycaught in Crozet longline fishery as a unique case-study, we
4
5 127 investigated for the first time the post-release survival of Southern Ocean skates based on CMR
6
7 128 data in a Bayesian framework. By addressing several challenging methodological issues in a
8
9 129 data-poor context, this study aimed at characterizing skate post-release survival and the
10
11 130 influence of total length and depth of capture on estimates. The ultimate purpose of this study
12
13 131 was to discuss the effectiveness of current management measures for preventing skate
14
15 132 population decline.
16
17
18
19 133
20
21 134 Materials and methods
22
23
24 135 *Tagging and recapture data*
25
26 136 Conventional tagging of *Amblyraja taaf* was carried out by a fishery observer onboard
27
28 137 the commercial fishing vessel ‘*Ile de la Réunion II*’ during three dedicated experiments
29
30 138 conducted off Crozet Archipelago between April and June in 2020, 2021 and 2022.
31
32 139 Approximately 1,000 skates were tagged each year in a well-defined tagging area of 18 500
33
34 140 km² (Figure 1A). This area was selected based on its high bycatch rate (20 skates/1000 hooks
35
36 141 in average during the period 2014-2019) compared to other areas in the Crozet EEZ.
37
38
39
40 142 Skates were tagged with 2 uniquely numbered dart tags (Hallprint, Hindmarsh Valley,
41
42 143 Australia, 66% and Floytag, Seattle, USA, 34%, Supplementary Figure S1) resulting in a total
43
44 144 number of 2 974 double-tagged individuals at the end of the 3-year tagging program (Figure
45
46 145 1B). Upon capture, condition of skates and presence of injury following the capture event were
47
48 146 assessed. Individuals found alive with no injury ‘Uninjured’ or mild injuries ‘good condition’
49
50 147 (as defined in Faure *et al.*, 2022) were tagged and released. A tag was attached externally into
51
52 148 the dorsal side of each wing musculature and tag numbers were reported along with sex, total
53
54 149 length, weight, and wingspan measurements. Data characterizing fishing operations (date,
55
56 150 latitude, longitude, depth) were also systematically reported for each tagged individual. To
57
58
59
60

1
2
3 151 minimize the potential impact of tagging procedure on post-release fate, individual skates were
4
5 152 processed as quickly as possible (1-6 min) and were placed in a well-oxygenated sea water tank
6
7
8 153 for a maximum of 20 min if the skate abundance was too high for individuals to be processed
9
10 154 and released one after the other.

11
12 155 Recaptures occurred on all vessels of the fishing fleet from January 2021 to March 2023.
13
14 156 Tagged skates were mostly detected by crew members during hauling, retained and then handed
15
16
17 157 over to fishery observers in charge of data reporting. Tag numbers, skate condition and injury
18
19 158 types along with sex, length, weight, wingspan measurement and data associated with fishing
20
21 159 operations were recorded. Skate condition and injury types were not used in modelling analysis
22
23 160 because of unrespect of the protocol by one of the fishing observers who tagged skates that
24
25 161 classified 100% of the skates as 'Injured'. Because controlled conditions could not be ensured
26
27 162 onboard fishing vessels without dedicated observer (good handling practices, minimal air
28
29 163 exposure) as well as the risk of misreported tag numbers, skates were retained once recaptured.
30
31
32

33 164 As low recapture rate was expected and because skates were assumed to display limited
34
35 165 movements, as shown in *Bathyraja* species on the Kerguelen Plateau (Nowara *et al.*, 2013), the
36
37 166 fishery manager required fleet vessels to deploy a minimum of 125,000 hooks per year in the
38
39 167 tagging area to maximize tag recapture rate. Since the fleet is operating all along the slopes of
40
41 168 the Crozet archipelago, fishing effort that could lead to recapture were not limited to the tagging
42
43 169 area only (Figure 1A). Nonetheless, no recapture was made outside the tagging area (Figure
44
45 170 1C).
46
47
48

49 171 Recaptures were checked and validated using photo and tag reclaim. All data were
50
51 172 extracted from 'PECHEKER' database hosted and managed by the French National Museum
52
53 173 of Natural History (Martin *et al.*, 2021).
54
55
56 174

175 *Modelling approach*

176 A capture-recapture history matrix (1: captured; 0: not captured) was generated using
177 time intervals of 3 months as sampling units. This time duration was chosen to limit both the
178 occurrence of short-term recaptures and the number of time intervals with no fishing effort. The
179 recapture history matrix resulted in 12 successive sampling periods. Among those, 3 periods,
180 including one with no fishing effort, had no recapture. Short-term recaptures (skates recaptured
181 with a time at liberty <3 months) were excluded from the analysis (n=8).

182 We used Cormack-Jolly-Seber (CJS) model to estimate survival from CMR data.
183 Estimate of survival probability (ϕ_i) gives the probability of an individual i that was first
184 captured at time $t-1$, surviving over period from $t-1$ to t . Estimate of survival probability also
185 depends on recapture probabilities (p_t), the probability for an individual first captured before
186 time t to be recaptured at time t , knowing that it is alive. Several assumptions are associated
187 with CMR analysis and are assumed here, such as homogeneity of rates among individuals
188 (equality of capture rate of individuals of different sizes for example) and independence of
189 individuals (Lebreton *et al.*, 1992).

190 CJS model is generally used to estimate recapture and survival probabilities from data
191 with an initial capture (and tagging) of individuals and multiple recaptures of the same
192 individuals released after each recapture events (King, 2012). In our study, we were expecting
193 more uncertainty in parameter estimates compared to multi-events studies due to its short
194 duration (3 years), the low recapture rate of deep-sea species caught on fishing gear and the
195 unique recapture design. We fitted CJS models using Bayesian statistical methods (Mackey *et al.*, 2008) to help quantify uncertainties in model parameters as advocated in several ecological
196 studies (Rivot *et al.*, 2008; King, 2012).

197 A useful feature of the Bayesian approach is the possibility to incorporate relevant prior
198 information directly into inference about quantities of interest (Mackey *et al.*, 2008). Based on

published study about survival estimates and healing capacities of elasmobranchs (Benoît *et al.*, 2010a; Mandelman *et al.*, 2013; Chin *et al.*, 2015; Campbell *et al.*, 2018; Womersley *et al.*, 2021) and the expertise of specialized veterinarians on mild injuries occurring on skate bycatch (Faure *et al.*, 2022), we expected high post-release survival ($\mu(\varphi) = 0.90$). We therefore constructed an informative prior for the survival probability using a β distribution of:

$$\varphi_i \sim \beta(60.84, 5.52)$$

Table 1. Fishing effort (in hook number set) in the study area per 3-months periods from April 2020 to March 2023

Periods	Number of hooks
1	192 200
2	0
3	40 040
4	649 260
5	210 400
6	59 000
7	127 200
8	825 560
9	466 640
10	97 730
11	77 420
12	1 035 850

Recapture probabilities were strongly correlating to fishing effort (expressed as the total number of hooks set) which varied significantly during the study period (Table 1). Fishing effort was therefore added as a covariate to model the recapture probabilities as follow:

$$\text{logit}(p_t) = \mu_p + \beta_p \times \text{Effort}$$

$$\mu_p \sim N(0, 1.5)$$

$$\beta_p \sim N(0, 1)$$

Where, μ_p is the mean recapture probability and β_p the covariate effect of *Effort* (expressed in number of hooks). The inverse-logit of the resulting values yielded recapture probabilities bounded between 0 and 1.

220 The previous model was considered as a baseline model and we consequently constructed three
 221 other models adding covariates to describe the survival process: size (*Size effect* model), depth
 222 of capture (*Depth effect* model) and the combination of the two variables (*Combined effect*
 223 model). We used less informative prior ($\phi_i \sim \beta(5, 5)$), corresponding to $\mu(\phi)$ of 0.5 since
 224 adding information helped the model convergence. *Size effect* and *Depth effect* models were
 225 built to consider the effect of either size of individuals or depth of capture on survival. Three-
 226 levels variables were constructed based on body size TL and depth at first capture, respectively.
 227 270 individuals were not measured at first capture; they were retrieved from the analysis
 228 resulting in 2,696 skates included in the model based on size and 2,966 skates for *Depth effect*
 229 model. For TL, the 3 categories are: Small ($TL \leq 65$ cm, $n=590$), Medium ($65 \text{ cm} < TL \leq 80$
 230 cm, $n=1196$) and Large ($TL > 80$ cm, $n=910$). For depth, the 3 categories are: Shallow (depth
 231 $\leq 1,200$ m, $n=325$), Medium ($1,200 < \text{depth} \leq 1,500$ m, $n=936$) and Deep (depth $> 1,500$ m,
 232 $n=1435$).

233 To estimate the combined effect of size and depth, the *Combined effect* model was
 234 constructed by creating an indicator variable with nine levels representing each possible
 235 combination of size and depth for each individual (Supplementary Table S1).

236 Survival probabilities, ϕ , are trimestral estimates estimated for each individual and we
 237 present posterior means for each category of individual. This results in one overall estimate for
 238 the *Baseline model*, three estimates for both *Size effect* and *Depth effect* models and nine
 239 estimates for the *Combined effect* model. Recapture probabilities, p , were estimated for each
 240 time period. To compare the different models and assess predictive accuracy, we computed the
 241 Watanabe-Akaike information criterion on the four models retrieving non-measured individuals
 242 in all of them (wAIC ; Gelman *et al.*, 2013).

243 We used the freely available Nimble software in R (version 0.13.1; de Valpine *et al.*,
 244 2022) that implements Markov Chain Monte Carlo (MCMC) algorithms to sample from the

posterior distribution conditional on the observed data (de Valpine *et al.*, 2017). For each model, a double-chain MCMC run was used to assess the convergence of the MCMC runs, and inference was based on 450 000 iterations after parameter convergence was assessed using the rhat statistics ($\text{rhat} < 1.1$; Gelman and Rubin, 1992)

Results

Overall tagging results

Tagging session from 2020 to 2022 (~1,000 tagged skates per year) were completed during 7 days $\pm$ 2 days ($n = 19$ longlines deployed in average). 119 skates were recaptured from January 2021 to March 2023, resulting in an average recapture rate of 4.0%. Body size of tagged skates included in the analysis varied from 34.4 to 105.0 cm TL ($76.3 \text{ cm TL} \pm 12.4 \text{ cm SD}$). They were first caught in depth ranging from 544 m to 1,750 m ($1,399 \text{ m} \pm 234 \text{ m SD}$). At first capture, while most individuals were categorized as having minor injuries (i.e. ‘good condition’; 63%, Supplementary Table S2) with mouth injury being predominant (57%), 37% were uninjured. All skates were recaptured within the tagging area, with the longest distance travelled being 49.7 km ($8.8 \text{ km} \pm 9.1 \text{ km SD}$). None of the tagged skates were recaptured outside the tagging area despite fishing occurring all along the slope of the Crozet EEZ. Average time at liberty was 470 days (1.5 years) while the longest time at liberty was 944 days (2.6 years). All individuals were recaptured with both tags, except one.

Table 2. Posteriors for p estimates, sample size (number of tagged individuals retrieving non-measured individuals) and wAIC for each model.

Model	μ_p	β_p	n	wAIC
1 : Baseline model	-4.56 ± 0.08	0.27 ± 0.09	2,696	1,921
2 : Size effect model	-4.31 ± 0.09	0.29 ± 0.09	2,696	1,882
3 : Depth effect model	-4.40 ± 0.09	0.29 ± 0.09	2,696	1,877
4 : Combined effect model	-4.14 ± 0.09	0.30 ± 0.09	2,696	1,822

266 *Model outputs*

267 Overall, mean posterior estimates of φ_i and p_t were characterized by extreme values. The
 268 *Baseline* model had the highest value of wAIC (1,921 – Table 2) while the *Combined effect*
 269 model, exhibiting the lowest value (wAIC = 1,822), was found to have the better predictive
 270 accuracy of all models.

271 a. Recapture probability

272 A total of 12 recapture probabilities were estimated with $p_2 = 0$ due to the absence of fishing
 273 effort and recapture possibility during this time period (Figure 2). Altogether, estimates of p ,
 274 were found to be positively correlated to the fishing effort with β_p revealing positive values
 275 across all models with increasing recapture probability estimates when the fishing effort
 276 increases (Table 2). Maximum values were reached at the 4th, 8th and 12th time period for all
 277 models.

278 *Combined effect* model revealed the highest values across all models with $\mu_p = -4.14 \pm$
 279 0.09 and $\beta_p = 0.300 \pm 0.1$ (Table 2). Estimates of p varied between 0.012 ± 0.001 and $0.030 \pm$
 280 0.006 at the 3rd and 12th time periods consequently reaching maximum p estimates (Figure 2).
 281 Trends of estimates over time were similar across the four models (Figure 2 and Supplementary
 282 Figure S2).

283 b. Survival probability

284 Overall, survival probability estimates were high with the *Baseline* model presenting the highest
 285 estimate across all models with $\varphi = 0.98 \pm 0.007$ giving an annual survival probability of 0.92
 286 (Supplementary Figure S3A). The *Combined effect* model revealed mean φ_i estimates were
 287 minimal for the groups characterized by *Shallow depth* with *Large size*Shallow depth*
 288 displaying the minimal survival probability estimate ($\varphi_7 = 0.79 \pm 0.06$) excluding *Medium size**
 289 *Shallow depth* estimate ($\varphi_4 = 0.49 \pm 0.15$), most likely following the prior distribution due to

small sample size of this category ($n=10$ – Figure 3). However, all depth categories together, smallest individuals have lower survival probabilities (≤ 0.92) while maximal estimates were reached by *Medium size*Medium depth* ($\phi_5 = 0.95 \pm 0.02$). This pattern was also highlighted by single effect models (Supplementary Figures S3B and S3C). Uncertainty was the lowest for classes excluding categories comprising *Small size* or *Shallow depth*.

Discussion

Our study estimated for the first time the post-release survival of deep-sea skates released alive from demersal longlines in the Southern Ocean. Although previous studies estimated the at-vessel mortality or immediate mortality of skate species captured by longline fisheries maintaining individuals in holding tanks, the present study is the first to investigate the long-term survival at sea through conventional tagging experiments. Our results suggest that *A. taaf* released in good condition on demersal longlines have high survival rates ($> 92\%$) with body size and depth having an effect. The low detection probability ($< 2\%$) highlights the challenge of applying CMR methods on deep-sea bycatch species.

Detection probability

Our tagging experiment led to higher tag return rate (4%) than previous tagging experiments carried out in the Southern Ocean ($< 2\%$ in HIMI and the Ross Sea ; McCully *et al.*, 2013; Nowara *et al.*, 2013; Finucci and Moore, 2022). This may be mostly due to its design with limited extent of the study area and localized fishing effort. Tag return rate remained low, however, compared to others areas and gears such as trawl fisheries of the English Channel (North Atlantic Ocean) where tag return rates may be up to 35% for Rajidae (Simpson *et al.*, 2020). Gear type and relatively limited fishing effort in the Crozet EEZ may explain this particularly low tag return rate of deep-sea species caught on demersal longlines. Tag return

rate being indeed higher using less selective gear as trawls associated with intensive fishing effort (McCully *et al.*, 2013; Nowara *et al.*, 2013; Simpson *et al.*, 2020)

Maximum detection probabilities were obtained for time periods from January to March when fishing effort peaked in Crozet EEZ. The detection probability may also depends on vessels and crew member awareness (Fenaughty, 2008).

None of the recaptures was made outside of the tagging area despite significant effort nearby and all around the slope of the Crozet Archipelago (Figure 1A). Calculation of distances travelled between release and recapture locations also suggests limited movements of skates with an average distance travelled of 8 km, similar to the length of longlines. This strong site fidelity patterns is consistent with previous studies performed on other deep-sea skate species in the Southern Ocean (Nowara *et al.*, 2013), and seems to confirm the closed population hypothesis made for this study. However, it is possible that migratory patterns outside the study area of some migratory individuals were hidden as recaptures only relied on two capture events by commercial vessels within the fishing area (Neat *et al.*, 2015; Bass *et al.*, 2017; Simpson *et al.*, 2020).

Post-release survival estimates

Post-release survival probability of *A. taaf* was high across all individuals (*Baseline* model – 0.92 annual survival). This estimate is high compared to other species such as *Amblyraja* spp. bycaught in toothfish longline fishery in South Georgia where survival has been estimated between 0.24 and 0.75 depending on depth through holding tank experiments (Endicott and Agnew, 2004; Ellis *et al.*, 2017). However, in our study, we only considered individuals alive or with minor injuries, resulting in consistent results with assumed natural survival for long-lived species, similar with post-release survival rates estimated for *Leucoraja ocellata* captured in the Gulf of St Lawrence (0.9 ; Benoît *et al.*, 2010a; Mandelman *et al.*, 2013). Our result thus

revealed that capture may have limited effect on survival of individual released alive. In addition, scars assumed to be related to previous capture events were sometimes reported (Unpublished data) which is consistent with good healing capacities characterizing elasmobranch group (Benoît *et al.*, 2013; Chin *et al.*, 2015).

Using body size and depth of capture as covariates to describe the survival process (*Combined* model) allowed better fit to the data. Estimated parameter of ϕ and p were less extreme but consistent with *Baseline* model and single effect models (*Size effect* and *Depth effect*). These results revealed that both size and depth influenced survival probability, which is in accordance with the literature (Ellis *et al.*, 2017). Overall survival probabilities were lower for smallest individuals (likely to be juveniles), all depth categories together, than for other size categories. This matched previous results obtained from holding tanks experiments and could be related to the lower efficiency of healing capacities in juveniles (Benoît *et al.*, 2013; Campbell *et al.*, 2018) as well as increased predation at the release (Fenaughty, 2008; Raby *et al.*, 2014).

Previous studies led on trawl bycatch species showed decreasing survival as depth increased (Endicott and Agnew, 2004) while our study revealed nonlinear effect of depth with minimal survival at shallow depths and maximum survival at medium depths (all size categories together). At depths > 1,500 m, the survival probability increased with increasing body size with minimal and maximal survival rates for small individuals and large individuals, respectively. Soaking time is known to increase with increasing depths raising asphyxia risks and fatigue. The high sensitivity to injuries of juveniles may therefore explain their lower survival probability at depths (Benoît *et al.*, 2013; Dapp *et al.*, 2016; Campbell *et al.*, 2018). In contrast, survival is minimal for skates captured at shallower depths (< 1,200 m) independently to their size. This relationship was also highlighted for the little skate (*Leucoraja eurinacea*, captured < 50 m) in Northwest Atlantic (Knotek *et al.*, 2018). In this latter, it was assumed that shallower

depths were associated with different fishing behavior intensifying physical interactions with captured individuals. In longline fishery, one explanation would be increasing barotrauma and injury risks due to increased hauling speed. Conversely to trawl, in longline fisheries hauling speed varies depending on the length of the line and depth with shorter and shallower lines being hauled faster than longer and deeper lines. In the Crozet EEZ in particular, hauling speed may be significantly high at shallow depths to limit interactions with marine mammals (Tixier *et al.*, 2015), potentially increasing the severity of skate injuries due to the pressure exerted by the hook on the jaws. However, little is known about the effect of hauling speed on skate injury due the difficulty of measuring this parameter accurately.

While acknowledging potential limitations of CMR models in a data-poor context, our study is the first attempt to quantify post-released survival using this type of approaches, shedding light on a critical parameter for fishery management evaluation and decision.

Limitations and future work

Survival and detection probabilities were found to be extreme values, one being very high (survival) and the other being very low (detection). With data-poor situation and uneven fishing effort through time to ensure recapture, our results may be affected by the structure of Bayesian models. Prior assumptions, may indeed, force both recapture and survival estimates to extreme values in absence of more informative data (Zeh *et al.*, 2002).

The unique design of the tagging protocol was appropriate given the better tag return rate when compared to similar protocols conducted previously in the Southern Ocean. All recaptured individuals still have their two tags except for one that has shed one tag. Given the time frame of the study (3 years) and the high proportion of double-tagged skates at recapture, tag-shedding was therefore considered negligible in this study. This was a supportive result

while tag-shedding has been significant in other tagging studies (90% ; van Wijk and Williams, 2005; Mormède and Dunn, 2010).

In addition, important variability was observed in tag return-rate among fishing vessels highlighting variability in crew awareness to detect tags or in the captain capacity to set lines in locations where skates were tagged. Having a protocol forcing fishing vessels to visit regularly fixed research stations where skates would be tagged could decrease heterogeneity in detection probability estimates.

Other methods have also been used to quantify post-release mortality, such as qualitative health assessments (Benoît *et al.*, 2010b, 2013) and blood-physiology studies (Skomal, 2007; Gallagher *et al.*, 2014a; Campbell *et al.*, 2018; Whitney *et al.*, 2021) but they may not be necessarily relevant to inform post-release survival estimates (Ellis *et al.*, 2017) since this only rely on immediate assessment and that death could occur few hours after releases. However, this may provide good predictors of post-release mortality when combined with tagging. Adding injury assessment, health assessment or blood physiology as covariates in CMR models could indeed help identify physical or physiological proxies of post-release survival.

Implications for conservation and fishery management

Post-release survival estimated by CJS models showed that *A. taaf* released in good condition by the crew of the French longline fishing fleet in Crozet EEZ have high survival rate (> 0.92), probably comparable to natural survival. However, individuals caught in shallow water ($< 1,200$ m; 0.83 ± 0.04) as well as small individuals considering all depth categories (< 65 cm; 0.84 ± 0.04) exhibited overall lowest survival values. These results highlighted the effectiveness of the management measure consisting in releasing skates in good condition. Nevertheless, changes in the fishing strategy such as reduced hauling speed at shallow depths or limited soaking time at deeper depths could have a positive effect on survival rate, especially for the smallest

individuals for which increased mortality has significant effect on population dynamic (Walker and Hislop, 1998). Post-release mortality is also known to be minimized through good handling practices onboard including limited air exposure (Musyl *et al.*, 2011; Benoît *et al.*, 2013; Poisson *et al.*, 2019; Murua *et al.*, 2021).

Our study also highlighted site fidelity according to movement patterns. Site fidelity could result in elevated vulnerability with increased catchability and potential multiple captures during an individual lifetime given the relatively limited fishing area all along the slope of the Crozet archipelago (Simpson *et al.*, 2020).

Overall, our results suggest low fishing mortality in skates bycaught at Crozet since only 10% of the skates are retained (poor condition) and post-release survival estimates are high. In this study we only explored post-release survival of individuals with minor injuries but the high post-release survival and elasmobranchs good healing capacities, we could further explore survival of more severely injured individuals (Benoît *et al.*, 2010a). However, post-release survival is likely to be species-related and cannot be extrapolated to other skate species as, for example, *Bathyraja* species in Kerguelen waters for which post-release survival is unclear due to low tag return rate. Morphological differences between *Amblyraja* and *Bathyraja* species may explain such tag return rate differences (Campbell *et al.*, 2018) with *A. taaf* being very brawny while *Bathyraja* sp. are more smooth and soft to touch, being thus less resistant and more susceptible to suffer significant injuries.

All together these results represent a first step towards assessing fishing mortality in skate caught in the Crozet fishery. Recent estimate of total abundance of the population will be useful to ultimately estimate fishing mortality rate. However, basic information on life history traits (growth, longevity, length frequency distributions) are still lacking and the use of skate

biometry data at first capture and recapture could inform on growth and help increasing knowledge on the Whiteleg skate biology (Dureuil *et al.*, 2022).

Acknowledgements

We thank Marc Leménager, Julie Caquelard and Camille Biechy for carrying out the tagging experiments of skates and the many people who helped in handling skates, including fishery observers, crew members and captain of the fishing vessel *Ile de la Réunion II*. We also thank the shipowner, COMATA, for supporting this work and the staff of the Administration of the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), including Simon Fournier and Sylvain Lenoir for technical coordination. We are grateful to Samuel Iglésias (MNHN) for his assistance providing alternative tags and all other people reacting to the delayed arrival of our own tags (François Garren, Sylvain Bonhommeau, Thomas Barreau, Jaimie Cleeland, Tim Lamb and Scott Cooper). This work was financially supported by TAAF, Fondation d'entreprises des mers australes and the Ocean Stewardship Fund (OSF) program of Marine Stewardship Council.

Data availability statement

The data underlying this article will be shared on reasonable request to the corresponding author.

References

- Barnes, C., Butcher, P., Macbeth, W., Mandelman, J., Smith, S., and Peddemors, V. 2016. Movements and mortality of two commercially exploited carcharhinid sharks following longline capture and release off eastern Australia. *Endangered Species Research*, 30: 193–208.
- Bass, N. C., Mourier, J., Knott, N. A., Day, J., Guttridge, T., and Brown, C. 2017. Long-term migration patterns and bisexual philopatry in a benthic shark species. *Marine and Freshwater Research*, 68: 1414.

- 463 Benoît, H., Swain, D., Niles, M., LeBlanc, S., and Davidson, L. A. 2010a. Incidental catch amounts and
464 potential post-release survival of winter skates (*Leucoraja ocellata*) captured in the southern Gulf of
465 St. Lawrence (2006-2008).
- 466 Benoît, H. P., Hurlbut, T., and Chassé, J. 2010b. Assessing the factors influencing discard mortality of
467 demersal fishes using a semi-quantitative indicator of survival potential. *Fisheries Research*, 106:
468 436–447.
- 469 Benoît, H. P., Plante, S., Kroiz, M., and Hurlbut, T. 2013. A comparative analysis of marine fish species
470 susceptibilities to discard mortality: effects of environmental factors, individual traits, and phylogeny.
471 *ICES Journal of Marine Science*, 70: 99–113.
- 472 Bird, C., Burt, G. J., Hampton, N., McCully Phillips, S. R., and Ellis, J. R. 2020. Fifty years of tagging
473 skates (Rajidae): using mark-recapture data to evaluate stock units. *Journal of the Marine Biological
474 Association of the United Kingdom*, 100: 121–131.
- 475 Braccini, J. M., and Waltrick, D. 2019. Species-specific at-vessel mortality of sharks and rays captured
476 by demersal longlines. *Marine Policy*, 99: 94–98.
- 477 Campana, S., Joyce, W., and Manning, M. 2009. Bycatch and discard mortality in commercially caught
478 blue sharks *Prionace glauca* assessed using archival satellite pop-up tags. *Marine Ecology Progress
479 Series*, 387: 241–253.
- 480 Campbell, M. J., McLennan, M. F., Courtney, A. J., Simpfendorfer, C. A., Campbell, M. J., McLennan,
481 M. F., Courtney, A. J., *et al.* 2018. Post-release survival of two elasmobranchs, the eastern shovelnose
482 ray (*Aptychotrema rostrata*) and the common stingaree (*Trygonoptera testacea*), discarded from a
483 prawn trawl fishery in southern Queensland, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 69: 551–
484 561. CSIRO PUBLISHING.
- 485 Chin, A., Mourier, J., and Rummer, J. L. 2015. Blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) show
486 high capacity for wound healing and recovery following injury. *Conservation Physiology*, 3: cov062.
- 487 Dapp, D. R., Huveneers, C., Walker, T. I., Drew, M., and Reina, R. D. 2016. Moving from Measuring to
488 Predicting Bycatch Mortality: Predicting the Capture Condition of a Longline-Caught Pelagic Shark.
489 *Frontiers in Marine Science*, 2.
490 <http://journal.frontiersin.org/Article/10.3389/fmars.2015.00126/abstract> (Accessed 28 September
491 2021).
- 492 Davidson, L. N. K., Krawchuk, M. A., and Dulvy, N. K. 2016. Why have global shark and ray landings
493 declined: improved management or overfishing? *Fish and Fisheries*, 17: 438–458.
- 494 de Valpine, P., Turek, D., Paciorek, C. J., Anderson-Bergman, C., Lang, D. T., and Bodik, R. 2017.
495 *Programming With Models: Writing Statistical Algorithms for General Model Structures With
496 NIMBLE*. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 26: 403–413. Taylor & Francis.
- 497 de Valpine, P., Paciorek, C., Turek, D., Michaud, N., Anderson-Bergman, C., and Obermeyer, F. 2022.
498 *Nimble: MCMC, Particle Filtering, and Programmable Hierarchical Modeling*. [https://r-
499 nimble.org/manuals/NimbleUserManual.pdf](https://r-nimble.org/manuals/NimbleUserManual.pdf) (Accessed 6 October 2022).
- 500 des Clers, S., and Deleau, M. 2022. Marine Stewardship Council (MSC) third Surveillance Audit :
501 SARPC Kerguelen and Crozet toothfish (*Dissostichus eleginoides*) fishery. Control Union (UK) Limited.

- Dulvy, N. K., Fowler, S. L., Musick, J. A., Cavanagh, R. D., Kyne, P. M., Harrison, L. R., Carlson, J. K., *et al.* 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife*, 3: e00590. eLife Sciences Publications, Ltd.
- Dureuil, M., Aeberhard, W. H., Dowd, M., Pardo, S. A., Whoriskey, F. G., and Worm, B. 2022. Reliable growth estimation from mark-recapture tagging data in elasmobranchs. *Fisheries Research*, 256: 106488.
- Ellis, J. R., Phillips, S. R. M., and Poisson, F. 2017. A review of capture and post-release mortality of elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*, 90: 653–722.
- Endicott, M., and Agnew, D. J. 2004. The survivorship of rays discarded from the South Georgia longline fishery. *CCAMLR Science*, 11: 155–164.
- Faure, J., Jones, R., Grima, M., Péron, C., Gasco, N., Lamb, T. D., Ziegler, P., *et al.* 2022. A condition assessment and handling guideline for skate (Rajiforms) by-catch in longline fisheries : Lessons from the Southern Indian Ocean. CCAMLR, Hobart, Australia.
<https://meetings.ccamlr.org/system/files/meeting-documents-with-covers/2023-02/24271-en-merged.pdf> (Accessed 10 March 2023).
- Fenaughty, J. M. 2008. A review of the methods used to release skates (Rajids), with or without tags, in Antarctic Exploratory Fisheries. CCAMLR, Hobart, Australia. 22 pp.
<https://partage.mnhn.fr/service/home/~/?auth=co&loc=fr&id=27361&part=3> (Accessed 18 May 2021).
- Finucci, B., and Moore, B. R. 2022. Update of skate tagging programme in the Ross and Amundsen Sea regions. CCAMLR, Hobart, Australia. 10 pp.
- Gallagher, A., Serafy, J., Cooke, S., and Hammerschlag, N. 2014a. Physiological stress response, reflex impairment, and survival of five sympatric shark species following experimental capture and release. *Marine Ecology Progress Series*, 496: 207–218.
- Gallagher, A. J., Orbesen, E. S., Hammerschlag, N., and Serafy, J. E. 2014b. Vulnerability of oceanic sharks as pelagic longline bycatch. *Global Ecology and Conservation*, 1: 50–59.
- Gedamke, T., Hoenig, J. M., Musick, J. A., DuPaul, W. D., and Gruber, S. H. 2007. Using Demographic Models to Determine Intrinsic Rate of Increase and Sustainable Fishing for Elasmobranchs: Pitfalls, Advances, and Applications. *North American Journal of Fisheries Management*, 27: 605–618. Taylor & Francis.
- Gelman, A., and Rubin, D. B. 1992. Inference from Iterative Simulation Using Multiple Sequences. *Statistical Science*, 7: 457–472. Institute of Mathematical Statistics.
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., Dunson, D. B., Vehtari, A., and Rubin, D. B. 2013. *Bayesian Data Analysis*, Third Edition. CRC Press. 677 pp.
- Gilman, E., Suuronen, P., Hall, M., and Kennelly, S. 2013. Causes and methods to estimate cryptic sources of fishing mortality. *Journal of Fish Biology*, 83: 766–803.
- Hammerschlag, N., Gallagher, A. J., and Lazarre, D. M. 2011. A review of shark satellite tagging studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 398: 1–8.

- Hureau, J.-C. 2011. Marine Research on the Kerguelen Plateau: from early scientific expeditions to current surveys under the CCAMLR objectives. *In* The Kerguelen Plateau: marine ecosystem and fisheries, pp. 5–13. Paris.
- King, R. 2012. A review of Bayesian state-space modelling of capture–recapture–recovery data. *Interface Focus*, 2: 190–204.
- Knotek, R., Kneebone, J., Sulikowski, J., Curtis, T., Jurek, J., and Mandelman, J. 2020. Utilization of pop-up satellite archival transmitting tags to evaluate thorny skate (*Amblyraja radiata*) discard mortality in the Gulf of Maine groundfish bottom trawl fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 77: 256–266.
- Knotek, R. J., Rudders, D. B., Mandelman, J. W., Benoît, H. P., and Sulikowski, J. A. 2018. The survival of rajids discarded in the New England scallop dredge fisheries. *Fisheries Research*, 198: 50–62.
- Kyne, P. M., and Simpfendorfer, C. 2010. Deepwater chondrichthyans. *In* Sharks and Their Relatives II : Biodiversity, Adaptive Physiology, and Conservation, pp. 37–113. Ed. by J. C. Carrier, J. A. Musick, and M. Heithaus.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J., and Anderson, D. R. 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *In* Ecological Monographs, The Ecological Society of America, pp. 67–118.
- <https://partage.mnhn.fr/service/home/~/?auth=co&loc=fr&id=56616&part=2> (Accessed 6 October 2022).
- Mackey, B. L., Durban, J. W., Middlemas, S. J., and Thompson, P. M. 2008. A Bayesian estimate of harbour seal survival using sparse photo-identification data. *Journal of Zoology*, 274: 18–27.
- Mandelman, J. W., Cicia, A. M., Ingram, G. W., Driggers, W. B., Coutre, K. M., and Sulikowski, J. A. 2013. Short-term post-release mortality of skates (family Rajidae) discarded in a western North Atlantic commercial otter trawl fishery. *Fisheries Research*, 139: 76–84.
- Martin, A., Chazeau, C., Gasco, N., Duhamel, G., and Pruvost, P. 2021. Data Curation, Fisheries, and Ecosystem-based Management: the Case Study of the Pecheker Database. *International Journal of Digital Curation*, 16: 31.
- McCully, S. R., Goldsmith, D., Burt, G., Scott, R., and Ellis, J. R. 2013. An overview of tagging skates (Rajiformes) and CCAMLR skate tagging data.
- https://www.ccamlr.org/en/system/files/meeting_documents/sam-13-25r1_0.pdf (Accessed 10 November 2020).
- Mormède, S., and Dunn, A. 2010. Characterisation of skate catches in the Ross Sea Region. CCAMLR, Hobart, Tas. 21 pp. https://meetings.ccamlr.org/system/files/meeting_documents/en_7301.pdf (Accessed 30 May 2023).
- Murua, Ferarios, Grande, Moreno, Onandia, Ruiz, Zudaire, *et al.* 2021. Developing solutions to increase survival rates of vulnerable bycatch species in tuna seiner FAD fisheries. 11. IOTC.
- https://www.bmis-bycatch.org/system/files/zotero_attachments/library_1/KCJIT6WK%20-%20IOTC-2021-WGFAD02-11_rev1.pdf (Accessed 21 June 2022).
- Musyl, M. K., Brill, R., Curran, D. S., Fragoso, N. M., McNaughton, L., Nielsen, A., Kikkawa, B. S., *et al.* 2011. Postrelease Survival, Vertical And Horizontal Movements, And Thermal Habitats Of Five Species Of Pelagic Sharks In The Central Pacific Ocean. *VIMS Articles*.

- Neat, F., Pinto, C., Burrett, I., Cowie, L., Travis, J., Thorburn, J., Gibb, F., *et al.* 2015. Site fidelity, survival and conservation options for the threatened flapper skate (*Dipturus cf. intermedia*). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 25: 6–20.
- Nowara, G. B., Lamb, T., and Welsford, D. C. 2013. Skate tagging in the Heard Island and McDonald Island (Division 58.5.2) toothfish fishery up to 2013. CCAMLR, Hobart, Australia. 10 pp.
- Oliver, S., Braccini, M., Newman, S. J., and Harvey, E. S. 2015. Global patterns in the bycatch of sharks and rays. *Marine Policy*, 54: 86–97.
- Parker, S., and Francis, M. 2018. Proposal for a skate tagging programme in the Ross Sea region to estimate the local biomass trend for starry skates (*Amblyraja georgiana*): 12.
- Poisson, F., Catteau, S., Chiera, C., and Groul, J.-M. 2019. The effect of hook type and trailing gear on hook shedding and fate of pelagic stingray (*Pteroplatytrygon violacea*): New insights to develop effective mitigation approaches. *Marine Policy*: 5.
- Raby, G. D., Packer, J. R., Danylchuk, A. J., and Cooke, S. J. 2014. The understudied and underappreciated role of predation in the mortality of fish released from fishing gears. *Fish and Fisheries*, 15: 489–505.
- Rivot, E., Prévost, E., Cuzol, A., Baglinière, J.-L., and Parent, E. 2008. Hierarchical Bayesian modelling with habitat and time covariates for estimating riverine fish population size by successive removal method. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 117–133.
- Simpson, S. J., Humphries, N. E., and Sims, D. W. 2020. The spatial ecology of Rajidae from mark-recapture tagging and its implications for assessing fishery interactions and efficacy of Marine Protected Areas. *Fisheries Research*, 228: 105569.
- Skomal, G. B. 2007. Evaluating the physiological and physical consequences of capture on post-release survivorship in large pelagic fishes. *Fisheries Management and Ecology*, 14: 81–89.
- Stevens, J., Bonfil, R., Dulvy, N. K., and Walker, P. A. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 476–494.
- Tixier, P., Vacquie Garcia, J., Gasco, N., Duhamel, G., and Guinet, C. 2015. Mitigating killer whale depredation on demersal longline fisheries by changing fishing practices. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 1610–1620.
- van Wijk, E. M., and Williams, R. 2005. Biological and fishery information for skates in division 58.5.2. CCAMLR, Hobart, Australia.
- https://www.ccamlr.org/en/system/files/meeting_documents/en_841.pdf (Accessed 10 November 2020).
- Walker, P. A., and Hislop, J. R. G. 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 392–402. Oxford Academic.
- Whitney, N. M., Lear, K. O., Morris, J. J., Hueter, R. E., Carlson, J. K., and Marshall, H. M. 2021. Connecting post-release mortality to the physiological stress response of large coastal sharks in a commercial longline fishery. *PLOS ONE*, 16: e0255673. Public Library of Science.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Womersley, F., Hancock, J., Perry, C. T., and Rowat, D. 2021. Wound-healing capabilities of whale sharks (*Rhincodon typus*) and implications for conservation management. *Conservation Physiology*, 9: coaa120.

Zeh, J., Poole, D., Miller, G., Koski, W., Baraff, L., and Hugh, D. 2002. Survival of Bowhead Whales, *Balaena mysticetus*, Estimated from 1981–1998 Photoidentification Data. *Biometrics*, 58: 832–840.

For Review Only

Annexe 9 :

Faure, J., Péron, C., Grüss, A. Skate abundance estimations using vector autoregressive spatio-temporal models (VAST modelling platform).

Skate abundance estimations using vector autoregressive spatio-temporal models (VAST modelling platform)

Faure J.¹, Péron C.¹ and Grüss A.². *En préparation*

¹ Laboratoire de Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA) – Muséum national d'Histoire Naturelle (MNHN), CNRS, IRD, SU, UCN, UA, Paris, France.

² National Institute of Water and Atmospheric Research Ltd (NIWA), 301 Evans Bay Parade, Greta Point, Wellington 6021, New Zealand

Introduction

Fishery scientist often aimed to assess impact of fishing on stock or ecosystem using a wide variety of model types (Link and Browman, 2014). However, population density and its change over time for multiple locations, times and species can be estimated using spatio-temporal models. Spatio-temporal vector autoregressive models (VAST) are spatialized statistical models that consider spatial variations in distribution, linked to environmental and spatio-temporal variation in distribution. By also considering catchability variables (variables that will influence the catch rate) and spatio-temporal autocorrelation, these models are increasingly used to estimate fish abundance or biomass (Thorson, 2019). Density covariates approximate processes that influence true fish abundances, contrary to catchability covariates that measure processes that influence sampling (Thorson, 2022).

Material and Methods

Data collection

Data were collected via the observation of 25% of each line by fishery observers in Kerguelen and Crozet EEZs between 2006 and 2022. Catch data associated with spatio-temporal

information such as year, coordinates and depth, as well as data on the number of hooks and vessel identification, were also extracted from the Pecheker (Martin et al., 2021).

Modelling abundance

We developed vector autoregressive spatio-temporal (VAST) models, which were implemented using R package VAST (Thorson, 2019) and run with R software (version 4.0.2) through the Microsoft R Open portal for computational efficiency. For each species group, we fitted spatio-temporal models (that included the effects of bottom depth) to catch rate data expressed as numerical catches per km² assuming a bait plume of 0.28 km around the longline to estimate the area swept (Runnebaum et al., 2018).

Our models were spatio-temporal generalized additive mixed models (GAMMs), which included: a year effect, a spatial variation term, which represents unmeasured spatial variation that is stable over time, a spatio-temporal variation term, which represents unmeasured spatial variation that changes between years and a vessel effect, which represents multiple latent catchability variables that are not explicitly modelled (Ducharme-Barth et al., 2022; Thorson et al., 2015). Bottom depth was included in models as density covariates and their non-linear effect was modelled using a B-spline with a maximum of three degrees of freedom; specifically, the B-spline basis function *bs* from R package *splines* was employed (R Core Team, 2021). A B-spline was preferred to a linear effect, as the effects of environmental variables on skate abundances was more likely to be non-linear than linear according to previous studies (Appendices 1 and 5). Splines are particularly useful to reproduce flexible shapes, by placing several “knots” within the data range and fitting smooth functions to the data between consecutive knots (Perperoglou et al., 2019).

Spatio-temporal GAMMs were delta models, as the catch rate data for all species groups included many zeros (Han et al., 2021; Thorson et al., 2015). Delta models combine together

(1) the probabilities of encounter predicted by a first model (binomial model) fitted to encounter/non-encounter data, and (2) the positive catch rates predicted by a second model (e.g., a Gamma model) fitted to non-zero catch rate data (Grüss et al., 2019). More precisely, we implemented “Poisson-link delta” models with R package {VAST} (Thorson, 2018). In brief, a Poisson-link delta model (1) assumes that individual fish are randomly distributed in the vicinity of sampling, such that probability of encounter can be derived as a complementary log-log link from the predictions of the first linear predictor of the Poisson-link delta model, n , and (2) expresses positive catch rate as the product of the first and second linear predictors of the Poisson-link delta model (w and n , respectively) divided by probability of encounter (Grüss et al., 2021; Thorson, 2018). Given the above, our spatio-temporal GAMMs calculated the probability of the catch rate data b_i as:

$$\Pr(b_i = B) = \begin{cases} 1 - p_i & \text{if } B = 0 \\ p_i \times g(B|r_i; \sigma_r^2) & \text{if } B > 0 \end{cases} \quad (1)$$

where p_i is the probability of encounter for sample i ; r_i is the positive catch rate for sample i ; $g(B|r_i; \sigma_r^2)$ is the probability density function for unexplained variation in r_i ; and σ_r^2 is residual catch rate variation. The Gamma distribution was identified as the best distribution model for the catch rate data of all species group using diagnostics from R package {fitdistrplus} (Delignette-Muller and Dutang, 2015).

This first linear predictor, n , was estimated as follows:

$$\log(n(s_i, t_i)) = \beta(t_i) + \omega(s_i) + \varepsilon(s_i, t_i) + \eta(v_i) \quad (2)$$

where s_i is the location where sample i was collected; t_i is the year in which sample i was collected; v_i is the vessel onboard which sample i was collected; $\beta(t_i)$ is the intercept for year

t_i , which was treated as a fixed effect; $\omega(s_i)$ represents spatial variation and was estimated as a random effect; $\varepsilon(s_i, t_i)$ represents spatio-temporal variation and was estimated as a random effect; and $\eta(v_i)$ represents the vessel effect, which was modelled as a random effect following a Normal distribution with a mean of zero and a standard deviation estimated as a fixed effect. The spatial and spatio-temporal variation terms were both assumed to follow a multivariate normal distribution, and spatio-temporal variation was also modelled as a first-order autocorrelation process. The second linear predictor, w , was estimated similarly. All the fixed effects of the spatio-temporal models were estimated by determining the parameter values resulting in maximum marginal log-likelihood. The marginal log-likelihood was calculated via an approximation of the integral across all random effects using the Laplace approximation implemented by R package TMB (Kristensen et al., 2023).

Models diagnostics and outputs

After the spatio-temporal models were fitted, we confirmed that they were converged by examining whether the gradient of the marginal log-likelihood was less than 1.10^{-4} for all fixed effects, and whether the Hessian matrix of secondary derivatives of the negative-likelihood was positive definite. Then, we evaluated model residuals calculated using R package DHARMA, which simulates residuals standardised between 0 and 1 (Hartig and Lohse, 2022). Specifically, DHARMA simulates data from the fitted model and calculates their empirical density function. Residuals are the value of the calculated empirical density function at the value of each of the observed values. A residual of 0 indicates that all simulated values are greater than the observed value, while a residual of 0.5 indicates that half of the simulated values are greater than the observed value. Hence, models that fit well show an even spread of residuals between zero and one. Histograms, QQ-plots and maps of the DHARMA residuals

were examined. For the sake of computation efficiency, for all spatio-temporal models, we specified 200 “knots” over a fixed spatial domain Ω to approximate the spatial and spatio-temporal variation terms. These knots were evenly distributed over the 10 km $\times$ 10 km spatial grid.

After the fitted spatio-temporal models were evaluated and validated, they were used to map the predicted spatial patterns of relative abundance of the three skate species over the period 2007–2022 to generate indices of relative abundance.

Abundance maps were produced in a logarithm scale estimating abundance in each grid. Total abundance estimation for each skate species was derived as the sum of abundances in the study area.

Results

Abundance of *B. eatonii* and *B. irrassa* varied little across the time series. *B. eatonii* abundance varied between 2.6 million individuals [S.D. = 0.4 million] in 2006 and 3.4 million individuals [S.D. = 0.5 million] in 2022, and *B. irrassa* between 1.9 million [S.D. = 0.2 million] and 2.7 million [S.D. = 0.2 million] (Figure 1). For *A. taaf*, abundance estimates revealed an increase of approximately 4000 individuals between 2006 (1.2 million individuals $\pm$ 0.2) and 2022 (5.3 million $\pm$ 0.6; Figure 1). Abundance maps are in Supplementary materials.

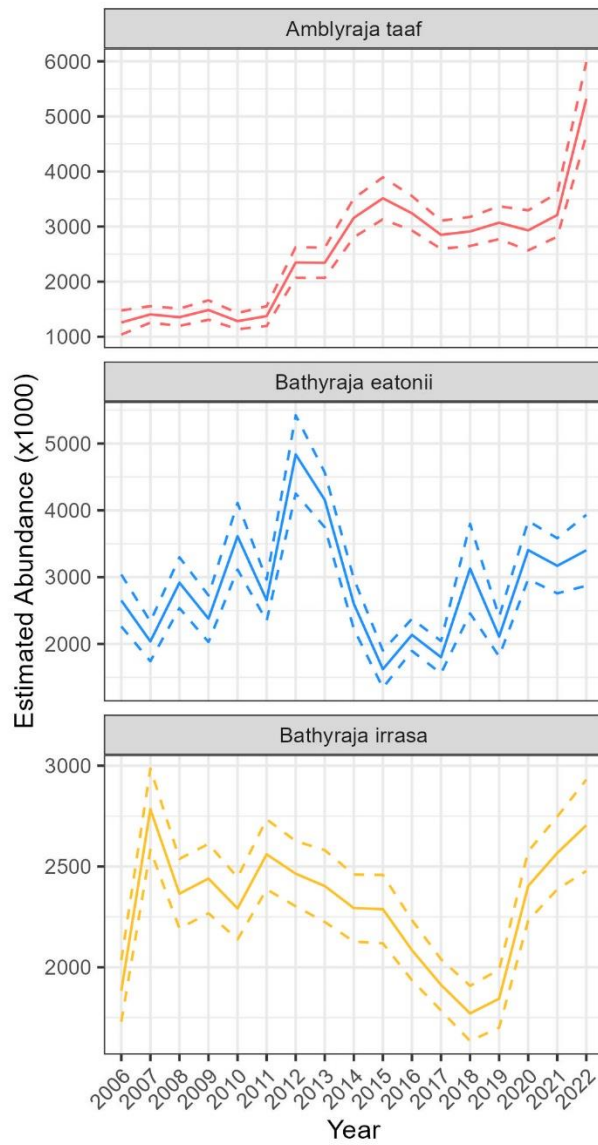


Figure 1. Mean abundance estimation (solid line) and standard deviation (dashed lines) for *A. taaf*, *Bathyrāja eatonii* and *B. irrása* using VAST modelling.

Reference

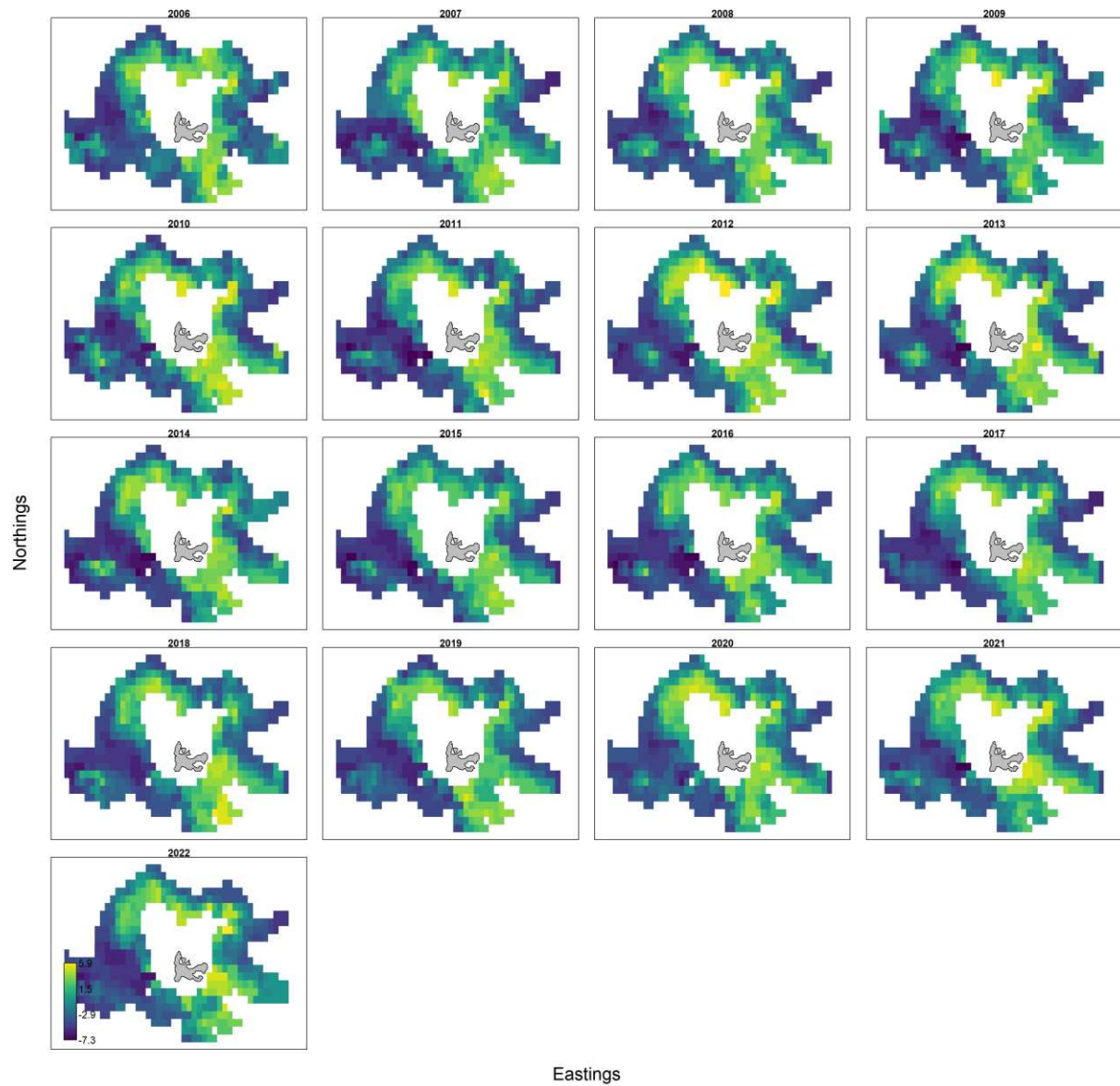
- Delignette-Muller, M.L., Dutang, C., 2015. **fitdistrplus**: An R Package for Fitting Distributions. J. Stat. Softw. 64. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04>
- Ducharme-Barth, N.D., Grüss, A., Vincent, M.T., Kiyofuji, H., Aoki, Y., Pilling, G., Hampton, J., Thorson, J.T., 2022. Impacts of fisheries-dependent spatial sampling patterns on catch-per-unit-effort standardization: A simulation study and fishery application. Fish. Res. 246, 106169. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.106169>
- Grüss, A., Thorson, J.T., Stawitz, C.C., Reum, J.C.P., Rohan, S.K., Barnes, C.L., 2021. Synthesis of interannual variability in spatial demographic processes supports the strong influence of cold-pool extent on eastern Bering Sea walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*). Prog. Oceanogr. 194, 102569. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102569>
- Grüss, A., Walter, J.F., Babcock, E.A., Forrestal, F.C., Thorson, J.T., Laretta, M.V., Schirripa, M.J., 2019. Evaluation of the impacts of different treatments of spatio-temporal variation in catch-per-unit-effort standardization models. Fish. Res. 213, 75–93. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.01.008>
- Han, Q., Grüss, A., Shan, X., Jin, X., Thorson, J.T., 2021. Understanding patterns of distribution shifts and range expansion/contraction for small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in the Yellow Sea. Fish. Oceanogr. 30, 69–84. <https://doi.org/10.1111/fog.12503>
- Hartig, F., Lohse, L., 2022. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models.
- Kristensen, K., Bell, B., Skaug, H., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Maechler, M., Michelot, T., Brooks, M.E., Forrence, A., Moesgaard Albertsen, C., Monnahan, C., 2023. TMB: Template Model Builder: A General Random Effect Tool Inspired by “ADMB.”
- Link, J.S., Browman, H.I., 2014. Integrating what? Levels of marine ecosystem-based assessment and management. ICES J. Mar. Sci. 71, 1170–1173. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu026>
- Martin, A., Chazeau, C., Gasco, N., Duhamel, G., Pruvost, P., 2021. Data Curation, Fisheries, and Ecosystem-based Management: the Case Study of the Pecheker Database. Int. J. Digit. Curation 16, 31. <https://doi.org/10.2218/ijdc.v16i1.674>
- Perperoglou, A., Sauerbrei, W., Abrahamowicz, M., Schmid, M., 2019. A review of spline function procedures in R. BMC Med. Res. Methodol. 19, 46. <https://doi.org/10.1186/s12874-019-0666-3>
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Runnebaum, J., Guan, L., Cao, J., O'Brien, L., Chen, Y., 2018. Habitat suitability modeling based on a spatiotemporal model: an example for cusk in the Gulf of Maine. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 75, 1784–1797. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0316>

Thorson, J.T., 2019. Corrigendum to “Guidance for decisions using the Vector Autoregressive Spatio-Temporal (VAST) package in stock, ecosystem, habitat and climate assessments” [Fish. Res. 210 (February) 2019, 143–161]. Fish. Res. 215, 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.02.016>

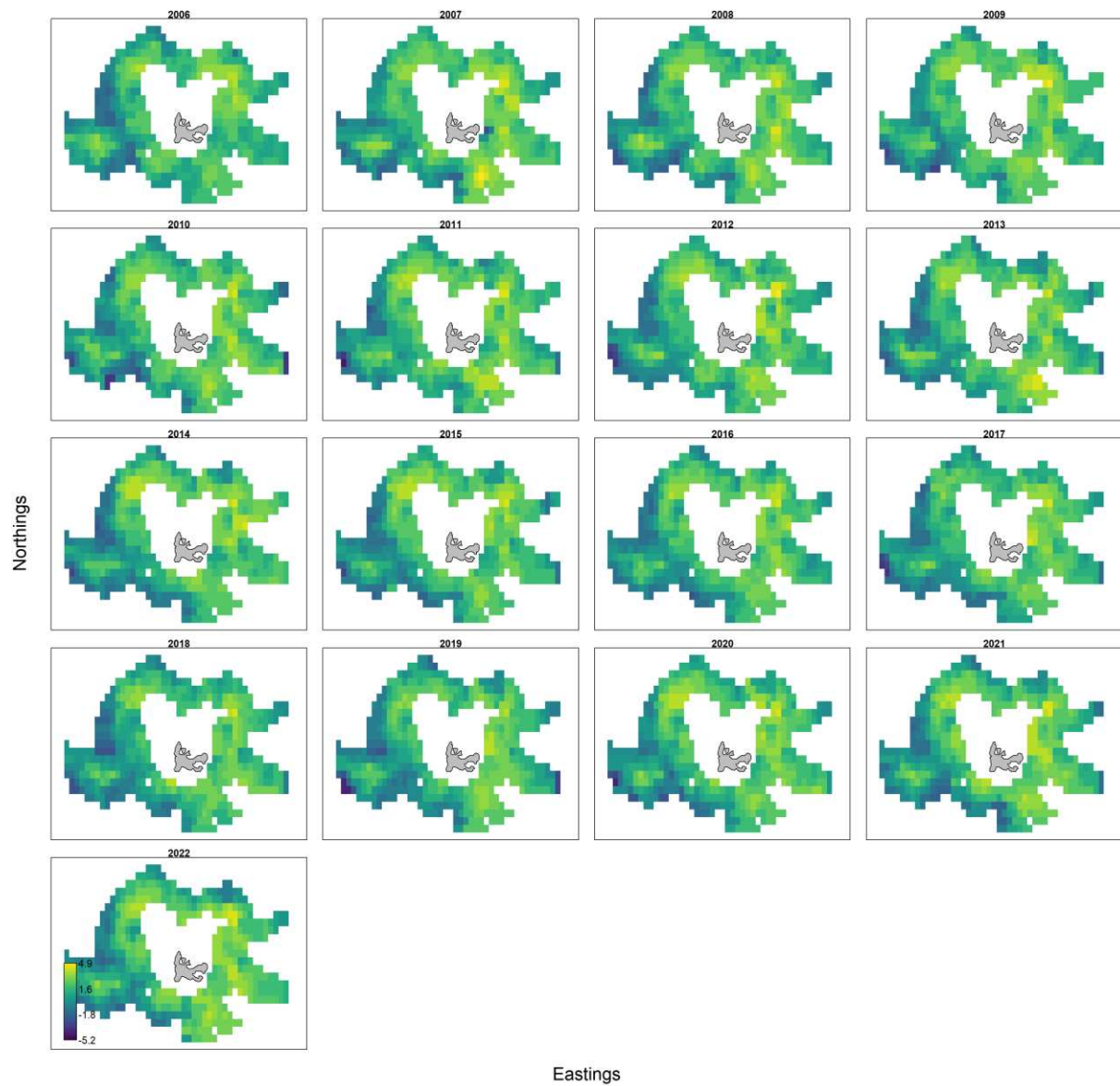
Thorson, J.T., 2018. Three problems with the conventional delta-model for biomass sampling data, and a computationally efficient alternative. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 75, 1369–1382. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0266>

Thorson, J.T., Shelton, A.O., Ward, E.J., Skaug, H.J., 2015. Geostatistical delta-generalized linear mixed models improve precision for estimated abundance indices for West Coast groundfishes. ICES J. Mar. Sci. 72, 1297–1310. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu243>

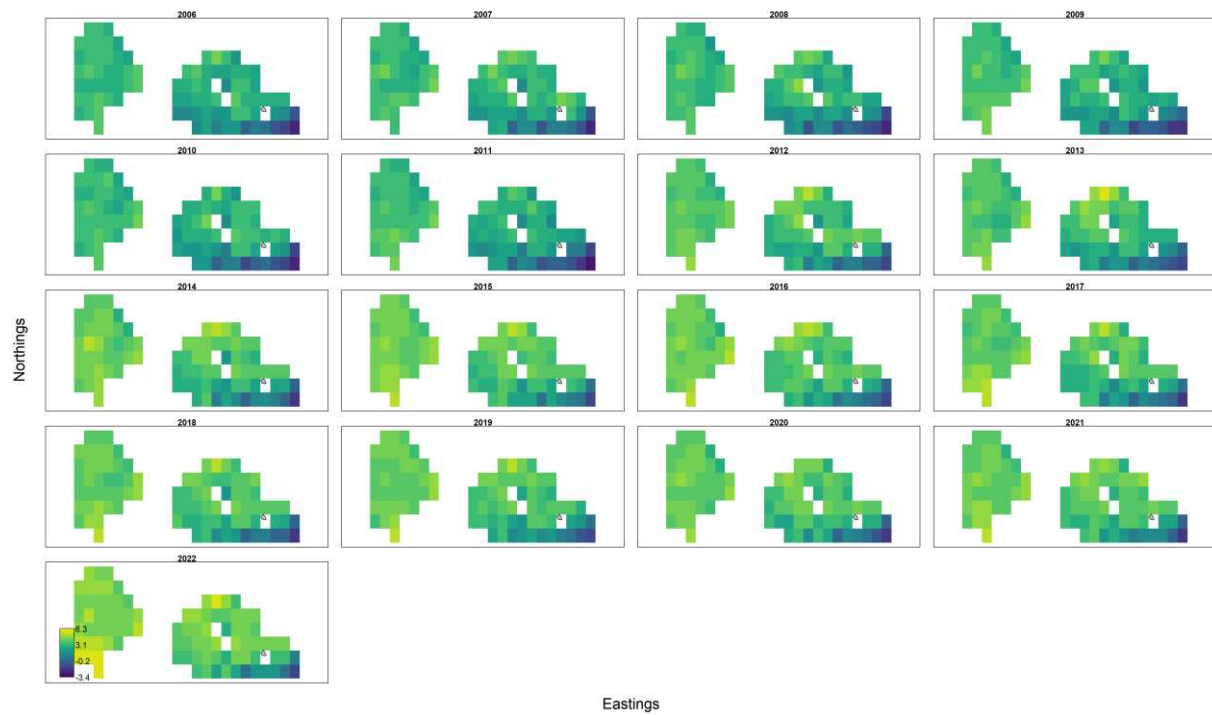
Supplementary materials



Supplementary Figure 1. Spatialized abundance estimates for *B. eatonii* for each year between 2006 and 2022.



Supplementary Figure 2. Spatialized abundance estimates for *B. irrasa* for each year between 2006 and 2022.



Supplementary Figure 3. Spatialized abundance estimates for *A. taaf* for each year between 2006 and 2022.

Annexe 10:

Faure, J., Jones, R., Grima, M., Péron, C., Gasco N., Lamb, T., Ziegler, P., Cleeland, J. A condition assessment and handling guidelines for skate (Rajiforms) bycatch in longline fisheries: Lessons from the Southern Indian Ocean. **En préparation** pour Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems

**A condition assessment and handling guidelines for skate (Rajiforms) bycatch in
longline fisheries: Lessons from the Southern Indian Ocean**

Johanna Faure¹, Rob Jones², Michael Grima², Clara Péron¹, Nicolas Gasco¹, Tim Lamb³,
Philippe Ziegler³ and Jaimie Cleeland^{3,4}

¹ Laboratoire de Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA) – Muséum national d'Histoire Naturelle (MNHN), CNRS, IRD, SU, UCN, UA, Paris, France.

² The Aquarium Vet, PO Box 117, Murchinson, Victoria, Australia

³ Australia Antarctic Division, Department of Climate Change, Energy, the Environment and Water, Kingston, Australia.

⁴ University of Tasmania, Battery Point, Tasmania, Australia

Abstract

Elasmobranchs (sharks, skates and rays) are among the least productive fish species, which make their populations vulnerable to increased mortality. Although skates are rarely targeted by commercial fisheries, they are commonly caught as incidental bycatch in demersal fisheries and thus exhibit elevated vulnerability to fishing. Management measures to prevent the decline of skate populations often includes the release of captured individuals which are still alive. Once a skate is brought onboard, handling by crew members will influence its survival and animal condition will have to be assessed to avoid discard of dead individuals. In this paper, we investigated skate handling practices and condition assessment methods in the toothfish longline fisheries operating in the Southern Indian Ocean. Images of skate taken onboard fishing vessels were examined by veterinarians to determine the physical and physiological consequences of injuries. In total, 13 different types of injuries were identified including 10 that are caused by the capture process. Among these injuries, only two were considered to be irreversible and led to a recommendation to retain the individual at any time. Most of the injuries examined occurred over a gradient from superficial to severe, particularly in case of mouth damage. We developed two posters describing recommended handling practices and condition assessment, as well as a video tutorial. They provide clear guidelines for crew members operating on longline vessels to maximize survival of skates released at sea.

Keywords: Fisheries interactions, Bycatch mitigation, Discards, Post-release survival, Elasmobranchs

1. Introduction

Worldwide, fishing mortality is one of the greatest threats to elasmobranch populations (sharks, skates and rays) which are mostly discarded after capture (Dulvy et al., 2014; Bonfil, 1994; Oliver et al., 2015). Elasmobranch species are known to be among the least productive fish species (slower growth rate, later sexual maturity and lower fecundity rate) and exhibit low population growth rates which make them highly susceptible to fishing related mortality (Hoenig and Gruber, 1990). Deep-sea species are considered especially vulnerable because of their even lower population growth rate due to coldness, low productivity and food availability of deep-sea habitats (García et al., 2008; Morato et al., 2006; Rigby and Simpfendorfer, 2015). In demersal trawl and longline fisheries, deep-sea skates (Rajiforms) are commonly captured as incidental bycatch which can have substantial effects on their populations (Alverson et al., 1994). However, elasmobranch species are also well known for their efficient immune system offering good healing capacities and thus, potential resilience against fishing related mortality (Fenaughty, 2008; McGregor et al., 2019; Reif, 1978; Womersley et al., 2021).

Over the last decade, management measures to prevent the decline of skate populations have mostly focused on either avoiding areas of high elasmobranch density or promoting the release of captured individuals (Gilman et al., 2011; Fischer et al., 2012; Molina and Cooke, 2012). The decision to release an individual is often based on a condition assessment performed by crew members and usually involves a visual check for indications of the likelihood of survival following release. Guidelines on visual checks and handling are sometimes provided by managers but they are rarely based on a comprehensive review of injuries and their prognosis made by veterinarians. Although a few studies have investigated the impact of the handling process (Benoît et al., 2010; Skomal & Mandelman, 2012; Wilson et al., 2014), a comprehensive analysis of injury types and their physiological or behavioral consequences is lacking (Mandelman et al., 2013).

In the Southern Ocean, skates are taken primarily as bycatch in the demersal longline fishery targeting Antarctic and Patagonian toothfish (*Dissostichus* spp). Eight species belonging to two genera: *Bathyraja* and *Amblyraja*, are the most commonly encountered bycatch species (Laptivovsky et al., 2014). In order to manage the marine ecosystems within its Convention Area, the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR) has implemented a range of rules and regulations to promote conservation of Antarctic marine living resources, including bycatch species, alongside fishing activities. The release of skates with a high likelihood of survival was made mandatory in 2007 (CCAMLR, 2007) to reduce fishing pressure on this group (Endicott and Agnew, 2004). This conservation measure states that skates must be brought onboard or alongside the fishing vessel for the skate condition to be assessed (Fenaughty, 2008). Skates caught alive and with a high likelihood of survival must be released alive by cutting the snood, and when practical, hooks be removed. The decision of releasing a skate is made based on a condition assessment whereby individuals are classified as in good, average or poor condition. A poster of skate condition was developed by CCAMLR and distributed on vessels (www.ccamlr.org/node/77322) : skates in good or average condition (intact or slightly injured individuals) are to be released, and skates deemed in poor condition (severely injured or dead individuals) are to be retained and reported as discarded catch (bycatch). In practice, application of this guideline is variable depending on crew members and vessel, resulting in some vessels reporting very few tons of skate discarded compared to others. There is also evidence that handling by crew members influences the survivability of skates but few recommendations about proper handling techniques to improve post-release survival exist (Benoît et al., 2010; Skomal & Mandelman, 2012; Wilson et al., 2014). Furthermore, condition assessments may be subject to personal interpretation which emphasizes the need for clear recommendations and guidelines to crew members.

The aims of this study were i) to develop guidelines for skate condition assessment based on the qualitative analysis of injuries carried out by veterinarians and ii) to develop best handling practices to ensure that injuries are not caused or exacerbated by poor handling. Our general objective was to establish clear release or retain recommendations to guarantee all skates with high likelihood of post-release survival to be released in demersal longline fisheries.

2. Methods

2.1. Fishing method

Our study was carried out on French and Australian longline fishing vessels operating in waters around Kerguelen Islands, Crozet Islands, and Heard Island and McDonald Islands (HIMI) in the Southern Indian Ocean. Three species of skates are mainly caught in these two longline fisheries, *Amblyraja taaf* around Crozet Is. and *Bathyraja eatonii* and *B. irrasa* on the Kerguelen plateau (around Kerguelen and HIMI Is.). Traditionally, the main line is hauled through a bunker at the side of the vessel ('bunker vessels') but most recent vessels are often equipped with a moonpool (e.g. a hole at the center of the vessel) from where the line is hauled which protects the crew from ocean and weather conditions ('moonpool vessels'). All vessels deployed integrated weighted autoline of variable length which can reach up to 22 kilometers and bears a series of snoods and hooks on the seafloor. Hooks most commonly used were either Fiskevegn® Eagle or Fiskevegn® Eagle Claw hooks of nominal size 14/0 and 15/0 (Fig. 1), baited mainly with mackerel (*Scomber scombrus*) and less often squid, using an automated baiting machine. The soak time for longline hauls in these fisheries ranges from 8 - 72 hours, with an average of around 30 hours. Fishing occurred at depths between 500 m and 2000 m, with *B. eatonii* being caught mainly at depths of 500 – 1200 m, *B. irrasa* between 800 – 1800 m and *A. taaf* is caught between 500 – 1800 m.

2.2. Qualitative injury analysis

An image database of skate injuries was collated from images of the three species of skate (*A. taaf*, *B. eatonii* and *B. irrasa*) taken by fishery observers onboard French and Australian autoline vessels targeting Patagonian toothfish between 2003 and 2021.

Photographs (n=171) were sorted and classified into main injury types. A subset of the most relevant images (n=86) were reviewed by two independent qualified veterinarians (Masters of Science - Aquaculture; Graduate Certificate Veterinary Studies and Doctorate of Veterinary Medicine) from The Aquarium Vet®. After they both examined and analyzed all the photographs they characterized each injury type as acute (occurred during the capture) or chronic (present before the capture, illness/injuries). Each injury type was defined and associated with a predicted cause. Using relevant images of each injury type, the two veterinarians derived expected physiological consequences and implications. We associated injury codes to each injury type following Francis & Parker (2019) with a few extensions for new injury types. These codes are typically used for fishery observers to record skate injuries during tagging and tag-recapture protocols.

2.3. Condition assessment

Based on the qualitative injury analysis, the two veterinarians provided a prognosis of survivorship for each injury type. The likelihood of survival of individuals was indicated with a qualitative and semi-quantitative approach (Table 1).

From the survivorship prognosis we derived a best practice procedure for performing condition assessment leading to retain or release of skate individuals. In developing the condition assessment procedure, considerations were given to ensure that safety of crew members was maintained in all weather conditions. A video tutorial was created during a commercial trip aboard the French vessel “*Cap Kersaint*” in May 2022 and a poster with injury

illustrations was designed. This material was developed for crew members in order to harmonize handling and cut-off practices across vessels.

2.4. Handling protocol

We conducted a technical enquiry into the variability of handling practices, risks and difficulties associated on the seven French longliners, including two moonpool vessels and five bunker vessels. Based on the enquiry results and expertise of veterinarians, we identified handling techniques that would reduce capture related stress and any considerations regarding injury type and vessel configuration (moonpool vs bunker). Special attention was taken to make sure that handling practices can always be conducted by the crew while ensuring their safety. Recommended handling practices were also illustrated with a poster and into the condition assessment video tutorial.

3. Results

3.1. Qualitative injury analysis

A total of 13 injury types were identified within the image database collated. Three injury types were considered chronic injuries and ten as acute injuries. Chronic injury types were deemed to have been pre-existing at time of capture (Table 2):

- (1) Scarring tissue around jaw (Fig. 2B) is indicative of previous trauma (from capture or hook) that has resolved. If the individual is not showing signs of emaciation, then the scar tissue is unlikely to have affected long-term feeding efficiency. Excessive scar tissue may impede normal functioning of nearby structures or organs e.g., extensive scarring near the jaw may reduce feeding efficiency due to limited elasticity and contraction.

- (2) Tag-associated wounds are manifested by scarring or skin erosion secondary to chronic abrasive trauma from the tag. Scar tissue is laid down by the body to heal wounds.
- (3) Evidence of parasitism can have several severity levels. When less than 25% of the external body surface is affected, burden is considered mild, moderate when 25-50% of external body surface is affected and severe when more than 50% of external body surface is affected or when there is evidence that internal cavity is affected. Incidental gross ectoparasitism, may indicate a chronically debilitated or immunocompromised individual. Examples of external parasites include sea lice, monogeneans/flukes, parasitic isopods and anchor worms (*Lernaea spp.*).

These injury types have limited impact on individual physiology, except for parasitism in cases where the body is severely affected.

Among acute injuries described, most were located on the ventral or dorsal side of the disc, however individuals can also suffer from injuries to the mouth, gills, eyes or cloaca (Table 3, Fig. 2B). Various origins of injuries were identified but most of them were caused by the hook or barotrauma. Two of the ten acute injury types were classified as mild damage, which means they are superficial injuries that can heal relatively fast and do not significantly affect foraging, reproduction or survival of individuals:

- (1) Bruising, mainly caused by barotrauma or contact with the vessel during the last stages of hauling. Bruising is caused by microvascular damage/hemorrhage and generally heals within 2 to 4 weeks due to blood vessel regeneration.
- (2) Superficial skin trauma, most often caused by hooks, was defined as small wounds with no muscle damage or communication with the internal cavity and does not have significant long-term effects. Unless complicated by secondary infection, superficial skin damage is often self-resolving.

Six injury types include several severity levels extending from mild to severe damage. Injuries are thus defined from superficial to severe and may have significant long-term impacts on growth and/or reproduction or alter survival capacity:

- (3) Jaw injuries due to the hook can range from mild soft tissue damage including puncture wounds without exposure of jaw cartilage, to severe damage including broken jaw, exposure of cartilage or deep muscle tears affecting the oral apparatus. Physiological consequences can vary depending on the severity of the jaw damage. Given that skates are considered to be benthic foragers, the jaw makes frequent and direct contact with the seafloor which may increase the likelihood of secondary infections. Thus, any damage to the jaw should be considered serious. Severe injuries in particular would induce pain and may result in impaired foraging creating significant long-term impacts on growth and reproduction.
- (4) Bleeding from spiracles and/or gills slits due to the lodgment of hook or trauma to gill membranes resulting from superficial damage to extensive bleeding from the spiracles on dorsal aspect and/or gill slits on the ventral aspect (Fig. 2A). If there is mild trauma, then recovery may occur as the gills are capable of regeneration following a mild traumatic injury. However, severe trauma with excessive blood loss is considered to have irreversible physiological consequences on survival and increase the risk of blood infection.
- (5) Cloacal prolapse is caused by a barotrauma whereby a reduction in hydrostatic pressure during hauling affects intestinal gas and results in expansion and subsequent cloacal prolapse (Fig. 2B). Physiological consequences of this injury can vary from mild to severe depending on time of prolapse persistence and severity. If only present for a short time (e.g. a few hours), there may be minimal consequences and will unlikely affect growth and reproduction, while if prolapse persists longer term, even a mild prolapse

could pose significant risk of infection. This type of injury could also involve increased predation risk.

(6) Damage to the periphery of the disc can be caused by the hook pulling and/or dragging through the disc during hauling. The severity of this injury can vary from minor to large defects depending on the size of the laceration and the extent of muscle exposure. Area of exposed and/or lacerated muscle may predispose the individual to secondary infection (cellulitis or myositis) potentially progressing to blood infection.

(7) Eye trauma usually occurs due to hook fouling or contact with vessels (Fig. 2A). Physiological consequences may extend from superficial abrasion of the cornea, to deep trauma of the globe. The former represents painful lesions that may result in more serious corneal ulcers which are often complicated by secondary bacterial infection and pose a risk of eye rupture, while the latter represents a serious and painful injury that often results in inflammation of the internal structures of the eye (uveitis) which can result in blindness.

(8) Traumatic wounds may result from depredation during hauling by top predators such as killer whales, elephant seals or giant petrels. This injury type can range from mild to severe trauma depending on extent and anatomical location of damage. Injuries can range from superficial wounds to whole portions of the body missing due to deep bite wounds and lacerations and would be more serious in the region of the vital organs.

The last two injury types present irreversible injuries which significantly affect normal physiological function leading to mortality:

(9) External organs protruding from the body cavity are likely to occur due to a combination of barotrauma and hook injury. This injury opens up the body cavity to the external environment resulting in severe infection of the lining of the body cavity (coelomitis)

which can quickly progress to blood infection and have severe physiological consequences as detrimental effect on growth and reproduction.

- (10) Eversion of the stomach through mouth is induced by traction applied by the hook, deeply wedged into the stomach wall, during hauling resulting in eversion and prolapse of the stomach. This uncommon injury would have severe impact on normal physiological function and irreversibly affect foraging function as well as inducing considerable pain.

Amblyraja taaf often reacts to capture by curling their tail, wings and pelvic fins inward once hauled onboard (Fig. 3). After a few minutes on their back or in holding tanks, *A. taaf* uncured and were found to survive up to 24 h in holding tanks (TAAF unpublished data). This behavior was not considered as an injury, and not observed on *Bathyraja* spp.

3.2. Condition assessment

Based on the types of injuries and their subsequent prognosis of survival, we developed a protocol for performing a condition assessment on skates captured on longline vessels. The condition assessment provides a qualitative framework for assessing injuries and informing crew members to either release or retain captured skates. Individuals exhibiting chronic injury types as tag-associated wounds were deemed to have minor physiological consequences and implications over the long term, presenting a good to excellent prognosis (> 50% likelihood of survival estimate – Table 2) and should therefore be released.

Among the acute injuries, individuals presenting any injury type defined as mild were given a good to excellent prognosis of survival and should be released with a special focus on careful handling to avoid the minor injuries being exacerbated. Individuals presenting severe injuries mainly have poor to grave prognosis (< 50% likelihood of survival – Table 3) and should be retained. Finally, when injuries result in major physiological consequences and

implications (leading to death or significantly affecting growth and/or reproduction), individuals have poor to grave prognosis and should be retained.

Special attention should be given to gill color by examining the spiracles in the presence, but also in absence of injury, as an indication of the body's oxygenation. The gills should be deep-red when the individual is in good condition with an excellent prognosis and should be released. When injured or exhausted, the gills may be pink, meaning individuals are likely to survive but should be released within limited time. When the gills are white, individuals are almost certainly dead and should be retained.

3.3. Handling protocol

Best practices for handling skates and performing a qualitative condition assessment which optimizes release and post-release survival were developed and included in the condition assessment protocol below.

The technical enquiry on skate handling practices completed onboard French vessels revealed great variability in handling between crew members within the fleet, but also on the same vessel. Risks to crew safety were also identified, including the increased risk of injury caused by stopping the line to cut the snood when the line is under tension, or leaning overboard (in particular on bunker vessels) to cut the snood in extreme weather conditions. The inquiry also revealed cutting skates off the snood is more difficult when depredation (e.g. by sperm whales or killer whales) is suspected because the line is hauled more quickly, and when toothfish captures are abundant because the crew are focused on preventing loss of toothfish off hooks near the water surface.

3.3.1. During hauling

Skates should be brought onboard the vessel for a condition assessment. Crew members should avoid using a gaff to prevent acute injuries and cut the skate off the line before passing through the roller and brushes to improve the likelihood of survival (and avoid crushing by the line or severe mouth injuries). Skates can be brought onboard by holding the snood for ease of cutting the snood but must be held in the area of the jaw cartilage on either side at any other moment. These solid structures do not impact the spine and allow the individual to be held without it slipping. A second hand should be used to support the weight on the ventral or dorsal side, pelvic fins or wings for the biggest skates (Appendix 1 and 2, Fig. 2). Skates should never be held by the tail as this can cause the irreversible physiological consequence of an injury to the spine. Throwing the skate on the ground after cutting them off the line should be avoided.

In case of extreme weather on bunker vessels (> 8-10 m swell), skates can be cut off the line just after the roller to avoid the need for the crew to lean overboard to cut the snood. This is less relevant for moonpool vessels where crew members are less exposed to weather conditions. When crew safety is deemed to be at risk during extreme weather conditions or the line is under tension, the skate should be brought onboard over the roller for the condition assessment and released if deemed to have a high likelihood of survival. The cut-off process can also be adapted when the line is under tension and the risk of breaking at the roller is high.

3.3.2. Onboard

When the snood is cut and the skate brought onboard, the condition assessment can be performed on the visible side of the body. Any time out of the water should be limited because of the risk of asphyxia and its negative effect on post-release survival (Cicia et al., 2012; Cook et al., 2015). However, any time in a holding tank should also be limited because of the difficulty in maintaining water conditions suitable to skate survival, particularly the temperature (e.g. 2°C – 4°C for Southern Ocean conditions). To assess skate condition on the other side of

the body, skates should be turned over by holding the jaw and dorsal/ventral side or pelvic fins. Special attention must be paid to irreversible injuries such as external organs protruding and everted stomach, or severe damages such as fractured jaw, extensive bleeding to the gills or white gills, serious cloacal prolapse (> 3 cm) or large lacerations to the disk (> 10 cm) caused by hook or a deep bite. Individuals with these injuries should be retained. If a skate suffers from multiple injuries concurrently, the final assessment has to be based upon the most severe of the injuries.

Removing the hook can be a particularly impactful action and has to be done by hand. The hook should be cut off the snood first and then passed through the tissue leading with the barb end of the hook. De-hooking without cutting the snood is not recommended as the barb on the hook is likely to cause further damage when pulled out backwards. When the hook is stuck in the jaw cartilage, the barb should be cut with a pair of pliers and both ends carefully removed to minimize the risk of damage to the jaw. When skates are not cut off the line before the roller as recommended, the risk of aggravating or causing injuries increases. It is essential that a proper condition assessment is conducted even if skate handling practices must be adapted to ensure safety.

3.3.3. Releasing

If the condition assessment deems that a skate should be released, it must be released immediately after the hook retrieval and condition assessment to minimize the time spent out of the water. If possible, skate should be released by presenting the animal with its snout facing the surface of the water, always with one hand gripping the jaw and the other holding pelvic fins or wings (Appendix 1 and 2, Fig. 2). That way, it will have a better chance of breaking through the sea surface and sinking, thus helping to avoid bird predation. On vessels equipped with a moonpool, skates can be released into the moonpool or at the side of the vessel through

a water outlet hatch. In case of calm weather and high seabird abundance, it is preferable to release skates into the moonpool or next to the bunker. If the release must be delayed, individuals should be placed in a holding tank supplied with temperature-controlled and oxygenated water until the condition is assessed and the skate released. The time in the tank should be as short as possible.

4. Discussion

Tagging studies conducted in demersal longline fisheries in the Southern Ocean have shown that skates released in good conditions can survive several years (up to 10 years) after their release (Ross Sea: Parker et al. 2020; South Georgia: Soeffker et al. 2018; HIMI: van Wijk & Williams 2005). While the survival rate of released skates remains unknown, increasing their welfare onboard is essential to maximize post-release survival. The material that we developed in this study aimed to improve and standardize the condition assessment of skates onboard fishing vessels. As fishing crew awareness on good practices onboard are important elements in the bycatch management of skates, our video tutorial also aimed at raising their awareness by explaining the reasons why releasing skates in good condition is important. Our results indeed intended to improve recommendations for skate handling by the crew to maximize their post-release survival on longline fisheries.

4.1. Qualitative injury analysis

There were two primary mechanisms responsible for skate injuries: hooks and barotrauma. The majority of injuries in longline fisheries are induced by hooks. This mechanism seems to be hard to avoid since it concerns the capture type and every skate is brought up by a hook. However, some skates are caught and released without any hook injury (except for a small hole in the jaw tissue) which means that the severity of hook injury can be limited. In addition,

previous tagging studies have brought up the absence of scar from primary capture in tagged recaptured skates which support the idea that mild hook injury has limited effects on post-release survival (Fenaughty, 2008). However, hook size and type are known to influence the catchability and the mortality rate of elasmobranchs in pelagic longline fisheries with large circle hooks reducing capture rate as well as mortality rate on bycatch species minimizing hook ingestion (Piovano et al., 2010; Poisson et al., 2019). While circle hooks are commonly used in pelagic longline fisheries (Pacheco et al., 2011; Piovano et al., 2010; Poisson et al., 2019; Promjinda et al., 2008), the French toothfish longline fishery uses Fiskevegn® Eagle Claw circle hooks which have a smaller hook diameter than typical circle hooks (Fig. 1).

Hook injuries could also be influenced by the depth of capture, with more severe mouth damage associated with greater depths (Braccini & Waltrick, 2017; Endicott & Agnew, 2004; Ellis et al., 2017). However, depth has also been found to be negatively correlated to post-release survival as such few skate species exhibited higher survival when caught at great depths (Faure et al., *in review*; Knotek et al., 2018). The time spent caught on the hook could influence the likelihood to survive as well because of soaking time negatively impacting the mortality rate due to the risk of asphyxia and exhaustion caused by attempting to escape (Dapp et al., 2016; Braccini & Waltrick, 2017) and the greater likelihood of depredation (Campana et al., 2016; Morgan and Carlson, 2010).

The other mechanism for injury is barotrauma which is caused by the fast hauling of individuals from depths to the surface. With toothfish fisheries occurring between 500 and 2000 m deep, deeper depth of capture may be an important factor contributing to more severe injuries, such as cloacal prolapse. Hauling speed could also influence the severity of injuries with greater speed worsening injuries by tearing the tissues and increasing the risk of barotrauma. Overall, deep-sea species are considered more susceptible to capture-induced stress with the increased depth of capture known to increase the likelihood of barotrauma together with acute thermal

changes (Butcher et al., 2015; Cicia et al., 2012; Knotek et al., 2018). These physiological reactions may thus have an impact on post-release survival rates (Raby et al., 2014; Talwar et al., 2017). However, the hauling speed appears to be inversely proportional to the depth of capture, decreasing when depth increases. It is thus essential to understand separate effects of depth and haul speed to inform fishery managers about the influence of these specific fishing parameters on skate likelihood of survival.

4.2. Condition assessment and release

The outcomes of the condition assessments will determine the total number and weight of skates retained onboard, and ultimately the estimation of total skate bycatch. These estimates are crucial for the sustainable management of skate bycatch (Butcher et al., 2015; Wilson et al., 2014) and even certification bodies such as MSC (Marine Stewardship Council) to score fishery sustainability. While a large majority of skates are usually released at sea in supposedly good condition, this study proposes a framework and a complete protocol to assess the condition and handle skates onboard longline vessels to reduce subjectivity in the assessment process and ensure that all skates with high likelihood of post-release survival are released.

Most injuries are mild, however they can be significant in some cases and have negative effect on fitness or post-release survival of individuals which supports the importance of having an effective assessment of the skate condition before release at sea (Borucinska et al., 2002). Skates, and elasmobranchs in general, are known to have good wound healing abilities allowing a large part of slightly injured individuals to be released. However, wound healing is dependent on several environmental parameters such as the temperature and could be reduced in cooler waters (Bansemer & Bennett, 2010).

In addition, handling practices have previously been shown to influence the likelihood of survival of elasmobranchs as bycatch and appeared to vary between crew members in

absence of a clear protocol (Campana et al., 2016). Correct handling is therefore essential to avoid exacerbating injuries when cutting skates off the line and removing the hook and seems necessary to release skates with the highest likelihood of survival. For example, mouth injuries, as the most common injury, may be aggravated by incorrect hook removal such as tearing injured tissue. Furthermore, fisher behavior could affect post-release survival increasing the risk of bruises and internal injuries by throwing the skate on the ground or stressors due to hypoxia and thermal stress through extended air exposure (Cicia et al., 2012; Davis, 2002; Knotek et al., 2018; Knotek et al., 2020). At last, when releasing through a water outlet hatch at the side of the vessel or by the bunker, bird predation has been reported and this phenomenon has been shown to alter post-release survival. It is thus essential that skates are released safely following the best practices we proposed (Campana et al., 2016; Raby et al., 2014). This particular framework was based on skates captured in demersal longline fisheries which are inoffensive and could be applied to any other longline fishery considering modifications when the species of interest is dangerous for humans (i.e. poison, spines, electrical). In this particular case, previous studies have recommended to not consistently bring onboard the individual and cut the line the nearest as possible to the hook (Poisson et al., 2019).

Here we have based the condition assessment on immediate mortality and likelihood to survive following individual injuries in lieu of estimates of the post-release survival gained through e.g. tagging or tracking studies. Analysis of post-release survival through conventional tagging or biologging, would be necessary to quantify immediate (2 days) and long-term (60 days) post-release survival rates and characterize post-release activity patterns during the descent and bottom periods (Eddy et al., 2016; Knotek et al., 2020). Blood chemistry could also be used to validate whether stress markers (e.g., magnesium, potassium, lactate) measured in the blood at the time of capture may be indicative of whole-animal physiological condition and

may be used as predictors of post-release survival (Gallagher et al., 2014b; Mandelman and Skomal, 2008).

5. Conclusion

This study aims to improve onboard practices for handling skates to optimize post-release survival with a clear condition assessment and a new handling protocol considering the particularly difficult conditions encountered in Southern Ocean fisheries. These results highlight that a large part of injuries observed led skates to be likely to survive but should be supplemented with direct observational data (e.g. tagging and tracking) on post-release survival. They provide fishery managers with a clear set of guidelines for crew members of toothfish longline fisheries in the Southern Ocean and have the potential to be applied similarly in other longline fisheries where skates are caught as bycatch.

Acknowledgments

We are thankful to all Australian and French fishery observers from the Australian fishery and management authority (AFMA) and Terres australes et antarctiques françaises (TAAF) who took images onboard and answered the practices enquiry. A special thanks to Henry Wilson (AFMA Observer) who gave knowledge about moonpool vessels and Marc Leménager (TAAF Observer) who contributed to the image database.

We would also like to acknowledge CAP BOURBON, ownership of the fishing vessel ‘Cap Kersaint’ and its captain for the boarding of Johanna Faure and the authorization of taking videos during fishing operations.

This work was financially supported by Terres australes et antarctiques françaises, Fondation d’entreprises des mers australes, the Ocean Stewardship Fund (OSF) program of Marine Stewardship Council and Australian Fisheries Management Authority.

References

- Benoît, H.P., Hurlbut, T., Chassé, J., 2010. Assessing the factors influencing discard mortality of demersal fishes using a semi-quantitative indicator of survival potential. *Fish. Res.* 106, 436–447. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.09.018>
- Borucinska, J., Kohler, N., Natanson, L., Skomal, G., 2002. Pathology associated with retained fishing hooks in blue sharks, *Prionace glauca* (L.), with implications for their conservation. *J. Fish Dis.* 25, 515–521. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2761.2002.00396.x>
- Braccini, J.M., Waltrick, D., 2019. Species-specific at-vessel mortality of sharks and rays captured by demersal longlines. *Mar. Policy* 99, 94–98. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.10.033>
- Braccini, M., Rijn, J.V., Frick, L., 2012. High Post-Capture Survival for Sharks, Rays and Chimaeras Discarded in the Main Shark Fishery of Australia. *PLOS ONE* 7, e32547. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032547>
- Butcher, P.A., Peddemors, V.M., Mandelman, J.W., McGrath, S.P., Cullis, B.R., 2015. At-vessel mortality and blood biochemical status of elasmobranchs caught in an Australian commercial longline fishery. *Glob. Ecol. Conserv.* 3, 878–889. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.04.012>
- Campana, S.E., Joyce, W., Fowler, M., Showell, M., 2016. Discards, hooking, and post-release mortality of porbeagle (*Lamna nasus*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian pelagic longline fishery. *ICES J. Mar. Sci.* 73, 520–528. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv234>
- CCAMLR, 2007. Conservation Measure 33-03.
- Chin, A., Mourier, J., Rummer, J.L., 2015. Blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) show high capacity for wound healing and recovery following injury. *Conserv. Physiol.* 3, cov062. <https://doi.org/10.1093/conphys/cov062>
- Cicia, A.M., Schlenker, L.S., Sulikowski, J.A., Mandelman, J.W., 2012. Seasonal variations in the physiological stress response to discrete bouts of aerial exposure in the little skate, *Leucoraja erinacea*. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, Select papers from a Symposium on the Physiological Stress Response in Elasmobranch Fishes 162, 130–138. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.06.003>
- Cook, K.V., Lennox, R.J., Hinch, S.G., Cooke, S.J., 2015. FISH Out of WATER: How Much Air is Too Much? *Fisheries* 40, 452–461. <https://doi.org/10.1080/03632415.2015.1074570>
- Dapp, D.R., Huveneers, C., Walker, T.I., Drew, M., Reina, R.D., 2016. Moving from Measuring to Predicting Bycatch Mortality: Predicting the Capture Condition of a Longline-Caught Pelagic Shark. *Front. Mar. Sci.* 2. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00126>
- Eddy, C., Brill, R., Bernal, D., 2016. Rates of at-vessel mortality and post-release survival of pelagic sharks captured with tuna purse seines around drifting fish aggregating devices (FADs) in the equatorial eastern Pacific Ocean. *Fish. Res.* 174, 109–117. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.09.008>
- Endicott, M., Agnew, D.J., 2004. The survivorship of rays discarded from the South Georgia longline fishery. *CCAMLR Sci.* 11, 155–164.
- Fenaughty, J.M., 2008. A review of the methods used to release skates (Rajids), with or without tags, in Antarctic Exploratory Fisheries (Document WG-FSA-08/30). CCAMLR, Hobart, Australia.

- Francis, M., Parker, S., 2019. Chemical marking protocols for Antarctic starry skate age validation (Document WG-FSA-2019/10). CCAMLR, Hobart, Australia.
- Gallagher, A.J., Orbesen, E.S., Hammerschlag, N., Serafy, J.E., 2014a. Vulnerability of oceanic sharks as pelagic longline bycatch. *Glob. Ecol. Conserv.* 1, 50–59. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.06.003>
- Gallagher, A., Serafy, J., Cooke, S., Hammerschlag, N., 2014b. Physiological stress response, reflex impairment, and survival of five sympatric shark species following experimental capture and release. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 496, 207–218. <https://doi.org/10.3354/meps10490>
- García, V.B., Lucifora, L.O., Myers, R.A., 2008. The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 83–89. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1295>
- Knotek, R., Kneebone, J., Sulikowski, J., Curtis, T., Jurek, J., Mandelman, J., 2020. Utilization of pop-up satellite archival transmitting tags to evaluate thorny skate (*Amblyraja radiata*) discard mortality in the Gulf of Maine groundfish bottom trawl fishery. *ICES J. Mar. Sci.* 77, 256–266. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz177>
- Knotek, R.J., Rudders, D.B., Mandelman, J.W., Benoît, H.P., Sulikowski, J.A., 2018. The survival of rajids discarded in the New England scallop dredge fisheries. *Fish. Res.* 198, 50–62. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.10.015>
- Laptivovsky, V., Söffker, M., Belchier, B., Mark, Roberts, J., Darby, C., Ellis, J., Scott, R., 2014. Bycatch of skates (Rajiformes) and grenadiers (Macrouridae) in longline fisheries in Subarea 48.3 (Document WG-FSA-14/47). CCAMLR, Hobart, Australia.
- Mandelman, J.W., Cicia, A.M., Ingram, G.W., Driggers, W.B., Coutre, K.M., Sulikowski, J.A., 2013. Short-term post-release mortality of skates (family Rajidae) discarded in a western North Atlantic commercial otter trawl fishery. *Fish. Res.* 139, 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.09.020>
- Mandelman, J.W., Skomal, G.B., 2008. Differential sensitivity to capture stress assessed by blood acid–base status in five carcharhinid sharks. *J. Comp. Physiol. B* 179, 267. <https://doi.org/10.1007/s00360-008-0306-4>
- Marra, N.J., Richards, V.P., Early, A., Bogdanowicz, S.M., Pavinski Bitar, P.D., Stanhope, M.J., Shivji, M.S., 2017. Comparative transcriptomics of elasmobranchs and teleosts highlight important processes in adaptive immunity and regional endothermy. *BMC Genomics* 18, 87. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3411-x>
- Molina, J.M., Cooke, S.J., 2012. Trends in shark bycatch research: current status and research needs. *Rev. Fish Biol. Fish.* 22, 719–737. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9269-3>
- Morato, T., Watson, R., Pitcher, T.J., Pauly, D., 2006. Fishing down the deep. *Fish Fish.* 7, 24–34. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2006.00205.x>
- Morgan, A., Carlson, J.K., 2010. Capture time, size and hooking mortality of bottom longline-caught sharks. *Fish. Res.* 101, 32–37. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.09.004>
- Pacheco, J.C., Kerstetter, D.W., Hazin, F.H., Hazin, H., Segundo, R.S.S.L., Graves, J.E., Carvalho, F., Travassos, P.E., 2011. A comparison of circle hook and J hook performance in a western equatorial Atlantic Ocean pelagic longline fishery. *Fish. Res.* 107, 39–45. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.10.003>
- Parker, S., Finucci, B., Francis, M., 2020. Tagging and recapture protocols for skates in the Ross Sea region (Document SC-CAMLR-39/BG/31). CCAMLR, Hobart, Australia.
- Piovano, S., Clò, S., Giacoma, C., 2010. Reducing longline bycatch: The larger the hook, the fewer the stingrays. *Biol. Conserv.* 143, 261–264. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.001>
- Poisson, F., Catteau, S., Chiera, C., Groul, J.-M., 2019. The effect of hook type and trailing gear on hook shedding and fate of pelagic stingray (*Pteroplatytrygon violacea*): New

- insights to develop effective mitigation approaches. *Mar. Policy* 5. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.103594>
- Promjinda, S., Siriraksophon, S., Darumas, N., Chaidee, P., 2008. Efficiency of the Circle Hook in Comparison with J-Hook in Longline Fishery 15.
- Raby, G.D., Packer, J.R., Danylchuk, A.J., Cooke, S.J., 2014. The understudied and underappreciated role of predation in the mortality of fish released from fishing gears. *Fish Fish.* 15, 489–505. <https://doi.org/10.1111/faf.12033>
- Rigby, C., Simpfendorfer, C.A., 2015. Patterns in life history traits of deep-water chondrichthyans. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., Biology of Deep-Water Chondrichthyans* 115, 30–40. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.09.004>
- Soeffker, M., Walker, N.D., Belchier, M., Ellis, J., 2018. Stock status and population assessment of the Antarctic starry skate (*Amblyraja georgiana*) in Subarea 48.3 (Document WG-FSA-18/27). CCAMLR, Hobart, Australia.
- Talwar, B., Brooks, E.J., Mandelman, J.W., Grubbs, R.D., 2017. Stress, post-release mortality, and recovery of commonly discarded deep-sea sharks caught on longlines. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 582, 147–161.
- van Wijk, E.M., Williams, R., 2005. Biological and fishery information for skates in division 58.5.2. (Document WG-FSA-05/70). CCAMLR, Hobart, Australia.
- Wilson, S.M., Raby, G.D., Burnett, N.J., Hinch, S.G., Cooke, S.J., 2014. Looking beyond the mortality of bycatch: sublethal effects of incidental capture on marine animals. *Biol. Conserv.* 171, 61–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.01.020>
- Womersley, F., Hancock, J., Perry, C.T., Rowat, D., 2021. Wound-healing capabilities of whale sharks (*Rhincodon typus*) and implications for conservation management. *Conserv. Physiol.* 9, coaa120. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa120>

1 **Tables and figures**
2
3 Table 1: Prognostic indication definitions
4

TERM	QUALITATIVE (Likelihood of survival)	SEMI-QUANTITATIVE (% likelihood of survival)
Excellent	Highly probable	> 75%
Good	Probable	50 – 75%
Uncertain	Unpredictable	NA
Poor	Improbable	25 – 50%
Grave	Highly improbable	< 25%

5
6
7
8
9
10
11
12
13

Table 2: Table of chronic injuries (an illness of long duration, >1 month). Codes for tagged and recaptured skates based on Francis and Parker (2019) and suggestion for new injuries with *.

Injury type	Anatomical location	Cause	Severity level (if exists)	Prognosis (Excellent, Good, Guarded, Poor, Grave)	Recommendation (Retain or Release?)	Codes
1) Scarring around mouth/jaw of unknown origin.	Mouth	Unknown		Excellent to good prognosis. Likely to survive.	Release	S*
2) Tag-associated wear or wounds.	Disc	Tag		Excellent to good prognosis. Likely to survive.	Release	T*
3) External evidence of macroscopic/gross parasitism.	Whole body	Parasitism	Mild burden – < 25% of external body surface affected.	Excellent to good prognosis if in good body condition. Likely to survive.	Release	L
			Moderate burden – 25-50% of external body surface affected.		Note: the observation of external parasites alone does not impact the animal's suitability for release.	
			Severe burden – > 50% of external body surface affected.		Retain	

Table 3: Table of acute injury: an illness of short duration, recent onset - a condition that has a brief or short course; signs often develop suddenly and may be severe. Codes for tagged and recaptured skates based on Francis and Parker (2019) and suggestion for new injuries with *.

Injury type	Anatomical location	Cause	Severity level (if exists)	Prognosis (Excellent, Good, Guarded, Poor, Grave)	Recommendation (Retain or Release?)	Codes
1) Bruising	Disc	Barotrauma		Excellent to good prognosis. Likely to survive.	Release	B*
2) Superficial skin trauma	Disc	Hook		Excellent to good prognosis. Likely to survive.	Release	C*
3) Jaw damage	Mouth	Hook	Mild mouth damage	Excellent to good prognosis. Likely to survive.	Release	J
			Severe mouth damage	Poor to grave prognosis. Unlikely to survive.	Retain	
4) Bleeding	Gills	Hook	Mild trauma (mild bleeding or pink gills)	Excellent to good prognosis. Likely to survive.	Release	G
			Severe trauma (extensive bleeding or discoloured gills)	Guarded to grave prognosis. Unlikely to survive.	Retain	
5) Cloacal prolapse	Cloaca/anus	Barotrauma	Mild prolapse (<3 cm exposed).	Good to guarded prognosis. Likely to survive.	Release	I
			Severe prolapse (>3 cm exposed)	Poor to grave prognosis. Unlikely to survive.	Retain	
6) Laceration to periphery of disc or other areas of muscle trauma	Disc	Hook	Small defects (<10 cm)	Good to guarded prognosis. Likely to survive.	Release	W*
			Large defects (> 10cm)	Poor to grave prognosis. Unlikely to survive.	Retain	
7) Eye trauma	Eye	Hook	Superficial trauma (corneal abrasions)	Good to guarded prognosis. Likely to survive.	Release	E

			Deep trauma (puncture wounds)	Poor to grave prognosis. Unlikely to survive.	Retain	
8) Traumatic wounds	Whole body	Predation	Mild trauma (superficial wounds/abrasions)	Good to guarded prognosis. Likely to survive.	Release	W*
			Severe trauma (deep bite wounds and large lacerations)	Poor to grave prognosis. Unlikely to survive.	Retain	
9) External organs protruding	Disc	Barotrauma Hook		Grave prognosis. Unlikely to survive.	Retain	P
10) Everted stomach through mouth	Mouth	Hook		Grave prognosis. Unlikely to survive.	Retain	D*

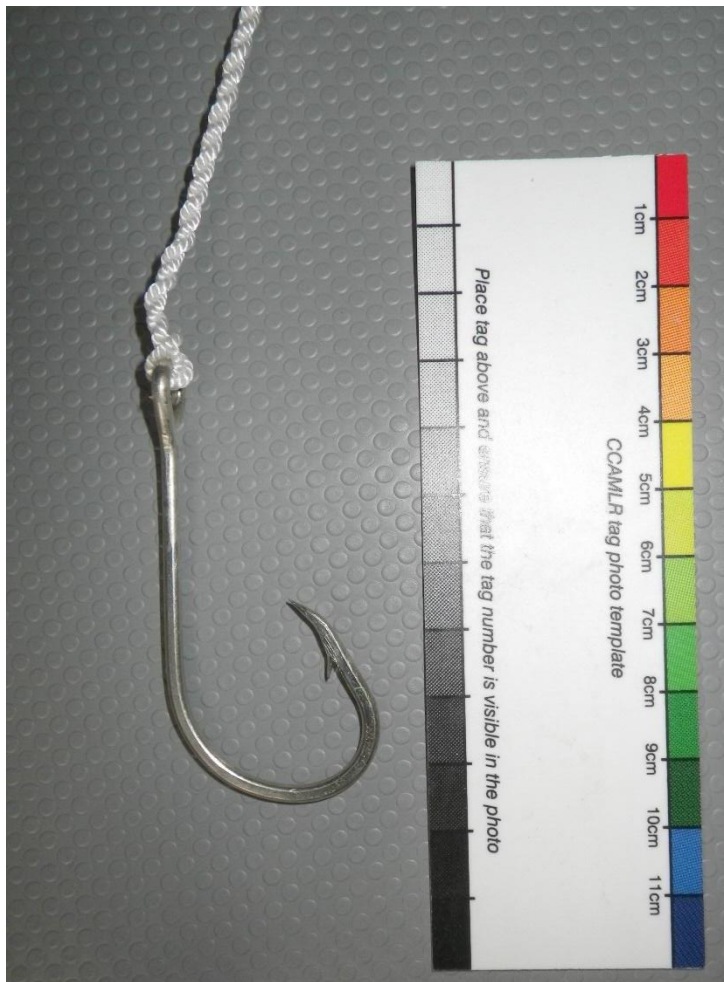


Fig. 1: **(Single-column fitting image)** Eagle Claw circle hook used in the French toothfish longline fishery having caused some of the injuries reported in this study.

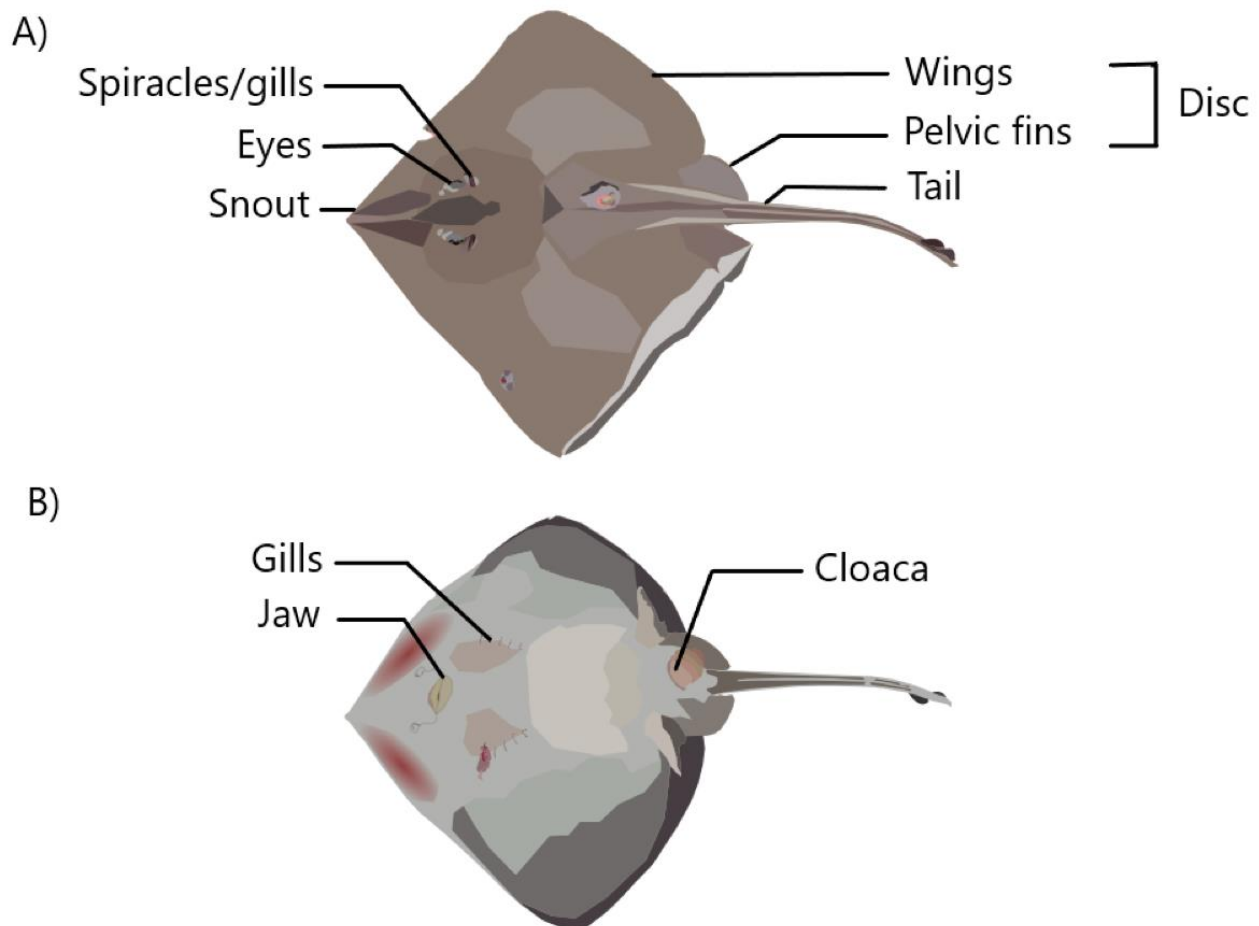


Fig. 2: **(Single-column fitting image)** Skate external anatomy of A) dorsal side and B) ventral side.



Fig. 3: **(Single-column fitting image)** Example of *Amblyraja taaf* curling behavior. Credits: M. Leménager.

Appendix

Appendix 1: Video of best-practices for skate handling onboard longline vessels, condition assessment and release at sea.

https://drive.google.com/file/d/1kXnA2e3Ot74IQBG5boklAnFxeU3ysOmf/view?usp=drive_link



CUT-OFF AND HANDLING PRACTICES FOR SKATES



Stop hauler and cut snood



Give skate to crew member or put it gently on ground



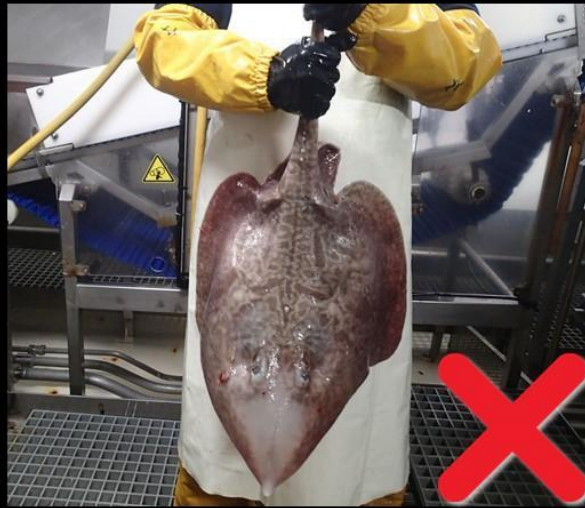
Hold skate by jaw and base of tail



DO NOT use gaff, remove hook by hand

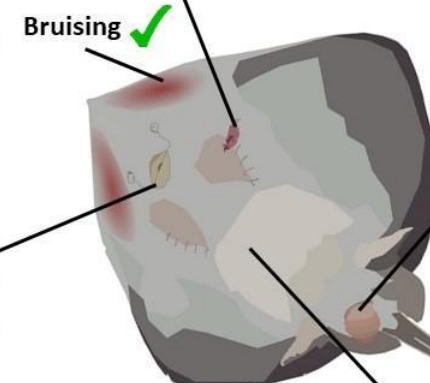
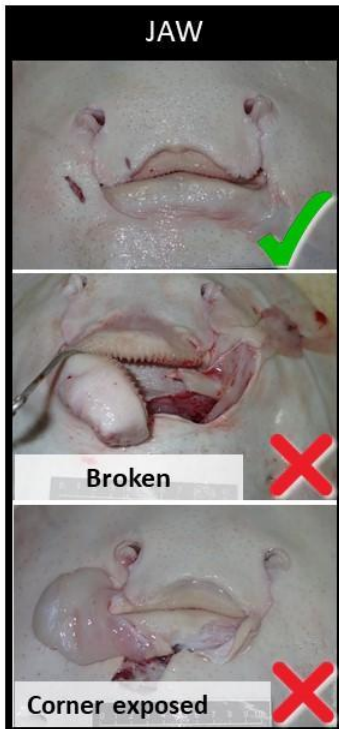


DO NOT throw skate

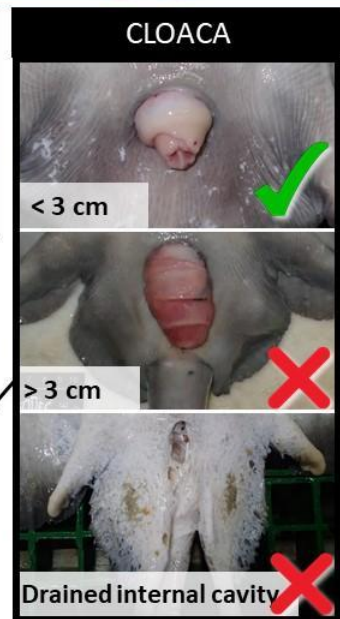


DO NOT hold skate by tail

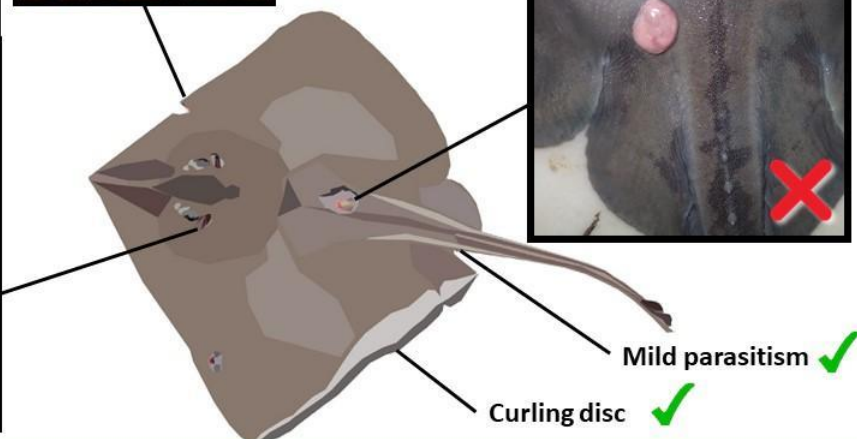
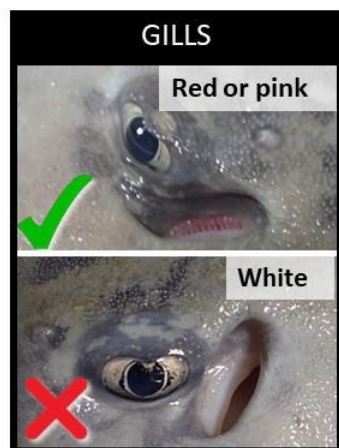
Ventral side



Skin or muscle damages



Dorsal side



Annexe 11 :

Faure J., (2023). Rapport sur l'influence du type d'appât sur les taux de capture de raies dans la ZEE de Kerguelen. Réunion de restitution le 23 mars 2023 en visioconférence.

Introduction

Le plan de gestion légine (2019-2025) prévoit des objectifs de diminution des taux de capture de raies ambitieux à Kerguelen et Crozet (TAAF, 2019). Dans le cadre de la mise en place des Plans de Campagne Expérimentale (PCE) en 2020, les acteurs de la pêche ont proposé d'examiner l'influence de l'utilisation de différents appâts sur les taux de capture de raies. Un protocole a donc été conçu pour une mise en œuvre lors de la saison de pêche 2020-2021.

L'objectif de ce protocole était de filer des lignes dans une zone restreinte en alternant entre les appâts. La disposition des lignes était prévue de sorte de limiter l'influence des autres paramètres qui peuvent avoir un effet sur le taux de capture comme la profondeur ou le temps de trempe. Deux séries de tests étaient prévues pour comparer deux appâts différents avec un même appât à chaque fois, le contrôle.

Matériel et méthodes

Pour chaque série de test, des lignes de 4 800 hameçons ont été filées, parallèles les unes aux autres, avec un espacement d'environ 1 mile nautique. Chaque série comprenait entre 16 et 20 lignes dont au moins 8 en zone « peu profonde » (entre 800 et 1 200 m de profondeur) et 8 en « zone profonde » (entre 1 200 et 1 800 m de profondeur). La différence de profondeur entre le début et la fin de la ligne était limitée (entre 0 et 60 m). Le temps de trempe variait entre 6 h et 17 h (moyenne = 10.7h $\pm$ 3h S.D.).

Le nombre de raies capturées a été noté par rail (section de ligne de 800 hameçons). Le nombre de légine capturées a aussi été relevé. Un seul type d'hameçon a été utilisé et le taux de boëtage (% d'hameçon filé appâté) de chaque ligne a été noté pour rendre compte d'éventuelles différences.

Le maquereau a été choisi comme appât témoin étant l'appât majoritairement utilisé dans la pêche, le choix des deux autres appâts était laissé au capitaine et à l'armement mettant en œuvre le protocole.

Pour les analyses statistiques, des tests de Wilcoxon ont été réalisés pour comparer les taux de capture de chaque espèce avec les différents appâts utilisés. Ce test permet de comparer les moyennes entre deux groupes lorsque les conditions de normalité et d'homogénéité ne sont pas

réunies. Des tests ANOVA par permutation à 2 facteurs ont aussi été réalisés pour tester les différences entre deux variables (l'appât et la profondeur) et l'interaction des deux variables.

Résultats

Mise en œuvre

Le lot 3 « test de sélectivité des appâts » du PCE 2020-2021 des TAAF a été mis en place par le *Cap Horn*, navire armé par la SAPMER. Le choix des appâts alternatifs s'est porté sur l'encornet rouge nordique, ou calmar à petites ailes (*Illex illecebrosus*) et le hareng atlantique (*Clupea harengus*).

Deux évènements ont entravé la bonne mise en œuvre du protocole : i) le calibre du hareng était supérieur à celui du maquereau et du calmar (Figure 1) et ii) le protocole mis en œuvre en mai 2021 (test maquereau-hareng) a dû être interrompu suite à la présence de mammifères marins proches des lignes (arrêt de la pêche dans le secteur obligatoire). Ce protocole n'a pas pu se poursuivre en raison de l'atteinte de la fin du quota du *Cap Horn* qui s'était replié sur d'autres secteurs en attendant la levée de l'interdiction de pêche dans la zone « test ». La deuxième série de test (maquereau-calmar) a donc été mis en œuvre par le même navire en janvier 2022 (Figure 2).

Le taux de boëtage était de 55% avec le hareng, 65% avec le calmar et 80% avec le maquereau.



Figure 1. Appâts utilisés par le *Cap Horn* pour la mise en œuvre du protocole de test de sélectivité des appâts. De haut en bas : hareng, maquereau, calmar). Source : Rapport de fin de campagne du Cap Horn M3 2021 (Capitaine : Frédéric Payet).

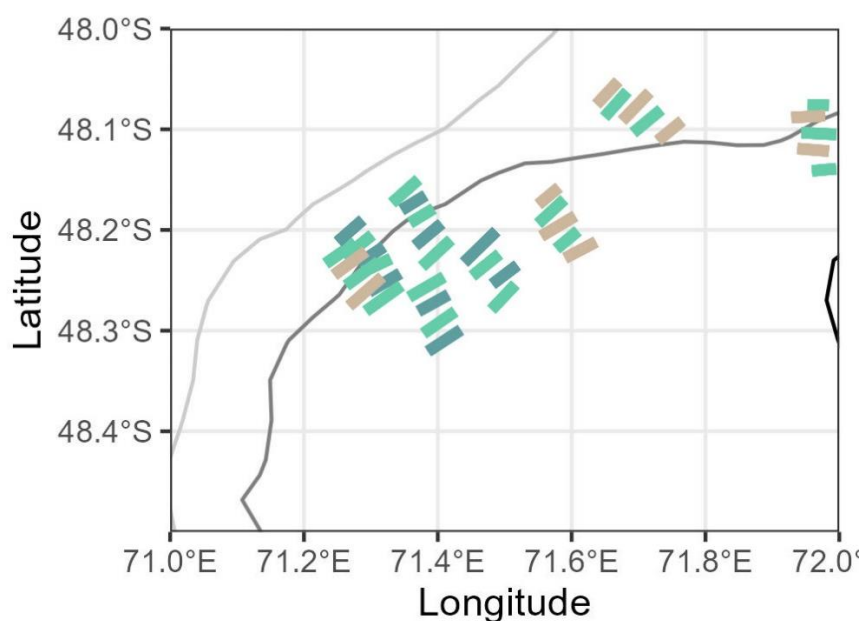


Figure 2. Mise en œuvre du protocole de test d'appâts. Test Maquereau (lignes vert clair) – Hareng (lignes vert foncé) en mai 2021 et test Maquereau (lignes vert clair) – Calmar (lignes beiges) en janvier 2022.

La première partie du protocole (maquereau – hareng) a bien fonctionné avec des taux de capture de légine corrects et des captures de raies suffisantes pour l'analyse statistique (Figure

3). En revanche, la deuxième partie du protocole n'a pas bien fonctionné avec des captures presque nulles sur toutes les lignes, notamment de légine (Figure 4). L'analyse du couple d'appât (maquereau – calmar) n'a donc pas été concluante

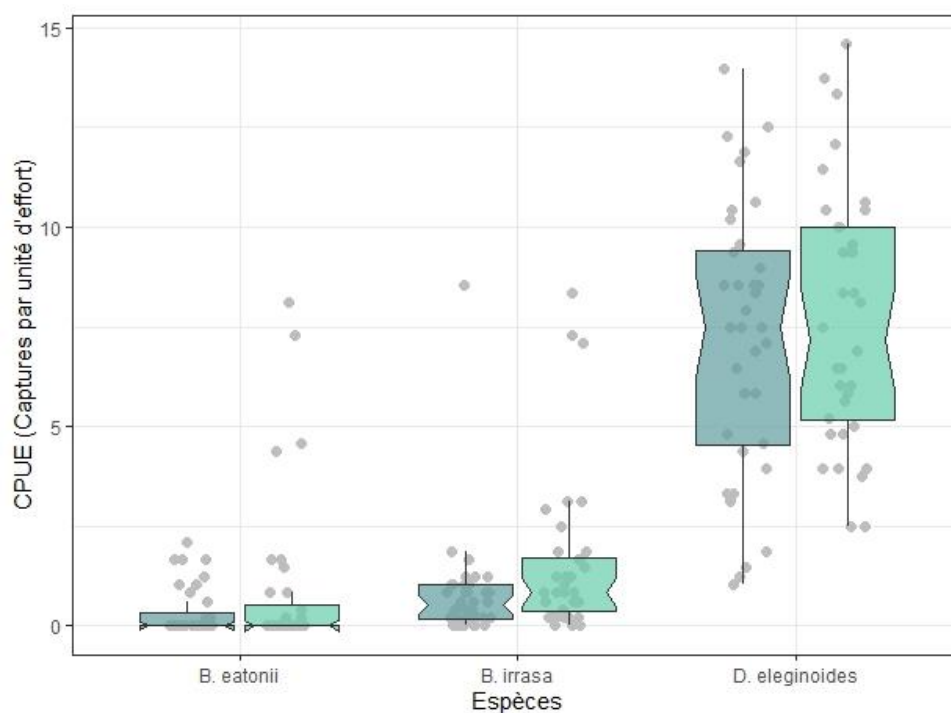


Figure 3. Taux de capture (en nombre d'individus pour 1000 hameçons) des deux espèces de raies et de légine australe lors de la mise en œuvre du test « maquereau-hareng » (mai 2021). Vert foncé = hareng, vert = maquereau.

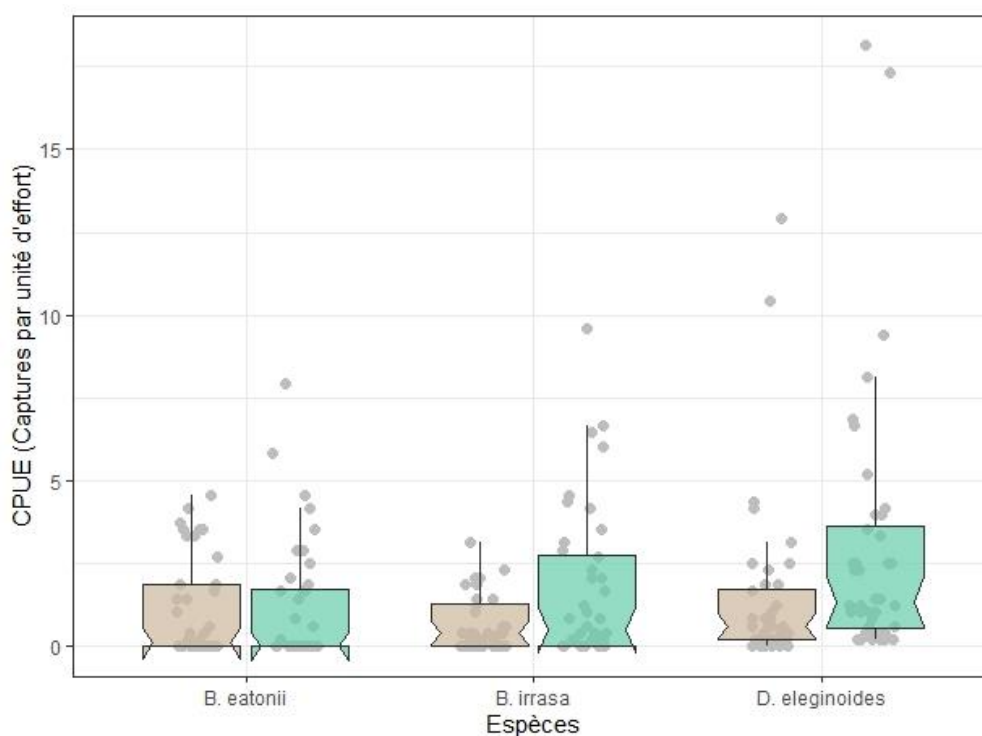


Figure 4. Taux de capture (en nombre d'individus pour 1000 hameçons) des deux espèces de raies et de légine australe lors de la mise en œuvre du test « maquereau-calmar » (janvier 2022). Beige = calmar, vert = maquereau.

Bathyraja eatonii

Pendant la mise en œuvre du protocole, la CPUE moyenne de *B. eatonii* était de 0.6 raies pour 1000 hameçons. Toutes les captures ont eu lieu dans la zone « peu profonde » (800-1 200 m). Les tests statistiques n'ont montré aucune différence significative (Wilcoxon test, $p=0.678$, $n=18$) du taux de capture de *B. eatonii* entre les deux appâts utilisés (Figure 5).

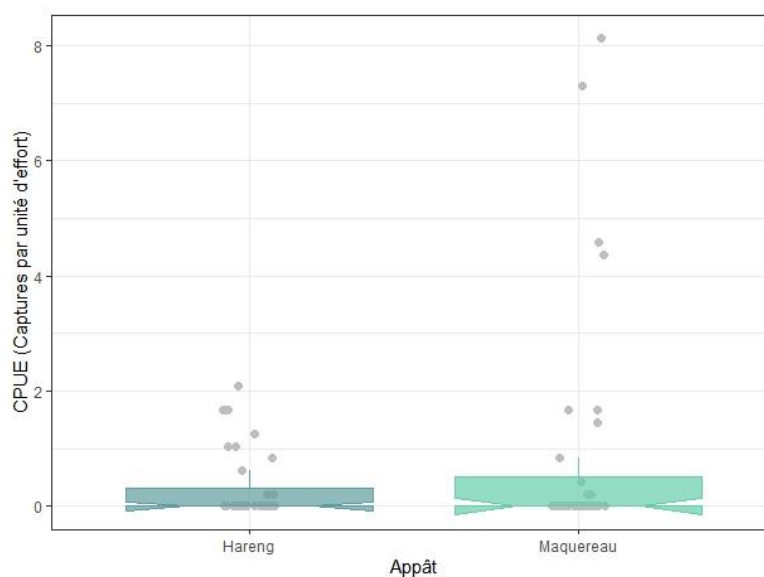


Figure 5. Taux de capture de *B. eatonii* en fonction de l'appât utilisé.

Bathyraja irrasa

Pendant la mise en œuvre du protocole, la CPUE moyenne de *B. irrasa* était de 1.2 raies pour 1000 hameçons. Une différence significative entre les deux appâts a été mise en évidence avec un taux de capture de *B. irrasa* supérieur maquereau que le hareng (Wilcoxon test, $p=0.016$, $n=18$). Par ailleurs, l'interaction entre les appâts et la profondeur était significative avec un effet du type d'appât plus prononcé en zone profonde (Figure 6 ; ANOVA par permutation à 2 facteurs $p=0.04$, $n=18$).

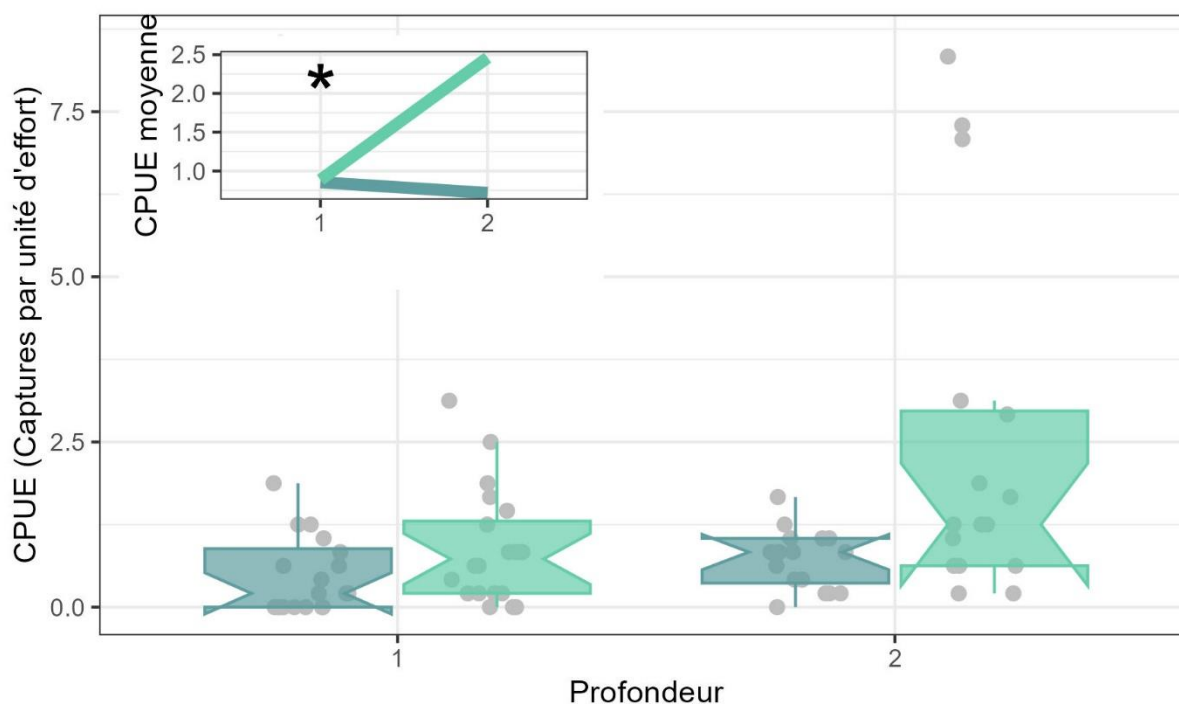


Figure 6. Taux de capture (en nombre d'individus pour 1000 hameçons) de *B. irrassa* en fonction des appâts (vert foncé = hareng, vert = maquereau) et de la zone de profondeur (1=peu profond, 2=profond). ANOVA par permutation à 2 facteurs, * : interaction significative entre appâts et profondeur, $p=0.04$.

Discussion et conclusion

Les CPUE moyenne de raies durant l'expérimentation était globalement faible (~1 raie pour 1000 hameçons). L'utilisation du hareng a cependant montré un effet significatif pour limiter les captures de *B. irrassa*, particulièrement en zone profonde (>1 200m). Cependant, le hareng possédait non seulement un plus gros calibre que le maquereau mais aussi un plus faible taux de boëtage. Cela implique que les différences observées peuvent être le résultat de l'effet de la taille de l'appât sur les taux de capture mais aussi l'effet du plus faible nombre d'hameçons pêchant filés. Ces protocoles ont par ailleurs été mises en œuvre sur un nombre de ligne limité ($n=18$ pour chaque couple d'appâts) pendant 5 jours de pêche.

Les tests de sélectivité partagent de plus quelques limites qui peuvent avoir d'importantes conséquences sur les résultats présentés. En effet, le succès du protocole est dépendant de plusieurs variables environnementales sur lesquelles difficilement quantifiable, comme un niveau de capture suffisant ou l'interaction avec d'autres espèces. En effet, lors de

la mise en œuvre de la première partie du protocole, la déprédation par les orques a non seulement pu avoir un impact sur l'estimation des taux de capture mais a aussi entraîné l'arrêt de la pêche dans les secteurs concernés et donc du protocole. En janvier 2022, les faibles niveaux de capture n'ont pas permis de mener l'analyse et sont probablement dus à l'abondance très élevée de puces sur le fond. Ces animaux détritivores se nourrissent notamment des appâts sur les hameçons et les rendent non-pêchant.

Suite à la réunion de restitution de ces résultats en présence du gestionnaire (DPAM-TAAF) et des armements, il a été décidé de ne pas poursuivre ces tests pour le plan de campagnes expérimentales 2022-2023. Les armements ont été encouragés à utiliser le hareng atlantique en zone profonde à Kerguelen pour limiter les taux de capture de *B. irrasa* et à trouver des solutions techniques pour améliorer le taux de boëtage de cet appât (55% contre 80 pour le maquereau).

Remerciements :

Nous remercions Jean-Baptiste Valerdi et Benjamin Charreyre, contrôleurs des pêches TAAF et les capitaines (Frédéric Payet et Frédéric Stephan) et équipages du Cap Horn ainsi que l'armement SAPMER pour la mise en place du protocole.

Reference

TAAF. 2019. Plan de gestion de la pêcherie de la légine Australe *Dissostichus eleginoides* dans les zones économiques exclusives des îles Kerguelen et de l'archipel de Crozet 2019-2025. 2019–59. <https://taaf.fr/content/uploads/2019/10/Plan-de-gestion.pdf> (Accessed 26 October 2022).

Vulnérabilité des raies capturées dans la pêche palangrière ciblant la légine australe dans les ZEE de Crozet et Kerguelen

Les chondrichthyens (requins, raies, chimères) représentent le groupe de vertébrés marins le plus menacé par la pêche globalement alors que près de 50% des captures totales sont des captures accessoires (captures non-ciblées). A Kerguelen et Crozet, les raies font parties des principales captures accessoires des pêcheries palangrières de légine australe (*Dissostichus eleginoides*). Ce travail de thèse a consisté à i) acquérir des connaissances sur la biologie et l'écologie de ces espèces de raies pour constituer une base de connaissance permettant ii) l'évaluation de leur vulnérabilité à la pêche et iii) la proposition de solutions opérationnelles pour réduire les captures.

Grâce à un large jeu de données constitué de données de captures déclaratives, de données collectées par les contrôleurs des pêches en routine et pour répondre à des protocoles proposés dans le cadre de cette thèse, nous avons pu estimer un grand nombre de paramètres biologiques inédits comme les traits d'histoire de vie des espèces, leur abondance dans la zone de pêche et leur survie post-capture.

Nous avons d'abord étudié les traits d'histoire de vie des trois espèces et les résultats ont montré que la raie rugueuse (*Bathyraja irrasa*) avait une productivité plus faible que la raie d'Eaton (*Bathyraja eatonii*). Enfin la raie épineuse (*Amblyraja taaf*) a montré une productivité relativement élevée. Ces résultats sont cependant typiques de ce groupe de vertébré et confèrent aux espèces une productivité relativement faible.

Nous avons ensuite examiné l'écologie des espèces et leurs interactions avec la pêche et les résultats ont indiqué que *B. irrasa* était plus susceptible d'être capturée par la pêche que les deux autres espèces. Son écologie alimentaire a en effet montré une affiliation plus forte au substrat où sont posées les lignes de pêche et la taille moyenne des captures est inférieure à sa taille à maturité suggérant qu'une part importante de juvéniles sont capturés. Au contraire, *B. eatonii* présentait une accessibilité à la pêche limitée avec l'existence d'une zone refuge à moins de 500 m de profondeur (où la pêche est interdite) et l'estimation élevée de la survie post-capture de *A. taaf* induit une mortalité par pêche très faible (0.001).

L'établissement de ce socle de connaissances nous a permis d'évaluer la vulnérabilité à la pêche palangrière des trois espèces et de conclure sur des niveaux de vulnérabilité intermédiaires. Enfin, les connaissances acquises nous ont permis de faire un certain nombre de propositions de mesures réglementaires pour réduire les taux de captures.

Vulnerability of skates bycaught in longline fisheries targeting Patagonian toothfish in Crozet and Kerguelen EEZs.

Chondrichthyans (sharks, skates and rays and chimaeras) represent the group of marine vertebrates most threatened by fisheries worldwide. Almost 50% of global catch is indeed composed of bycatch (unintentional catch of non-targeted species). In Kerguelen and Crozet EEZs, skates are among the main bycatch species of demersal longline fisheries targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*). The aim of this PhD thesis was to i) obtain knowledge about biology and ecology attributes of these skate species in order to constitute a basic understanding allowing to ii) evaluate vulnerability to fishing and iii) propose operational solution to mitigate fishing impacts.

We composed a large dataset of reporting fishery data, data routinely collected by fishery observers and to answer particular protocols implemented as part of this thesis. Using these data, we were able to estimate a large variety of attributes such as life-history traits of species, their abundance in the fishery area and their post-release survival.

We first study life-history traits of the three species and results highlighted that the Kerguelen Sandpaper skate (*Bathyraja irrasa*) was less productive species than the Eaton skate (*Bathyraja eatonii*). Relatively, the Whiteleg skate (*Amblyraja taaf*) was more productive.

We then examined species ecology and their interaction with the fishery and results showed that *B. irrasa* was more susceptible to capture than the two other species. Its feeding ecology has indeed suggested a strong affiliation to the benthic habitat where fishing lines are set and mean size of capture is lower than size-at-maturity implying a large part of juveniles are captured. In contrast, *B. eatonii* showed a limited accessibility to fishery with a refuge area from 0 to 500 m deep (where fishing is prohibited) and post-release survival estimates of *A. taaf* revealed a low fishing mortality (0.001).

Acquirement of these basic knowledge allowed us to evaluate vulnerability to longline fishing of the three species and conclude on medium vulnerability. Lastly, knowledge obtained provide inputs for mitigation measures proposals.